

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA
CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**EFFECTOS DE BORDE SOBRE LA DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN
EN BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES FRAGMENTADOS DE COSTA
RICA**

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Postgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar por el grado de:

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Por

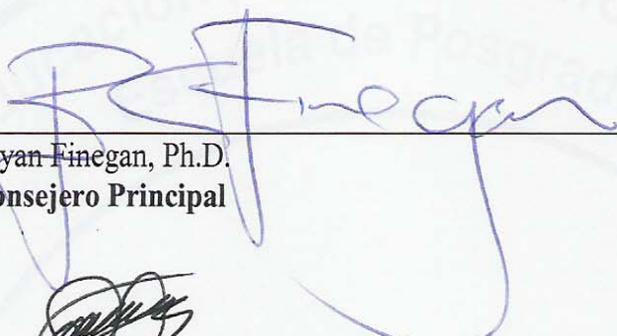
Irma Juan-Carlos

Turrialba, Costa Rica, 2006

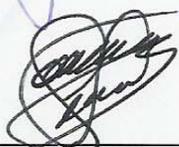
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

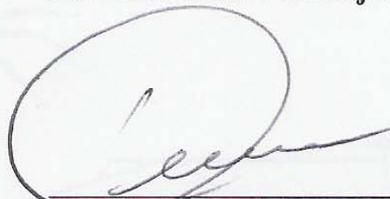
FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
**Director Programa de Educación y
Decano de la Escuela de Posgrado**



Irma Juan Carlos
Candidato

DEDICATORIA

A toda mi familia.

A mis mejores amigos.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por todas las fortalezas que me ha dado para seguir adelante, reconociendo que sus fuerzas únicas me han traído hasta donde estoy en este momento.

A mi asesor principal Dr. Bryan Finegan por su gran paciencia y todas sus enseñanzas; a los miembros de mi comité, Dr. Fernando Casanoves por ser un gran apoyo en los análisis estadísticos, y al Ms C. Diego Delgado, por sus grandes esfuerzos en las minuciosas revisiones para que este documento tomara su forma definitiva. Gracias a los tres, porque aparte de asesores, son buenos amigos.

A la Fundación FORD por otorgarme el apoyo económico para poder continuar mis estudios, y a la gran familia que esta integra por todo el apoyo brindado.

A mi hermanita, amiga y compañera de cuarto Rafi Laino por su amistad, paciencia, apoyo y comprensión por estos dos años de convivencia.

A mis paisanitos Karim y Lidia por su apoyo y amistad.

A todo el personal del CATIE por las atenciones brindadas durante los dos años de convivencia y servicio.

Al personal de FUNDECOR por el apoyo brindado en la etapa de campo.

A todas las personas que hicieron posible la realización del trabajo campo, Julio Jiménez, Edwin Pereira y Vicente Herra.

A todos mis amigos de maestría: Edú, Jimmy, Lore, Titi, Chayo, Fabricio, y Manuel.

A todos mis compañeros y amigos de México, Nicolás, Sonia, Wendy, Memo, Abarca, Arroyo, Maty; y especialmente al ingeniero Santos por todo su apoyo.

A todos aquellos amigos y compañeros que de alguna manera me apoyaron y que no menciono.

“Porque la única palabra que usamos para mostrar gratitud es *gracias*, y porque a pesar de existir muchas de ellas para transmitir nuestros mensajes, estas no siempre alcanzan a expresar nuestros verdaderos sentimientos”

A todos, muchas gracias por formar parte de mi mundo.

BIOGRAFÍA

La autora nació en el municipio de Santiago Jocotepec, Oaxaca, México; en el año de 1977. Estudió sus estudios técnicos en el Centro de Bachillerato Tecnológico forestal No 3 de Tuxtepec, y se graduó como Licenciada en Biología con énfasis en Recursos Naturales en el año 2002 en el Instituto Tecnológico agropecuario No 3 de Tuxtepec, Oaxaca, México. En el año 2002 fue electa becaria IFP por la Fundación FORD, para ingresar en el año 2004 a la maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad, en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) de Costa Rica.

ÍNDICE DE CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
BIOGRAFÍA	V
ÍNDICE DE CNTENIDO.....	VI
RESUMEN	VIII
SUMMARY	IX
ÍNDICE DE CUADROS.....	X
ÍNDICE DE FIGURAS	XI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS	5
2.1. GENERALES.....	5
2.2. ESPECÍFICOS.....	5
3. HIPÓTESIS.	6
4. MARCO DE REFERENCIA.....	7
4.1. FRAGMENTACIÓN DE LOS BOSQUES.....	7
4.2. EFECTOS DE BORDE	10
4.2.1. <i>Cambios microclimáticos y sus efectos sobre las comunidades vegetales, como respuesta al efecto del borde.....</i>	<i>11</i>
4.3. DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES VEGETALES EN LOS BOSQUES FRAGMENTADOS CON RELACIÓN A LA DISTANCIA AL BORDE: MORTALIDAD, CRECIMIENTO Y RECLUTAMIENTO DE ESPECIES.....	13
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
5.1. UBICACIÓN Y CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO	22
5.2. METODOLOGÍA.....	26
5.2.1. <i>Diseño de muestreo.....</i>	<i>26</i>
5.2.2. <i>Proceso de medición.....</i>	<i>26</i>
5.2.3. <i>Proceso de remediación.....</i>	<i>27</i>
5.3. ANÁLISIS DE DATOS.....	30
5.3.1. <i>Procesamiento de la información</i>	<i>30</i>
5.3.2. <i>Análisis estadístico.....</i>	<i>35</i>
6. RESULTADOS.....	37
6.1. DIVERSIDAD DE LA VEGETACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISTANCIA AL BORDE	37
6.2. DINÁMICA DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN CON RESPECTO A LAS DISTANCIAS AL BORDE	38
6.2.1. <i>Nivel de rodal.....</i>	<i>38</i>
6.2.2. <i>Relación de los individuos agrupados en formas de vida con respecto a la distancia al borde.....</i>	<i>44</i>
6.2.3. <i>Dinámica de la estructura de individuos arbóreos agrupados en gremios ecológicos con respecto a la distancia al borde</i>	<i>45</i>
6.2.4. <i>Relación de las familias botánicas y su dinámica con respecto a las distancias al borde.....</i>	<i>51</i>
6.2.5. <i>Relación de las especies individuales y su dinámica con respecto a las distancias al borde ...</i>	<i>51</i>
7. DISCUSION.....	58

7.1.	DIVERSIDAD DE LA VEGETACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISTANCIA AL BORDE	58
7.2.	DINÁMICA DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN CON RESPECTO AL BORDE	59
7.2.1.	A nivel de rodal.....	59
7.2.2.	Por formas de vida.....	61
7.2.3.	Por grupos ecológicos.....	62
7.2.4.	Por familias.....	64
7.2.5.	Por especies individuales.....	64
8.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	67
9.	LITERATURA CITADA.....	69
10.	ANEXOS	75
10.1.	DINÁMICA PARA FAMILIAS, GÉNEROS Y ESPECIES (N TOTAL, N RECLUTA Y N MUERTO) CON RESPECTO A LAS DISTANCIAS AL BORDE. PERIODO 2002-2005.....	75
10.2.	CAMBIOS NETOS EN N TOTAL POR CATEGORÍAS DE CLASES DIAMÉTRICAS CON RESPECTO A LAS DISTANCIAS AL BORDE. PERIODO 2002-2005.....	77
10.3.	NÚMERO DE INDIVIDUOS 2005 DEL GRUPO ÁRBOL POR SITIO DE ESTUDIO.....	78
10.4.	DINÁMICA DE LOS GRUPOS ECOLÓGICOS. MEDIAS DE N POR CATEGORÍA DE CONDICIÓN Y SUS RESPECTIVOS VALORES DE P Y ERROR ESTÁNDAR (\pm), POR PARCELA POR DISTANCIA AL BORDE (LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS AL 5 %). PERIODO 2002-2005.....	78
10.5.	NÚMERO DE INDIVIDUOS 2005 DEL GRUPO HELIÓFITA DURABLE POR SITIO DE ESTUDIO.....	79
10.6.	CAMBIOS NETOS EN N TOTAL POR GREMIOS ECOLÓGICOS CON RESPECTO A LAS DISTANCIAS AL BORDE. PERIODO 2002-2005.....	79
10.7.	DINÁMICA DE LOS INDIVIDUOS AGRUPADOS EN GREMIOS ECOLÓGICOS Y CATEGORÍAS DE DAP PARA EL PERIODO DE MEDICIÓN 2002-2005 (PORCENTAJE DE INDIVIDUOS MUERTOS, Y NÚMERO DE INDIVIDUOS RECLUTAS), ASÍ COMO LOS PROMEDIOS DEL NÚMERO DE INDIVIDUOS PARA EL AÑO 2005; POR CATEGORÍA DE DISTANCIA AL BORDE, CON SUS RESPECTIVOS VALORES DE P Y ERROR ESTÁNDAR (\pm). LETRAS DISTINTAS INDICAN DIFERENCIAS ESTADÍSTICAS SIGNIFICATIVAS AL 5%.80	80
10.8.	NÚMERO DE INDIVIDUOS 2005 DE <i>EUTERPE PRECATORIA</i> POR SITIO DE ESTUDIO	82
10.9.	NÚMERO DE INDIVIDUOS RECLUTAS DE <i>EUTERPE PRECATORIA</i> POR SITIO DE ESTUDIO. PERIODO 2002-2005.....	82
10.10.	PROMEDIOS DE CAMBIOS EN ÁREA BASAL (m^2/ha^{-1}) PARA LA ESPECIE <i>BROSIMUM LACTESCENS</i> EN LA CLASE 20-29.9 CM DE DAP, POR SITIO DE ESTUDIO. PERIODO 2002-2005.....	83
10.11.	PROMEDIOS DE CAMBIOS EN ÁREA BASAL (m^2/ha^{-1}) PARA LA ESPECIE <i>PENTACLETHRA MACROLOBA</i> EN LA CLASE 20-29.9 CM DE DAP, POR SITIO DE ESTUDIO. PERIODO 2002-2005.....	83
10.12.	DINÁMICA DE LAS ESPECIES PERTENECIENTES A CADA UNO DE LOS GRUPOS ECOLÓGICOS EVALUADOS (NÚMERO DE INDIVIDUOS POR CONDICIÓN) POR DISTANCIA AL BORDE	84
10.13.	PROMEDIO DE INDIVIDUOS POR TRATAMIENTO PARA CADA CONDICIÓN DE MORTALIDAD EN TODO EL RODAL. PERIODO 2002-2005.....	86
10.14.	NÚMERO DE INDIVIDUOS POR ESPECIES, ENCONTRADAS POR PARCELA POR DISTANCIA AL BORDE ORDENADAS ALFABÉTICAMENTE.....	87
10.15.	NÚMERO DE INDIVIDUOS POR FAMILIAS, ENCONTRADAS POR PARCELA POR DISTANCIA AL BORDE ORDENADAS ALFABÉTICAMENTE.....	94

RESUMEN

Juan-Carlos Irma. 2005. Efectos de borde sobre la dinámica de la vegetación en bosques húmedos tropicales fragmentados de Costa Rica.

Palabras clave: bosque tropical húmedo, efecto de borde, vegetación, dinámica, mortalidad, reclutamiento, PPM, dap, Costa Rica.

Este estudio lleva por finalidad, determinar los efectos de borde sobre la dinámica de la vegetación en fragmentos de bosques tropicales húmedos de Costa Rica. Este trabajo se llevó a cabo en el 2005, en cinco fragmentos de bosques en Sarapiquí, Costa Rica. El estudio abarca el monitoreo de 36 parcelas permanentes de muestro (PPM) de 100x20 m, instaladas en el 2001 para evaluar el efecto de borde en los bosques fragmentados. Las PPM se establecieron en tres categorías de distancias al borde, 1) ≤ 30 m del borde, 2) ≥ 150 m del borde, y 3) ≥ 300 m del borde y se midieron los dap de todos los individuos de árboles, palmas y lianas ≥ 10 cm encontrados dentro de ellas. Se utilizaron datos de dos mediciones (años 2002 y 2005) para hacer los análisis comparativos entre distancias al borde. Se analizaron datos a nivel de rodal, en grupos de formas de vida (árboles, palmas y lianas), por grupos de especies (seis familias botánicas y cuatro gremios ecológicos), y por especies individuales (dieciocho). Las variables de respuestas que se usaron fueron: índice de diversidad, número de especies, número de individuos y área basal. Resultados de esta investigación indican que el número de especies y la diversidad entre distancias al borde no mostraron diferencias significativas. A nivel de rodal, la mortalidad de individuos no mostró un patrón con respecto al borde; pero sí el reclutamiento, registrándose un mayor reclutamiento en sitios de interior. El área basal y su crecimiento a nivel de rodal, fueron mayores en los sitios de bordes. Por grupos de formas de vida, los árboles fueron más abundantes en los bordes, pero su reclutamiento fue mayor en el interior, mientras que su porcentaje de mortalidad no se diferenció del borde con el interior. Las palmas fueron más abundantes en el interior con respecto al borde, mientras que su reclutamiento y mortalidad no registró diferencias entre distancias al borde. Las lianas no mostraron ningún patrón de respuesta al borde. La abundancia de individuos por grupos de especies mostró una mayor abundancia en los sitios de borde para la familia Euphorbiaceae y para el grupo heliófita durable. Para la dinámica por grupos de especies, se encontró que únicamente el grupo generalista mostró un mayor reclutamiento en las parcelas de interior, mientras que su porcentaje de mortalidad registró los promedios mayores en los sitios de distancia intermedia. Los patrones de respuesta al borde por especies individuales no fueron muy claros. En este estudio se concluye que en términos generales los bordes no fueron más dinámicos que el interior del bosque, pero que sí existe un claro efecto de borde sobre la vegetación, al hallar que las palmas fueron más abundantes en el interior del bosque y que los individuos del grupo heliófita durable y familia Euphorbiaceae predominan en los sitios de borde.

SUMMARY

Juan-Carlos Irma. 2005. Edge effects on vegetation dynamics in fragmented tropical humid forests in Costa Rica

Key words: tropical humid forest, edge effect, vegetation, dynamics, mortality, recruitment, PSP, DBH, Costa Rica

The objective of this study was to determine the edge effects on vegetation dynamics in tropical humid forest fragments in Costa Rica. This research was conducted in 2005 in five forest fragments in Sarapiquí, Costa Rica. The study included the monitoring of 36 100x20 m permanent sample plots (PSP) that were installed in 2001 in order to evaluate the edge effects of fragmented forests. The PSP were grouped into three categories in regard to distance from the edge, 1) ≤ 30 m from the edge, 2) ≥ 150 m from the edge, and 3) ≥ 300 m from the edge; the diameter at breast height (DBH) of all trees, palms and lianas ≥ 10 cm were measured. Measurement data from 2002 and 2005 were used for a comparative analysis between the distances to the edge. Stand level data was analyzed by life form groups (trees, palms and lianas), by species groups (six botanical families and four ecological guilds), and by individual species (eighteen). The response variables were: diversity index, number of species, number of individuals, and basal area. The results of this investigation indicate that the number of species and the diversity between the distances to the edge did not show significant differences. At the stand level, the mortality of individuals did not show a pattern with respect to the edge, but recruitment did with greater recruitment in interior sites. The basal area and its growth, at the stand level, were greatest in the edge sites. By life form groups, the trees were more abundant in the edges, but their recruitment was greater in the interior, while their percent mortality did not differ between the edge and the interior. The palms were more abundant in the interior than the edge, while their recruitment and percent mortality did not differ between the edge and the interior. The lianas did not show any pattern in response to the edge. The abundance of individuals by species group showed a greater abundance in the edge sites for the Euphorbiaceae family and for the long-lived pioneer species group. For the dynamics by species groups, only the generalist group showed greater recruitment in the interior plots, while its percent mortality averages were greater in the intermediate distance sites. The patterns in response to the edge by individual species were not very clear. In this study it was concluded that in general terms the edges were not more dynamic than the forest interior, but there is a clear edge effect on the vegetation, because it was found that the palms were more abundant in the forest interior and that the long-lived pioneer species group and the Euphorbiaceae family dominate the edge sites.

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1. Grupos de individuos que fueron considerados dentro de los análisis para hacer las comparaciones y detectar los patrones de distribución, con respecto a las tres distancias al borde. 30
- Cuadro 2. Valores correspondientes a cada índice de diversidad para el año 2005, con sus respectivos errores estándar (\pm) y valor de P, para cada categoría de distancia al borde. Letras iguales indican que no hay diferencias estadísticas significativas. 37
- Cuadro 3. Promedio del número de individuos con su error estándar (\pm) y valor de P, por parcela (0.2 ha) por distancia al borde, para cada clase diamétrica (letras distintas indican diferencias estadísticamente significativa al 5% entre los tratamientos o distancias al borde). Periodo de medición 2002-2005..... 42
- Cuadro 4. Promedio de área basal 2005 (m^2/ha) , su crecimiento y cambios netos (m^2/ha^{-1}) para el periodo 2002-2005, con sus respectivos errores estándar (\pm) y valores de P, a nivel de rodal por categorías de dap, por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Letras distintas indican diferencia significativa al 5%..... 43
- Cuadro 5. Promedio de individuos (N_{2005}) y área basal en el 2005 (G_{2005}) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde para cada grupo por forma de vida (árboles, palmas y lianas), así como la dinámica de N , (% mortalidad y número de reclutas), con los respectivos valores de P y error estándar (\pm) (letras distintas indican diferencias significativas al 5%). Periodo de medición 2002 -2005. 44
- Cuadro 6. Promedios de área basal 2005 (m^2/ha) y sus cambios netos (m^2/ha^{-1}) para el periodo 2002-2005, para cada grupo ecológico por parcela por distancia al borde. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas al 5%. ... 47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Área de estudio. En amarillo, fincas de estudio. Fuente: Imagen Satelital 2000, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 2001. FUNDECOR.....	25
Figura 2.	Promedio de número de individuos 2005 a nivel de rodal por parcela (0.2 ha) para cada distancia al borde. Letras distintas indican diferencias significativas al 5%.	38
Figura 3.	Promedio de individuos reclutas a nivel de rodal, por parcela (0.2 ha) para cada distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002-2005.	39
Figura 4.	a) Porcentaje de individuos muertos por parcela (0.2 ha) por distancia al borde a nivel de rodal (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002-2005.	39
Figura 4.	b) Tasa de mortalidad anual a nivel de rodal por parcela (0.2 ha) por distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición.....	39
Figura 5.	Promedios de cambio neto para el número de individuos por categoría de distancia al borde a nivel de rodal (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Las barras positivas indican ganancia y las barras negativas denotan pérdida de individuos. Periodo de medición 2002-2005. ...	40
Figura 6.	Promedio de área basal 2005 a nivel de rodal ($P=0.0177$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%).	40
Figura 7.	Promedio de crecimiento de área basal a nivel de rodal ($P= 0.0211$) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002-2005.	41
Figura 8.	Promedios de cambio neto para el área basal por categorías de distancia al borde a nivel de rodal (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Las barras positivas indican ganancia y las barras negativas denotan pérdida de área basal. Periodo de medición 2002-2005.....	41
Figura 9.	Número total de individuos reclutas por parcela (0.2 ha) por distancia al borde para los individuos del grupo ecológico generalista ($P=0.0511$). Letras distintas indican diferencia significativa al 10%. Periodo de medición 2002 -2005.....	46
Figura 10.	Promedio de individuos del grupo heliófita durable 2005 para las categorías de dap 20-29.9 ($P=0.0112$), 30-39.9 ($P=0.0022$) y 40-49.9 ($P=0.0372$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde.....	47

- Figura 11. Porcentaje de individuos muertos ($P=0.0512$) para el grupo generalista en la clase 10-19.9 cm de dap por parcela por distancia al borde. Letras distintas indican diferencia significativa al 10%. Periodo de medición 2002-2005. 48
- Figura 12. Cambios netos en el número de individuos del grupo generalista en la clase 10-19.9 cm de dap ($P=0.0377$) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Las barras positivas indican ganancia de individuos y las negativas denotan pérdida de individuos. Periodo de medición 2002 -2005..... 49
- Figura 13. Promedio de área basal (m^2/ha) 2005 para el grupo heliófita durable en las categorías de dap 20-29.9 ($P=0.0085$), 30-39.9 ($P=0.0022$) y 40-49.9 ($P=0.0413$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. 49
- Figura 14. Promedios de cambios netos de área basal (m^2/ha^{-1}) para grupos ecológicos analizados en categorías de dap. Las barras con valores positivos denotan aumento y las barras con valores negativos indican reducciones de área basal, por parcela por distancia al borde, para los grupos ecológicos generalista 20-29.9 ($P=0.0473$), y heliófita efímera 10-1.9 cm de dap ($P=0.0045$). Periodo de medición 2002-2005. 50
- Figura 15. Promedios del número de individuos en el 2005 por parcela (0.2 ha) por distancia al borde de la familia Euphorbiaceae ($P=0.0142$). 51
- Figura 16. Promedio del número de individuos total en el 2005 de *Euterpe precatória*, por parcela por distancia al borde ($P=0.0512$). Letras distintas indican diferencia significativa al 10%. 52
- Figura 17. Promedio del número de individuos total en el 2005 de *Apeiba membranacea* ($P= 0.0263$) y para la clase diamétrica 10-19.9 cm de dap ($P=0.0298$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. 52
- Figura 18. Promedio del número de individuos en el 2005 de *Laetia procera* total ($P=0.1486$) y para la clase 30-39.9 cm de dap ($P=0.0121$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. 53
- Figura 19. Promedio de individuos reclutas ($P=0.0122$) para la especie *Euterpe precatória* por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Letras distintas indican diferencia significativa al 5%. Periodo de medición 2002-2005. 53
- Figura 20. Promedio de cambios netos ($P=0.0248$) para el número de individuos de la especie *Euterpe precatória* por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Periodo de medición 2002-2005. 54
- Figura 21. Promedio de cambios netos en los individuos de la especie *Pentaclethra macroloba* para las clases 20-29.9 ($P=0.0483$) y 30-39.9 ($P=0.0345$) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Las barras con valores positivos denotan aumento y las barras con valores negativos indican reducciones del número de individuos. Periodo de medición 2002 -2005. 55

- Figura 22. Promedio de área basal 2005 (m^2/ha) para los individuos de la especie *Brosimum lactescens* ($P=0.0462$), y *Goethalsia meiantha* ($P= 0.0296$). Letras distintas indican diferencia significativa al 5%..... 56
- Figura 23. Cambios de área basal (m^2/ha^{-1}) por parcela por distancia al borde, para las especies de *Brosimum lactescens* ($P=0.0449$) y *Pentaclethra macroloba* ($P=0.0040$) por categorías de dap, para las clases 20-29.9 (letras distintas indican diferencia estadística significativa al 5%). Las barras positivas indican ganancia y las negativas reducciones de área basal. Periodo de medición 2002-2005. 56

1. INTRODUCCIÓN

Los humanos han impactado a nivel mundial las funciones y estructura del paisaje a escalas espaciales y temporales amplias (Reed *et al.* 1996). Una de las consecuencias de esos impactos es la fragmentación del hábitat (Meffe y Carroll 1997), que entre otras cosas produce la pérdida de hábitat para muchas especies de plantas y animales, la creación de hábitat para otras, la reducción de la conectividad de los remanentes de vegetación, reducción en el tamaño de los parches, y el incremento del borde a expensas del bosque interior (Reed *et al.* 1996).

Como producto del aislamiento y creación de parches de vegetación, se tienen consecuencias tales como la extinción de muchas especies (Kattan 2002), y la creación de parches de poblaciones de otras dentro de cada fragmento (Goosen 1997); afectando de manera significativa la dinámica poblacional, las interacciones interespecíficas y la estructura de las comunidades (Spector y Ayzama 2003). Estos factores incrementan su riesgo de extinción ya sea por factores demográficos (bajo número de individuos), por factores estocásticos (ocurrencia de perturbaciones naturales) o por la vulnerabilidad que adquieren estas poblaciones a otras intervenciones humanas (Kattan 2002).

Uno de los mecanismos de extinción a escala de fragmento es el “efecto de borde” (Kattan 2002) el cual se da por el fuerte incremento de proporción de bordes de bosques expuestos a otros hábitats (Kapos *et al.* 1997; Laurance y Yensen 1991), definiéndose un borde como: la periferia de un fragmento de bosque que se encuentra entre el bosque y un hábitat que no es bosque (Bierregaard *et al.* 1992). En los bosques recientemente fragmentados, el “efecto de borde” parece ser la principal causa de los cambios en las comunidades de plantas (Laurance *et al.* 1998a) y puede incluir también la introducción de especies generalistas o de borde, dentro del interior del bosque (Goosem 1997).

Los niveles altos de radiación solar en hábitats de bordes, incrementan la temperatura del aire, la velocidad del viento y la disponibilidad de luz, resultando con ello en una baja humedad en el suelo (Tabarelli *et al.* 1999), teniendo consecuencias severas para las especies presentes en dichos hábitats, sobre todo para las comunidades vegetales susceptibles a cambios bruscos de temperatura y humedad, ocasionando así la mortalidad de algunas especies y la proliferación de otras, desplazando algunas especies susceptibles a cambios de microclima local y modificando la estructura y composición del bosque (Meffe y Carroll 1997; Laurance y Yensen 1991; Laurance *et al.* 1998a; Tabarelli *et al.* 1999).

La dinámica de los bosques fragmentados ha sido estudiada por diversos investigadores con diferentes enfoques; tanto en bosques tropicales como en bosques templados. En el trópico, la gran mayoría de las investigaciones sobre este tema, han sido ejecutados por el Proyecto de Dinámica Biológica de Bosques Fragmentados en Brasil (BDFFP por sus siglas en inglés) en Manaus Brasil; en donde se aislaron artificialmente fragmentos de bosques para llevar a cabo estudios de los efectos de la fragmentación de los bosques tropicales (Bierregaard *et al.* 1992).

Otros estudios han sido desarrollados por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) en Costa Rica, en donde se han establecido parcelas permanentes de muestreo (PPM) en bosques tropicales húmedos fragmentados por la actividad humana, para llevar a cabo estudios a largo plazo sobre los impactos en la estructura, composición y diversidad de la vegetación (Forero 2001, Gallego 2002).

Es importante considerar que los estudios del BDFFP se llevan a cabo en sitios aislados artificialmente por distancias pre-establecidas entre fragmentos, y rodeados por una matriz de pastos inducidos para efecto del estudio, contrario a los fragmentos evaluados por el CATIE, donde estos están rodeados por diferentes tipos de usos de suelo, como pastizales y plantaciones forestales que no fueron

precisamente establecidos para fines del estudio, y donde las distancias entre fragmentos no son controladas, teniendo así “pastizales y fragmentos reales”. Todos estos estudios vienen a ser importantes para entender los efectos de los impactos humanos sobre los cambios que sufren los bosques en sus valores productivos y de biodiversidad, y así formular recomendaciones adecuadas en la misma, y llevar a cabo con éxito los programas de conservación de los bosques tropicales (Esseen y Renhorn 1998; Tabarelli *et al.* 1999; Laurance y Bierregaard 1997; Laurance *et al.* 1998b).

Estudios como los desarrollados por el BDFFP donde se ha evaluado el efecto de borde sobre la dinámica de bosques fragmentados comparando aspectos de dinámica con relación a la edad de formación del fragmento y las distancias al borde, muestran que la edad del fragmento no tiene efectos sobre la tasa de mortalidad y daño de árboles, contrario a las distancias al borde que sí ejercen una influencia proporcional sobre la dinámica (mortalidad, crecimiento y reclutamiento) de especies, es decir, entre más cerca del borde mayor es la dinámica de las comunidades vegetales (Laurance *et al.* 1998a, Laurance *et al.* 2002).

En Costa Rica en un paisaje altamente fragmentado, Forero (2001) realizó un estudio sobre la caracterización de la vegetación y los efectos de borde en la comunidad de árboles, palmas y lianas de remanentes de bosques muy húmedos tropicales, y Gallego (2002) enfocó su trabajo en el estudio de la estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con las características de 23 especies arbóreas indicadoras. El estudio de Forero (2001) muestra que de todas las familias evaluadas, solo la distribución de una (*Euphorbiaceae*) mostró relación con las variables evaluadas (IVI: índice de valor de importancia, *G*: área basal, y *N*: número de individuos).

Muchos de estos estudios muestran evidencias sobre la complejidad que existe en el entendimiento de los efectos que la fragmentación tiene sobre la dinámica de la vegetación, requiriéndose de un monitoreo en el tiempo para entender así el patrón

de respuesta a diferentes niveles. Uno de los objetivos de este trabajo es contribuir precisamente a este conocimiento, mediante la evaluación de la abundancia, crecimiento, mortalidad, y reclutamiento de las especies vegetales en los fragmentos de bosques con relación a la distancia al borde. Para esto, se realizó una remediación de parcelas permanentes de muestreo (PPM), establecidas para estudios a largo plazo de las respuestas de los bosques tropicales muy húmedos a la fragmentación.

Con este estudio se trata de cubrir un vacío de información tal y como lo menciona Forero (2001), en que los resultados de los estudios como el suyo, dejan preguntas por resolver acerca de si un borde es dinámico, estático, regresivo o expansivo, en relación al tiempo desde su creación.

2. OBJETIVOS

2.1. GENERALES

Determinar el impacto del efecto de borde sobre la dinámica a corto plazo, de la vegetación ≥ 10 cm de dap en bosques muy húmedos tropicales fragmentados.

2.2. ESPECÍFICOS

1. Determinar la relación de las distancias al borde con potrero, con los patrones de abundancia, reclutamiento, mortalidad, área basal, área basal y crecimiento basimétrico, a nivel de rodal, de familias y de especies individuales en árboles, palmas y lianas ≥ 10 cm de dap.
2. Determinar la relación de las distancias al borde con potrero, con la dinámica de especies vegetales ≥ 10 cm de dap, propias de hábitats perturbado y no perturbado en términos de abundancia, reclutamiento, mortalidad, área basal y crecimiento basimétrico.

3. HIPÓTESIS.

H₁: La distancia al borde tiene relación sobre la dinámica de los bosques fragmentados; dándose una diferencia significativa entre categorías de distancia sobre los patrones de abundancia, reclutamiento, mortalidad, área basal y crecimiento basimétrico, a nivel de rodal, de familias y de especies individuales en árboles, palmas y lianas ≥ 10 cm de dap, en fragmentos de bosque muy húmedo tropical.

H₁: La distancia al borde tiene relación sobre la dinámica de los bosques fragmentados; dándose una diferencia significativa entre categorías de distancia, sobre los patrones de abundancia, reclutamiento, mortalidad, área basal y crecimiento basimétrico en especies vegetales ≥ 10 cm de dap, propias de hábitats perturbado y no perturbado, en fragmentos de bosque muy húmedo tropical.

4. MARCO DE REFERENCIA

4.1. FRAGMENTACIÓN DE LOS BOSQUES

Desde el desarrollo de la agricultura y a lo largo de la historia humana, la cobertura natural de la vegetación de todos los continentes excepto la Antártica ha sido extensivamente modificada (Saunders *et al.* 1991). Un ejemplo de las consecuencias de esas modificaciones es la fragmentación del hábitat, reduciendo la cantidad total de tipos de hábitats y dejando hábitats remanentes dentro de pequeños parches (Meffe y Carroll 1997). En la mayoría de los casos éstas modificaciones se han debido al aprovechamiento forestal y otras actividades humanas (Esseen y Renhorn 1998), por ello se considera que la alteración del hábitat por los humanos es la amenaza más grande para la diversidad biológica en la tierra (Meffe y Carroll 1997).

La fragmentación es la principal causa de pérdida de la biodiversidad en los bosques tropicales (Tabarelli *et al.* 1999); éstos efectos pueden ser vistos en los diferentes niveles de la organización biológica, desde cambios en la frecuencia de genes dentro de las poblaciones, hasta los cambios en las distribuciones de especies y ecosistemas a escalas espaciales amplias (Mladenoff *et al.* 1997). Según Saunders *et al.* (1991) la fragmentación trae dos efectos principales: la alteración del microclima dentro y alrededor de los remanentes y el aislamiento de cada área de otros parches remanentes en el paisaje circundante, teniendo como resultado en un paisaje fragmentado, cambios en el ambiente físico y biogeográficos.

Los bosques tropicales constituyen los ecosistemas más diversos del mundo, debido a su ambiente heterogéneo y a sus diferentes condiciones físicas que ofrecen una gran variedad de medios para la coexistencia de las diferentes formas de vida (Leigh 1999). Desafortunadamente están siendo transformados a una tasa acelerada, causando grandes pérdidas y fragmentación de hábitat de flora y fauna (Ferreira y Laurance 1997). Según reportes de la FAO la pérdida de los bosques tropicales

naturales desde 1981 a 1990 fue de 154 millones de ha, representando una pérdida anual de 0.81% del total que se registraba en 1980, del cual el 48% se registró en América (Whitmore 1997). Estas pérdidas de hábitats están causando barreras al movimiento y flujo de genes y organismos, como un efecto de la fragmentación en la reducción del tamaño de hábitat (Mladenoff *et al.* 1997).

La fragmentación está asociada con cambios cualitativos y cuantitativos que pueden ser; las reducciones de tamaños de parches de hábitats (Treweek 1999), disminución de hábitat interior, incremento en la extensión de bordes y áreas expuestas a otros hábitats, incremento en el aislamiento de remanentes de bosques (Butler *et al.* 2004), incremento en el efecto de borde y cambios en la composición de especies (Treweek 1999). Para Lord y Norton (1990) la fragmentación es simplemente el rompimiento de la continuidad; para Butler *et al.* (2004) es la subdivisión de unidades de hábitats dentro de pequeños números de unidades, el incremento en el número de piezas de hábitats en el paisaje.

Todos los remanentes están expuestos a cambios físicos y biogeográficos en menor o mayor grado, pero sus efectos son modificados por el tamaño, forma, y posición en el paisaje de los remanentes individuales (Saunders *et al.* 1991), siendo estos atributos, junto con la densidad y las características del borde, los postulados importantes para la conservación de la biodiversidad en fragmentos de bosques (Lord y Norton 1990). Además de los efectos físicos, la fragmentación puede provocar la extinción de muchas especies, tanto a nivel local, como regional, debido a que los fragmentos son más susceptibles a la desecación, a las sequías y a los fuegos que los bosques continuos; por su parte, la reducción del área total afecta directamente a aquellas especies que necesitan un hábitat contínuo de gran tamaño para poder mantener poblaciones viables (Kattan 2002).

El estudio de los efectos de la fragmentación se remonta a la “teoría de la biogeografía de las islas” (Kattan 2002), donde el postulado central de esta teoría es que existe una relación positiva entre el número de especies y el área en que se

encuentran, en donde las islas grandes albergan más especies que las islas pequeñas. Además afirma que el número de especies que ocupa una isla en un momento dado representa un equilibrio dinámico entre los procesos de extinción y los procesos de recolonización (Kattan 2002). Por una parte la tasa de extinción será menor en islas grandes, y mayor en islas pequeñas, y la tasa de recolonización de especies nuevas es más alta en las islas que se encuentran más cerca de tierra firme que en las que se encuentran más alejadas (Kattan 2002).

Los mecanismos de extinción a escala de fragmento se relacionan básicamente con tres tipos de efectos: efectos de área, efectos de aislamiento y efectos de borde. El “efecto de área” tiene que ver con el tamaño del parche, mientras más pequeño sea este, más pequeña será una población y mayor será su probabilidad de extinguirse; el “efecto de aislamiento” se da, en función de la distancia que existe entre un fragmento al otro más cercano, es decir, que tan lejos está uno del otro; y finalmente el “efecto de borde” que es el resultado directo de la fragmentación, entre más se fragmente un bosque más bordes son creados, originando cambios en las condiciones bióticas y abióticas en estos sitios (Kattan 2002).

Los márgenes de los fragmentos de bosques son usualmente delineados abruptamente por su repentina transición a pasturas, cultivos o por otros hábitats modificados (Laurance y Bierregaard 1997); teniendo como consecuencia que muchos factores bióticos y abióticos sean alterados en los bordes creados (Esseen y Renhorn 1998). Ciertamente, la fragmentación del paisaje produce una serie de parches de vegetación remanente rodeada por una matriz de diferente vegetación o uso de la tierra (Saunders *et al.* 1991).

En los ecosistemas terrestres típicamente la fragmentación comienza con la tala de la cobertura vegetal, o con la eliminación de la matriz de la vegetación por la colonización humana o la extracción los recursos (Pickett 1997); viene acompañada y aumentada por las actividades tales como: la construcción de caminos, el establecimiento de áreas urbanas, campos agrícolas; constituyendo las barreras

más importantes que inhiben el libre movimiento de las especies en su hábitat natural, especialmente de aquellas especies vegetales dispersadas por los animales (Mladenoff *et al.* 1997).

4.2. EFECTOS DE BORDE

La fragmentación tiene como consecuencia el fuerte incremento en la proporción de bordes de bosques expuestos a otros hábitats, (Kapos *et al.* 1997; Laurance y Yensen 1991) teniendo como efectos, numerosos impactos en la dinámica de los ecosistemas tropicales (Laurance y Ferreira 1997), donde hay una interacción de los ecosistemas contiguos separados por una transición abrupta (Murcia 1995). La presencia de bordes origina cambios bióticos y abióticos en los fragmentos de bosques, nominándose a estos cambios “efecto de borde”. El “efecto de borde” impacta por su intensidad y su penetración, dependiendo del tamaño y la forma del fragmento, mientras más pequeño sea, será mayor (Kattan 2002).

Existen dos conjuntos principales de factores que determinan la extensión y magnitud del efecto de borde en los bosques fragmentados; la influencia del clima (distancia en la penetración del borde) y la estructura del borde, como consecuencia, las poblaciones en los hábitats fragmentados no solo son reducidas y subdivididas, si no que también están expuestas a los cambios ecológicos asociados con la inducción de bordes (Didham y Lawton 1999).

Muchos factores son moduladores potenciales de la intensidad de los efectos de borde, algunos de ellos son: la edad, la fisionomía y orientación de los fragmentos, así como el tipo de la matriz circundante (Murcia 1995). Los fragmentos más pequeños son más afectados por la naturaleza de la matriz, y los fragmentos localizados cerca de ella pueden influenciar la naturaleza de la matriz intervenida (Lord y Norton 1990). Los efectos de borde, tienen especial fuerza cuando los fragmentos son pequeños o de forma irregular, o cuando los gradientes entre hábitats natural y modificados son con pendientes (Didham y Lawton 1999).

Los efectos de borde pueden ser de tres clases: 1) efectos abióticos: comprenden cambios en las condiciones físicas causados por su proximidad a la matriz circundante, 2) efectos biológicos directos: comprenden cambios en la abundancia y distribución de especies causados directamente por las condiciones ambientales cerca del borde, 3) efectos biológicos indirectos: comprenden cambios en las interacciones entre especies, como la depredación, competencia y dispersión de semillas (Murcia 1995). Estudios realizados por Bierregaard *et al.* (1992) para evaluar la dinámica de los fragmentos de bosques tropicales lluviosos, haciendo comparaciones entre fragmentos de bosques con los bosques continuos, indican que los cambios físicos y biológicos que ocurren a lo largo de los bordes pueden afectar las formas y funciones de los ecosistemas aislados.

4.2.1. Cambios microclimáticos y sus efectos sobre las comunidades vegetales, como respuesta al efecto del borde

Los efectos de borde en los fragmentos son muy diversos, estos pueden incluir; la proliferación de vegetación intolerante a la sombra a lo largo de los márgenes de los fragmentos, cambios en el microclima que afectan la germinación y sobrevivencia de semillas (Laurance y Yensen 1991), así como la invasión de semillas y plantas generalistas en los sitios de bordes (Laurance y Bierregaard 1997). Las fuerzas del viento incrementan cerca de los bordes y éstas pueden causar elevadas tasas de caídas y mortalidad de árboles que alteran la estructura y composición del bosque (Laurance y Yensen 1991). Hay áreas de alta radiación, grandes variaciones de temperatura y una baja humedad, contrario a áreas de los interiores del bosque (Esseen y Renhorn 1998). Debido a la fragmentación del hábitat, algunas de las especies comunes en un área llegan a desaparecer, en muchos estudios, se ha comprobado que la principal causa de esta pérdida se debe al efecto de borde (Laurance y Bierregaard 1997).

Muchos investigadores están llegando a la conclusión de que los cambios físicos y bióticos, asociados con los bordes de remanentes de bosques, a menudo tienen un

principal impacto en la ecología de los bosques tropicales fragmentados (Laurance y Bierregaard 1997). En los bosques tropicales lluviosos los efectos físicos del borde pueden incluir una elevada turbulencia de viento y variabilidad en la temperatura, así como la penetración lateral de la luz y reducción de la humedad, que resulta de la cercanía y proximidad con las condiciones climáticas extremas alrededor de la matriz (Laurance y Bierregaard 1997).

En los bosques de dosel cerrado la radiación es fuertemente limitada a los árboles pequeños y muchas especies están adaptadas para el crecimiento rápido en claros formados por árboles caídos (Clark citado por Laurance *et al.* 1998b). Se ha observado que los fragmentos de bosques pueden ser también colonizados por especies exóticas, incorporándose éstas a las comunidades de plantas de los remanentes, desplazando algunas veces las especies adaptadas en el interior del bosque, muchos de estos cambios se dan debido a la estructura y cambios microclimáticos en los bosques fragmentados (Tabarelli *et al.* 1999).

La fragmentación puede alterar la ecología de los remanentes de bosques lluviosos tropicales reduciendo los tamaños poblacionales de los organismos y ocasionando erosión genética (Laurance *et al.* 1998b). Debido a que las distribuciones de algunas especies no son homogéneas, algunas de ellas estarían ausentes en algunos fragmentos, sencillamente por el hecho de no haber estado presentes en los parches antes de que estos fueran aislados; las especies que requieren de espacios amplios no sobrevivirían en fragmentos pequeños (Bierregaard *et al.* 1992).

Los fragmentos de bosques en algunas regiones tropicales están perturbados por el viento y otros factores a través del tiempo y con ello pueden exhibir un cambio general hacia una composición dominada por árboles pioneros y lianas, adaptados a las perturbaciones que sufren los bosques (Laurance *et al.* 1998b). Es así como las plantas han podido soportar algunos efectos de la fragmentación del hábitat como lo es la extinción, debido a que los fragmentos con el tiempo, pueden sufrir un proceso de “reajuste” o “reorganización”, donde existe la posibilidad de que las comunidades

vegetales puedan adaptarse lentamente a las nuevas condiciones ambientales a que son expuestas cuando un bosque es fragmentado, especialmente en los bordes y originar inclusive un fragmento de bosque más diverso que un bosque continuo de gran tamaño (Kattan 2002).

Los patrones de regeneración son importantes debido a que pueden llegar a determinar la composición florística de los remanentes (Laurance *et al.* 1998b), al igual que los cambios en la estructura de la vegetación causados por la mortalidad de árboles relacionado al borde (Bierregaard *et al.* 1992).

4.3. DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES VEGETALES EN LOS BOSQUES FRAGMENTADOS CON RELACIÓN A LA DISTANCIA AL BORDE: MORTALIDAD, CRECIMIENTO Y RECLUTAMIENTO DE ESPECIES

Laurance y una larga lista de investigadores han participado en un proyecto de investigación a largo plazo llamado Proyecto de Dinámica Biológica de Bosques Fragmentados en Brasil (BDFFP, por sus siglas en inglés) para realizar estudios que la fragmentación tiene sobre los organismos vivos. El sitio de estudio comprende de 1000 km² y se localiza a 80 km de Manaus Brasil en la Amazonía Central entre los 50-100 m sobre el nivel del mar. El rango de precipitación varía de 1900 a 3500 mm al año, y cuenta con suelo arcilla-arenoso ampliamente distribuidos en la Cuenca Amazónica.

El diseño consiste en haber creado en los 80's, fragmentos de diferentes tamaños con distancias de entre 70-1000 m entre ellos, y haber instalado parcelas de 1 ha con distintas categorías de distancias al borde; estos fragmentos se crearon en formas cuadradas, y los tamaños fueron: 1=1 ha; 2=10 ha; 3= 100 ha; 4= control. Las parcelas tuvieron las siguientes distancias al borde: 1= ≤ 60 m; 2= 61-100 m; 3=101-500 m; 4=>500 m. Se establecieron 66 parcelas, de las cuales 39 se ubicaron en fragmentos de bosques, y 27 en bosques continuos que funcionaron como

“controles”. Los bosques se aislaron a través de quema de la vegetación para la siembra de pasturas.

Entre 1980 y 1986 se realizó un inventario florístico de todos los árboles ≥ 10 cm de dap (diámetro a la altura del pecho) en estas parcelas, un año después uno de los autores (LVF) evaluó 56 de las parcelas midiendo la mortalidad y los niveles de daños para los árboles en la familia Myrtaceae. Los árboles muertos o dañados se agruparon en 3 categorías 1) árboles muertos en pie, 2) árboles dañados o caídos, 3) todos los árboles muertos o dañados. Los resultados indican que cerca de la mitad de las parcelas (25/56) no presentaron árboles con daños, mientras que el resto tuvieron de 6-57% de árboles muertos o dañados. La tasa anual de mortalidad fue baja ($0.56 \pm 0.26\%$) en las parcelas de las áreas de interior (>100 m del borde) pero fueron cerca de 7 veces más alta en las parcelas del borde ($3.85 \pm 0.72\%$). Las tasas anuales de árboles dañados fueron arriba de 8 veces más altas en las parcelas de los bordes ($2.96 \pm 1.06\%$) que en los controles (bosques continuos) ($0.32 \pm 0.32\%$), hubo un gran efecto de la distancia al borde en la mayoría de los parámetros de daño y mortalidad, es así como el efecto de borde en este estudio parece tener la principal influencia en la mortalidad y daño de árboles (Ferreira y Laurance 1997).

Con este mismo diseño y en estos mismos sitios, se realizó un estudio usando cuatro predictores de paisaje que fueron: 1) las distancias al borde, 2) área del fragmento, 3) edad del fragmento (1=3 años, 2=4 años, 3=7 años), y 4) la distancia más cercana al borde orientado hacia el Este (aspecto de borde= $70-110^\circ$). Los resultados indican que el cuarto predictor del paisaje no fue mejor, comparado con la distancia al borde. El efecto de área y las edades de los fragmento se vieron débiles, cuando se compararon solamente los sitios > 150 m del borde entre los fragmentos y los bosques continuos, el análisis no fue significativo. La dinámica más fuerte estuvo dentro de los primeros 100 m del borde (Ferreira y Laurance 1997).

En 1998 Laurance y otros, (Laurance *et al.* 1998a) continuaron con el estudio de la fragmentación de los bosques lluviosos y la dinámica de sus comunidades vegetales

en esos sitios. Sólo que en este estudio la dinámica se comparó entre 4 tipos de aspectos del borde: Este (45-135°), Norte (315-45°), Oeste (225-315°). Los resultados indican que entre las parcelas que estaban cerca de los bordes y los cuatro aspectos del borde utilizados, no tuvieron efecto significativo sobre la dinámica de los bosques, los resultados fueron similares cuando se incluyeron en el análisis únicamente las distancias (1, 2, 3 y 4) al borde. El recambio mostró una correlación más fuerte con la mortalidad comparado con los daños y el reclutamiento. Los resultados sugieren también que el área es influenciada por el efecto de borde dependiendo de la forma del fragmento (Laurance *et al.* 1998a).

De la misma manera Laurance *et al.* (1998b) realizaron estudios en esos mismos sitios para conocer los efectos que la fragmentación tiene en el patrón de reclutamiento de comunidades vegetales, evaluando cinco familias sucesionales importantes (Annonaceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae) y cuatro familias de crecimiento lento (Burseraceae, Lecythidaceae, Sapotaceae y Chrysobalanaceae). Los resultados indicaron que la tasa de reclutamiento fue elevada cerca de los bordes, cerca del doble de aquellas que estaban más allá de los bordes (101-500 m y >500 m); así como también la proporción de especies sucesionales fueron significativamente más altos en los sitios ubicados dentro de los 100 m de los bordes (0-60 m). Estos resultados evidencian que el crecimiento de árboles jóvenes está vinculado directamente con el incremento en la mortalidad de árboles y el disturbio del dosel. Una comparación de estos resultados con los de los bosques continuos, indica que la tasa de reclutamiento es alta en los fragmentos de bosques al compararlos con los bosques continuos (Laurance *et al.* 1998b).

Laurance *et al.* (1998b) descubrieron que la tasa de mortalidad y la formación de claros tienden a incrementar cerca de los bordes después de la fragmentación, es así como Siser y Tanner (1999) en esos mismos sitios, estudiaron las respuestas de las plántulas de plantas leñosas en los bordes de bosques lluviosos tropicales; al principio estos bosques eran contiguos y los estudios se llevaron a cabo 9 meses

antes y 12 meses después de la formación de bordes. Para ello se establecieron 6 transectos paralelos, cada uno de 200 m de largo y las distancias al borde fueron 5, 10, 25, 50, 100 y 250 m respectivamente.

Los transectos ubicados a 250 m, fueron considerados los controles, libres de efectos de borde. Los datos fueron tomados de plántulas leñosas ≤ 250 cm de altura. Resultados de la investigación indican que el sitio fue dominado por especies raras con 10 especies más comunes representando solamente un 22.5% de las plantas (Siser y Tanner 1999). Las especies pioneras no se encontraron en las parcelas inicialmente, pero algunas fueron recluidas a lo largo de los transectos de 5 y 10 m del borde después de la creación del borde. Las plantas reclutadas a lo largo del tiempo de formación del borde tuvieron alta tasa de crecimiento en los 5 m del borde, similares a las plantas que estaban presentes al inicio del estudio; no se encontró relación entre la densidad de plantas en cada una de las parcelas y la tasa de mortalidad o crecimiento (Siser y Tanner 1999).

Realizando estudios en esos mismos sitios Mesquita *et al.* (1999) se dieron cuenta que la distancia por sí sola no explica toda la variación en la mortalidad, pues los factores como la altura y la estructura de la matriz de la vegetación circundante en los fragmentos pueden jugar también un rol importante. En ese mismo año y en esos mismos sitios Mesquita *et al.* (1999) realizaron estudios para comparar la mortalidad de árboles relacionados al borde en los fragmentos de bosques, con tres diferentes tipos de matrices a los lados: pasturas de ganado, regeneración dominada por *Cecropia*, y regeneración dominada por *Vismia*.

Los dos bosques o matrices con regeneración difieren estructuralmente, la *Cecropia* tiene un crecimiento rápido, con copas que producen poca sombra mientras que *Vismia* crece lento pero con copas abundantes y la matriz con pastura está dominada por pastos africanos con pocos arbustos y hierbas de hojas anchas entre los pastos. Los estudios se llevaron a cabo entre 5 a 6 años después del aislamiento. Las parcelas de muestreo se instalaron a lo largo de los márgenes de las matrices o

fragmentos de bosques de 10 y 100 ha con distancias del borde de 0-20, 20-40, 40-60 y 60-100 m.

Los resultados indicaron que las distancias si influyeron en la mortalidad, mientras que no hubo una gran interacción entre las distancias y los tipos de matrices. Las parcelas establecidas entre los límites con las pasturas tuvieron alta tasa de mortalidad comparado con las parcelas de *Vismia*, mientras que en *Cecropia* fue una tasa intermedia. Las diferencias entre matrices fueron más pronunciadas cerca de los bordes entre 0-20 m; en los límites con pasturas hubo una alta mortalidad comparado con *Vismia* y *Cecropia* (Mesquita *et al.* 1999).

Tras 22 años de estudios sobre el efecto que la fragmentación tiene sobre las comunidades vegetales en estos sitios, a continuación se sintetizan las claves encontradas; particularmente se enfoca en los factores extrínsecos que influyen las biotas de los fragmentos, como el área, el borde, la matriz, el aislamiento, y los efectos de muestra, así como los efectos de la fragmentación en los bosques tropicales a nivel-ecosistema y comunidades claves (Laurance *et al.* 2002).

Efectos de muestra: los fragmentos de bosques contienen un limitado subconjunto de cualquier biota regional, en parte debido a que los parches pequeños inevitablemente muestran pocas especies y menos diversidad de hábitats que un parche grande. El otro factor clave en los bosques tropicales lluviosos, es que muchas especies se localizan como “raras” a través de todos o muchos de sus rangos geográfico. Al parecer, en algunos estudios los suelos pobres en nutrientes que prevalecen promueven la producción de flores y frutos con bajos contenidos nutritivos (Laurance *et al.* 2002).

Efectos de Área: como era esperado, se ha encontrado que la riqueza de especies está correlacionada positivamente con el tamaño de un fragmento y que los bosques intactos (no intervenidos) contienen mas especies por unidad de área (Laurance *et al.* 2002). La predicción de que las tasas de extinción serían negativamente

correlacionadas con el área del fragmento es también apoyada, una vez aislados los pequeños fragmentos (1-10 ha) inicialmente pierden especies a una tasa altamente marcada. En contraste, unas pocas taxas han permanecido estables o igual en riquezas de especies, después de la fragmentación, los resultados revelan que las respuestas de diferentes especies y grupos taxonómicos a la fragmentación son individualistas y sugieren que las especies con áreas pequeñas que necesitan tolerar la matriz y los hábitats de bordes son las menos vulnerables (Laurance *et al.* 2002).

Efectos de Borde: Los resultados de BDFFP han ayudado a revelar la marcada diversidad de efectos de borde en los bosques lluviosos fragmentados, efectos que alteran los gradientes físicos, distribuciones de especies y muchos procesos ecológicos y ecosistémicos; uno de los más destacados efectos de borde es un incremento brusco en las tasas de mortalidad y daño de árboles, además del incremento en la mortalidad y daño a las lianas cerca de los bordes, el más notorio cambio del efecto de borde en los resultados del BDFFP ocurre dentro de los 100 metros a partir del borde, sin embargo el daño por el viento puede penetrar hasta los 300 y 400 m del borde en las plantas, y en los animales de los 200 y 400 m y a escalas espaciales hasta los 2400 m del borde (Laurance *et al.* 2002).

Efectos de la matriz: los cambios sucesionales en el paisaje revelan que los hábitats de matriz circundante influyen fuertemente la ecología del fragmento. Por ejemplo, los fragmentos circundantes por regeneración de bosques de entre 5 a 10 m de altura experimentaron menos cambios intensivos en el microclima y tuvieron baja tasa de mortalidad de árboles relacionados al borde (Laurance *et al.* 2002).

Efectos de distancias: Una clave importante encontrada, es que aunque sean claros pequeños, forman parte importante como barreras para muchos organismos de los bosques lluviosos, como en el caso de organismos pequeños como los escarabajos, las mariposas, entre otros insectos (Laurance *et al.* 2002).

Cambios ecológicos en comunidades fragmentadas: para muchos organismos la fragmentación altera la dinámica de las poblaciones y comunidades, las tasas de mortalidad de árboles son elevadas cerca de los bordes y varían marcadamente a través del tiempo debido a los cambios periódicos y sucesionales en la estructura del borde, la fragmentación altera algunos procesos ecológicos, pero la generalidad de estos efectos no son conocidos aún; por ejemplo, la fragmentación tiene un efecto positivo en la polinización o fecundidad en los árboles de *Dinezia excelsia* emergentes, hipotéticamente esto puede disminuir la población de abejas que polinizan las orquídeas, contrario a lo que pasa con la hierba *Heliconia acuminata*, donde no se detectan los efectos de la fragmentación sobre ella (Laurance *et al.* 2002).

Cambios en los procesos ecosistémicos: los bosques tropicales tienen una gran influencia en el clima global, la rápida destrucción de estos bosques probablemente cuenta para al menos una cuarta parte de todas las emisiones de los gases invernadero, contribuyendo significativamente al calentamiento global, finalmente la elevada tasa de mortalidad conlleva al declive de biomas vivientes cerca de los bordes (Laurance *et al.* 2002).

En otros estudios llevados a cabo por Thiele (2000) en “fragmentos reales”, en Costa Rica, del efecto de borde sobre la diversidad vegetal de un parque nacional que comprende 19.000 ha de bosque seco, rodeado por matriz de cultivo de arroz y pasturas para ganado. Se muestra que la diversidad se ve afectada solo por la matriz de pastura, no así con la matriz de arroz. Para el crecimiento diamétrico, éste disminuye conforme se acerca al hábitat de bosque interior. El incremento diamétrico es más fuerte entre los 45 y 55 m a partir del borde en las dos matrices (Thiele 2000).

El efecto de borde en la comunidad de árboles palmas y lianas de remanentes de bosque muy húmedo, puede mostrar patrones diferentes de comportamiento con respecto a las distancias al borde. Forero (2001) en Costa Rica, con la finalidad de

estudiar el efecto de borde en la comunidad de árboles, palmas y lianas de remanentes de bosques muy húmedo tropical, estableció 36 PPM con tres categorías de distancias al borde en cinco fragmentos altamente fragmentados: la primera que se consideró “de borde”, con tres parcelas establecidas dentro de los primeros 30 m a partir del borde; la segunda denominada de “intermedio” que constó de tres parcelas a una distancia de 150 m del borde, y la última denominada “parcelas de interior” con tres parcelas a una distancia de 300 m o más del borde. Estos fragmentos están rodeados de matrices de diferentes usos del suelo, y los bordes contaban con al menos 20 años de creación.

Se evaluaron individuos de árboles, palmas y lianas \geq a 10 cm de dap. Los análisis se realizaron por gremios forestales, familias y especies, así como por categorías de clases diamétricas. Los resultados de este estudio muestran que de las 6 familias (Annonaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, y Sapotacea), consideradas para el análisis, sólo una (Euphorbiaceae), mostró un patrón de respuesta con respecto a la distancia al borde. El *N* (número de individuos) de esta familia fue alto en las parcelas de borde.

En cuanto a los análisis a nivel de especies, *Cecropia insignis* mostró interacción con las distancias al borde, las parcelas de intermedio fueron las únicas que registraron individuos de esta especie y *Welfia georgii* mostró correlación positiva con la distancia de caminos. Los patrones de distribución a nivel de rodal por clases diamétricas con respecto a las distancias al borde mostraron correlación para los individuos de entre 30-39 y 60-69 cm, estos mostraron abundancia en las parcelas de borde, contrario a lo que sucedió con la clase diamétrica 70-79 que fue abundante en el interior y bajo en el borde.

Por gremios forestales, heliófita durable (HE) en la clase diamétrica de entre 20-29 y 30-39 predominaron en las parcelas de borde que en las de intermedio e interior. Las palmas mostraron patrón de distribución con respecto a las áreas de caminos siendo la palma *Welfia georgii* donde se mostró la correlación más fuerte. Para el caso de

las lianas, estas no mostraron ninguna relación en la abundancia con respecto a las tres categorías de distancias al borde.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. UBICACIÓN Y CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

Se evaluaron 36 PPM establecidas por Forero en el 2001, en 5 fragmentos de bosque primario muy húmedo tropical, ubicados en el Cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica. Estos fragmentos son: Agrícola Rojomaca, Paniagua, Ladrillera 1, Ladrillera 3 y Selva Verde; ubicados dentro de la zona del Corredor Biológico San Juan la Selva (CBSS). Los fragmentos están clasificados como bosque tropical muy húmedo según las Zonas de Vida de Holdridge (Holdridge 1978) y se encuentran en fincas privadas adscritas a FUNDECOR (Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central), bajo convenio para manejo forestal o protección del bosque (Forero 2001) (Figura 1).

Las condiciones climatológicas predominantes en la zona de estudio están influenciadas por el régimen de precipitación del Atlántico Costero Costarricense. En la zona no predomina una estación seca en todo el año, solamente periodos con descenso considerable de la precipitación durante los meses de febrero-abril y septiembre-octubre, y picos de lluvias entre junio-julio y noviembre-diciembre (Sanford *et al.* 1994). Según datos de precipitación registrados durante 9 años (1982-1991) por la estación meteorológica de la Estación Biológica La Selva, el promedio de la precipitación en la zona es de 3962 mm (Sanford *et al.* 1994). Los suelos que predominan en estos fragmentos son Ultisoles en Selva Verde, Ladrillera 1 y Paniagua; mientras que en Rojomaca se encuentran los Inceptisoles y Ultisoles, y en Ladrillera 3 Inceptisoles (Forero 2001).

Forero (2001) seleccionó estos fragmentos debido a que presentan bordes de al menos 24 años de formación, considerando que la edad de los bordes tiende a ser una variable importante que influye en la dinámica de la vegetación (Laurance *et al.* 2002).

Rojomaca posee un total de 117 ha, de las cuales 33,7 ha son propiedad de Agrícola Rojomaca S.A., actualmente en convenio con FUNDECOR para el manejo forestal. Este fragmento está rodeado en su mayor parte por una matriz de pastos. Forero (2001) menciona que dentro del fragmento hay indicios claros de que hubo aprovechamiento de madera con baja intensidad de corta por lo menos hace 10 años atrás.

Paniagua es un bosque intervenido con un área total de 137,28 ha; fue aprovechado en el año 1995 por FUNDECOR. La mayor parte del fragmento está rodeada de pastos para la ganadería, el resto por una plantación de melina (*Gmelina arborea*) en lo que antes fue un pastizal (Forero 2001). Durante el presente trabajo se observaron aprovechamientos clandestinos de palmas sobre todo en el borde y en el interior.

Ladrillera 1 tiene 40,71 ha, y forma parte de un gran fragmento de bosque, sin embargo hay evidencias que fue aislado casi en su totalidad hace más de 20 años por la tala del bosque cercano. Para el año 1989 esta propiedad aledaña se constituye como área bajo protección total como parte de la propiedad de Selva Verde, y se inicia el proceso de recuperación de ésta área actualmente con el desarrollo del bosque secundario (Forero 2001). Sin embargo, según las guías de informe de regencia del plan de manejo del bosque natural a cargo de FUNDECOR, en el año 2002, siguiendo el plan de tratamientos silviculturales se anillaron 34 árboles en las 40,71 ha.

Ladrillera 3 es un fragmento casi ovoide, rodeado completamente por una matriz de pastos, posee 39,18 ha de bosque primario y 3,27 de bosque secundario que se localiza en un margen del borde del bosque primario; según reporta Forero (2001). Los informes de regencia del año 2002, reportan que se llevó a cabo en este fragmento un aprovechamiento bajo un Plan de Manejo Forestal a cargo de FUNDECOR; en ese mismo año después de esta actividad, se realizó un Muestreo Diagnóstico (Plan de Manejo II Fase), y se aplicaron tratamientos silviculturales, anillando árboles no comerciales para la liberación de árboles comerciales, así como

la eliminación de lianas en 904 individuos de árboles; esto siguiendo el plan de tratamientos silviculturales.

Según datos que reporta Forero (2001) Selva Verde es considerado refugio de vida silvestre desde 1989, y se encuentra bajo protección total; está dividida en dos partes por una carretera vial principal. El fragmento de interés comprende la parte más grande de la propiedad, con 202,45 ha de bosque sin intervención, y se encuentra rodeada por una matriz de pastos, contigua a la propiedad de Ladrillera 3 (Forero 2001). Este fragmento cuenta con algunas zonas habitadas en sus alrededores, así como pequeñas veredas que permiten en algunas partes un fácil acceso al sitio.

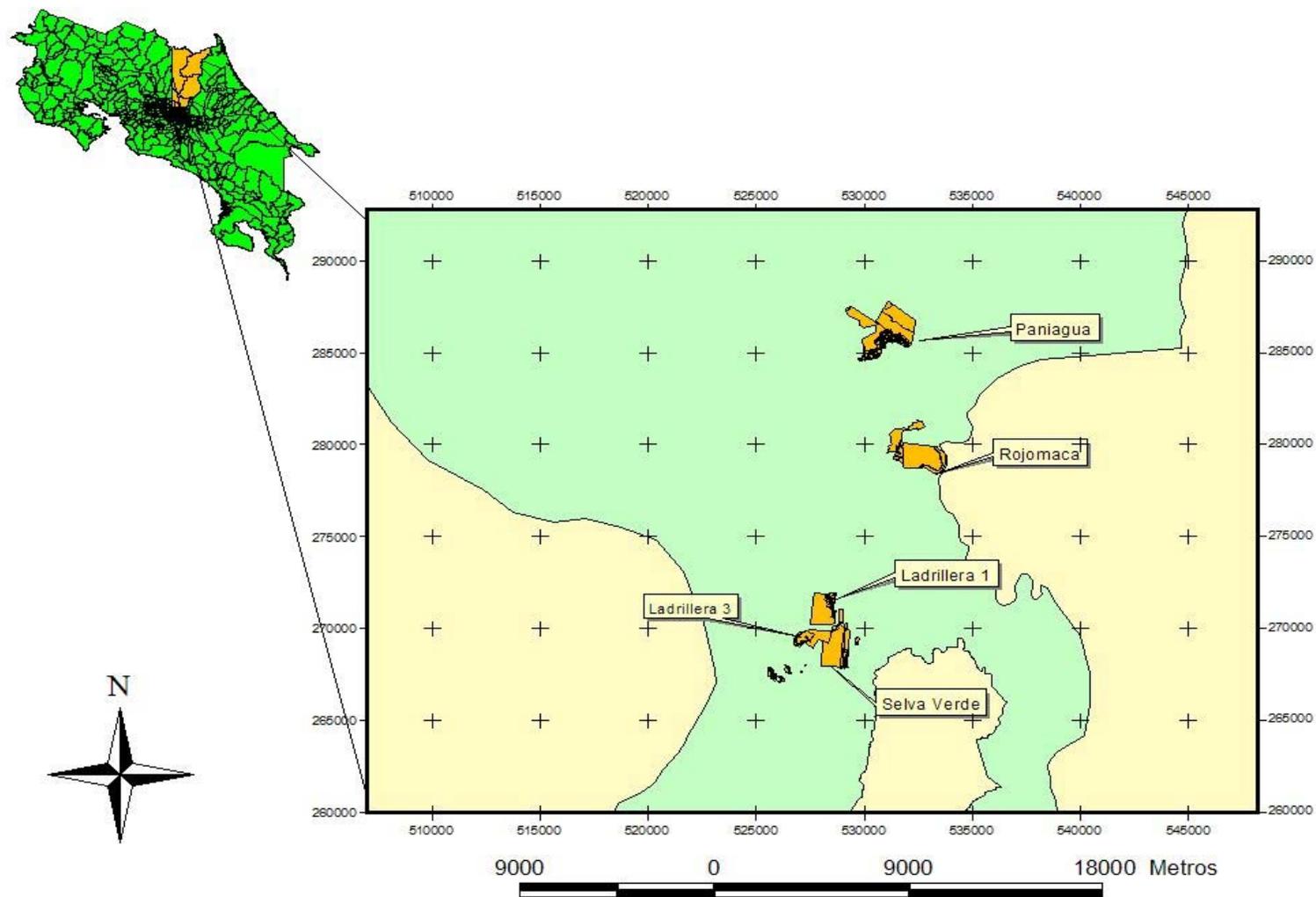


Figura 1. Área de estudio. En amarillo, fincas de estudio. Fuente: Imagen Satelital 2000, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 2001. FUNDECOR

5.2. METODOLOGÍA

5.2.1. *Diseño de muestreo*

Los cinco fragmentos fueron seleccionados por Forero (2001), con el objetivo de llevar a cabo una caracterización de la vegetación y realizar un estudio de efectos de borde en la comunidad de árboles, palmas y lianas. En el estudio se realizó un análisis a nivel de composición, estructura, riqueza y diversidad de especies. En cada uno de los cinco fragmentos se procuró el establecimiento de nueve PPM de 100 m x 20 m (0.2 ha), las cuales se distribuyeron en tres categorías de distancias a partir del borde (tres parcelas en cada categoría, por fragmento). La primera categoría se consideró de “borde”, con tres parcelas establecidas dentro de los primeros 30 m a partir del borde; la segunda categoría denominada “intermedio” constó de tres parcelas a una distancia de 150 m del borde, y la última categoría denominada parcelas de “interior” con tres parcelas a una distancia de 300 m o más del borde.

Para el caso de Ladrillera 1, el establecimiento del total de las parcelas se dificultó debido a la irregularidad de sus bordes y al tamaño pequeño del fragmento, de tal forma que sólo se distribuyeron cinco parcelas, tres en la categoría de “borde” y dos en la categoría “intermedio”; fue así como se incluyó Selva Verde donde se instalaron las parcelas faltantes: una a 150 m del borde y tres a 300 m del borde. Por ello es que en total se establecieron 36 parcelas permanentes de muestreo en los cinco fragmentos.

5.2.2. *Proceso de medición*

Forero en el 2001, en cada una de las 36 PPM, codificó con clave única colocándole una placa de aluminio, y midió sus dap (diámetro a la altura del pecho) con cinta diamétrica con una precisión de 1 mm, a todos los árboles, palmas y lianas ≥ 10 cm de dap, y además fueron identificados a nivel de especie por Nelson Zamora botánico curador del INBio (Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica). A todos los individuos registrados les fueron evaluadas las siguientes variables: condición del árbol,

forma de la copa y grado de la ocupación de la copa por lianas. Estas evaluaciones se realizaron siguiendo los códigos de los adaptados de Dawkins (1958), Alder y Synnott (1992) y Clark y Clark (1992) como se muestra a continuación:

1. Condiciones del árbol: 0: Sano, 1: Moribundo, 2: Muerto en pie, 3: Muerto caído, 4: Desraizado, 5: Quebrado por causa natural, 6: Quebrado por aprovechamiento; 7: Muerte por caída de ramas-lianas; 8: Muerte caída de árbol por aprovechamiento; 9: Cortado, 10: Muerte por causa no identificada.

2. Forma de la copa: 1: Circular entero; 2: Circular irregular, alguna asimetría o muerte de algunas ramas; 3: Medio círculo, asimetría delgada; 4: Menos de medio círculo; 5: Solamente pocas ramas; 6: Descopado.

3. Grados de ocupación de copas por lianas: 1:0-19%; 2: 20-39%; 3:40-59%; 4: 60-79%; 5: 80-100%. En este caso, el grado de ocupación de la copa por lianas fue asignado un peso en porcentaje (1:0-19%; 2: 20-39%; 3:40-59%; 4: 60-79%; 5: 80-100%), según la cantidad de lianas presentes sobre la copa del árbol.

Para detectar si la variable “intensidad lumínica” estaba asociada a las características y condiciones de la vegetación en cada fragmento, Forero (2001) midió esta variable en cada una de las 36 parcelas de estudio, que consistió en hacer con un densiómetro 10 registros de esta variable distanciados uno del otro cada 10 m, caminando por el centro de cada parcela en el sentido del eje largo.

5.2.3. Proceso de remediación

Utilizando los mismos protocolos en el diseño de muestreo y siguiendo la misma metodología de estudio, se realizó una segunda medición de estos sitios (Forero 2002), que consistió en evaluar por segunda ocasión a todos los individuos considerados en la medición hecha en el 2001, pero además se registraron los individuos “muertos” que se hallaron entre el periodo de medición 2001-2002, así como a todos los individuos

“reclutas” que se fueron encontrando en cada una de las 36 parcelas en este mismo periodo en los cinco fragmentos.

Los individuos “muertos” se consideraron a todos aquellos individuos que se registraron vivos en la medición hecha en el 2001 y no aparecieron en la medición del 2002, registrando la causa de su muerte de acuerdo a los códigos que se contemplan en la variable “condición del árbol” (Sección 5.2.2); como individuos reclutas se tuvieron a todos aquellos individuos que no estaban registrados en la medición del 2001 y que reunieron el diámetro mínimo de medición (≥ 10 cm de dap) para ser contemplados en la medición del 2002. Los reclutas fueron registrados con código único colocándoles una placa de aluminio con una numeración ascendente tomando en cuenta el último número de árbol registrado en la medición anterior en cada una de las 36 parcelas, y al igual que a los individuos del 2001, fueron identificados a nivel de especie por Nelson Zamora.

El presente estudio contempló una tercera medición de las 36 PPM establecidas por Forero en el 2001 con la finalidad de conocer la dinámica que ha registrado la vegetación en el tiempo transcurrido entre la medición del 2002-2005. Para ello, se siguieron los mismos protocolos utilizados en la medición del 2002, es decir, se evaluaron las mismas variables consideradas, y se registraron los individuos muertos y reclutas que fueron apareciendo en cada una de las 36 parcelas en los cinco fragmentos.

Es importante mencionar que para la evaluación de la dinámica de la vegetación en un sitio, se debe procurar que los datos que se comparan, cuenten con intervalos similares de periodo de medición, esto para obtener datos confiables en sus análisis comparativos en el tiempo. Para los sitios en estudio, la medición del 2001 además del periodo de medición requirió de un tiempo para la ubicación de sitios y establecimiento de las parcelas, razones por las cuales esta información no pudo ser usada para la evaluación de la dinámica de la vegetación en estos fragmentos. Sin embargo, se tiene que la medición del 2002 registra intervalo de tiempo similar que la del 2005, lo que permitió que estas dos bases de datos se hayan podido utilizar para construir una sola, misma que nos sirvió para realizar dichos análisis.

También, como parte de esta tercera medición, se actualizó la información de cada sitio de estudio, que consistió en buscar en los expedientes o archivos de FUNDECOR información relevante que pudiera servir como elementos de juicio en la interpretación de resultados obtenidos en los análisis realizados en este estudio, teniendo en consideración que estos bosques se encuentran bajo regímenes de planes de manejo de aprovechamiento forestal, y puede que existan factores que están siendo controlados por esta actividad, influyendo así en la dinámica de la vegetación en estos fragmentos.

5.3. ANÁLISIS DE DATOS

5.3.1. Procesamiento de la información

Para las comparaciones de los datos en la estructura y dinámica de la vegetación con respecto a las tres distancias al borde, los cálculos se realizaron a nivel de rodal, por grupos de formas de vida: árboles, palmas y lianas; y al igual que Forero (2001) en grupos de especies: gremios forestales y familias botánicas, así como para especies individuales. Los grupos por formas de vida (árboles, palmas y lianas), grupos de especies (seis familias y cuatro gremios forestales) y especies individuales (dieciocho) que se consideraron, se aprecian en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Grupos de individuos que fueron considerados dentro de los análisis para hacer las comparaciones y detectar los patrones de distribución, con respecto a las tres distancias al borde.

Formas de vida	Familia	Gremios Forestales	Especies
Árboles	Annonaceae	Generalista (GEN)	<i>Pouteria durlandii</i>
	Burseraceae		<i>Brosimum lactescens</i>
	Chrysobalanaceae		<i>Tapirira guianensis</i>
	Euphorbiaceae		<i>Tetragastris panamensis</i>
	Lauraceae		<i>Virola sebifera</i>
	Sapotaceae		<i>Minquartia guianensis</i>
		Intermedia (INT)	<i>Pentaclethra macroloba</i>
			<i>Dendropanax arboreus</i>
			<i>Pourouma bicolor</i>
			<i>Pourouma minor</i>
	Heliófita durable (HD)	<i>Apeiba membranacea</i>	
		<i>Goethalsia meiantha</i>	
		<i>Laetia procera</i>	
		Heliófita efímera (HE)	<i>Cecropia insignis</i>
Palmas			<i>Socratea exorrhiza</i>
			<i>Iriartea deltoidea</i>
			<i>Euterpe precatoria</i>
			<i>Welfia regia</i>
Lianas			

La selección de estos grupos y especies individuales, se realizó básicamente por dos criterios 1: para evaluar en el tiempo, las mismas variables de respuestas y detectar patrones de distribución con respecto a la distancia al borde realizada por Forero (2001), y 2: para seguir los criterios que ella aplicó para dicha selección, es decir; procurando que estuvieran presentes y a la vez que fueran abundantes en cada una de las 36 parcelas, en la importancia ecológica de algunas ligada a la diseminación de semillas por la fauna (familias Annonaceae, Lauraceae, y Sapotaceae), por estrategia de vida de otras (familia Euphorbiaceae, considerada como sucesional), de crecimiento lento (familias Burseraceae, Chrysobalanaceae y Sapotaceae), y/o categorizadas de acuerdo con los gremios forestales ó grupos ecológicos.

Se evaluó al rodal entero en cuanto al número de especies, géneros y familias por distancia al borde para el año 2005, para ello, se calcularon sus abundancias totales. Para conocer su dinámica en el tiempo, se calcularon el número de “reclutas” y el número “perdido”, en cada una de las 36 PPM. Los “reclutas” son aquellas familias, géneros y especies que no aparecían en la medición del año 2002 y que aparecieron en la medición del 2005. El número “perdido” de familias, géneros y especies, son aquellas familias, géneros y especies que aparecían en la medición del año 2002 y que ya no se encontraron en la muestra del año 2005. De igual manera se evaluó al rodal entero en lo que respecta a riqueza y diversidad entre distancias al borde, y al igual que en el 2001 (Forero 2001) se calcularon los índices Alfa de Fisher (α), índices de Shannon (H') y el índice de Simpson (D) (Magurran 1988).

Para conocer la estructura de la vegetación, a nivel del rodal, por grupos de especies y especies individuales, se realizaron cálculos y análisis estadísticos utilizando como variables de respuestas N (número de individuos), y G (área basal) que es la medida de organización horizontal de la vegetación dados en metros cuadrados (m^2) (Louman *et al.* 2001). Los cálculos de N y G se realizaron para los valores absolutos (N_{2005} y G_{2005}) para el rodal entero, grupos de especies y especies individuales. Los valores para el G absoluto se calcularon como m^2/ha (metros cuadrados por hectárea) y los valores para N se realizaron en números absolutos por parcela por distancia al borde.

Para conocer la dinámica de la estructura de la vegetación para el rodal entero, grupos de especies y especies individuales, se calcularon los cambios netos en N ($N_{2005}-N_{2002}$), y los cambios netos en G ($G_{2005}-G_{2002}$). Los cambios netos se tomaron como la diferencia de la suma del valor total absoluto al final del periodo (2005), menos la suma del valor total absoluto al inicio del periodo (2002). Los cambios netos de G se calcularon en m^2/ha^{-1} (metros cuadrados por hectárea por año).

En la dinámica de G para el rodal entero, además de sus cambios netos, se calculó su crecimiento durante el periodo 2002-2005, es decir, se tomaron a los individuos sobrevivientes para calcular su incremento en este periodo, el crecimiento se tomó como la diferencia de la suma del valor total absoluto de área basal al final del periodo (2005) de los individuos sobrevivientes, menos la suma del valor total absoluto al inicio del periodo (2002), de los sobrevivientes, en cada una de las parcelas. Para esto se excluyeron de los análisis a los individuos del grupo palma, debido a que cuando los individuos de palmas alcanzan cierta edad y diámetro máximo dejan de tener incremento diamétrico, aumentado únicamente en altura. Los datos de crecimiento también se calcularon en metros cuadrados por hectárea por año (m^2/ha^{-1}).

Para los cambios netos de G por especies individuales, las cuatro especies de palmas: *Welfia regia*, *Iriartea deltoidea*, *Euterpe precatoria* y *Socratea exorrhiza* no fueron analizadas por las razones arriba explicadas. En el caso de la palma *Welfia regia* cabe una aclaración, esta especie está registrada en las dos mediciones anteriores como *Welfia georgii*, haciéndose el cambio correspondiente a *W. regia* según las indicaciones del Botánico Nelson Zamora. Para los análisis de los individuos del grupo palma y liana, se consideraron únicamente los valores absolutos de N_{2005} , G_{2005} , N recluta y % N muertos.

Para la dinámica en N , además de sus cambios netos, se calculó el número de individuos muertos, mismos que se transformaron en porcentaje y tasas de mortalidad anual; y el número absoluto de individuos reclutas; esto para el rodal entero, grupos de especies y especies individuales. Todos los cálculos se realizaron para cada una de las 36 parcelas en los cinco fragmentos.

Los cambios netos en G y N sirvieron para evaluar la dinámica de la vegetación en cada una de las parcelas por distancia al borde y conocer así, si la parcela ganó o perdió ya sea número de individuos o área basal; para el rodal entero, grupos de especies y especies individuales. La evaluación del porcentaje de individuos muertos ($\%N_{muertos}$) y el número de individuos reclutas ($N_{reclutas}$) se llevó a cabo para conocer con exactitud los valores absolutos perdidos y ganados en estas dos variables de respuestas, en cada una de las 36 PPM, para el rodal entero, grupos de especies y especies individuales.

Para el caso del número de individuos muertos a nivel de rodal, se calcularon dos tipos de tasas de mortalidad 1: porcentaje de mortalidad que fue igual al número de individuos muertos, sobre el total que se encontraba registrado en la medición del 2002; y en tasa de mortalidad anual (transformación logarítmica de los datos de individuos muertos), en cada una de las 36 parcelas, en los cinco fragmentos. Para los grupos de especies y especies individuales, los datos de $N_{muertos}$ únicamente se transformaron a porcentaje de individuos muertos. La tasa de mortalidad anual se calculó utilizando la fórmula de coeficiente de mortalidad anual de Sheil (Sheil *et al.* 1995):

$$M = 100 \left(\frac{\log e(vivosi) - \log e(sobrevivientes)}{t} \right)$$

donde:

M: coeficiente o tasa de mortalidad anual

Log e: Logaritmo de base e

Vivosi: individuos vivos al inicio del periodo (año 2002)

Sobrevivientes: individuos vivos en el 2002 y vivos en el 2005

T: tiempo, en este caso es un intervalo de 2.5 años (tiempo transcurrido entre la medición hecha en el año 2002 y el 2005)

Los análisis de N y G también se realizaron por categorías de clases diamétricas para individuos de 10-19.9, 20-29.9, 30-39.9, 40-49.9, 50-59.9 y ≥ 60 cm de dap, respectivamente. Cabe mencionar que la última categoría de dap se realizó por tres principales razones: debido a que los datos de diámetros mayores son escasos en cuanto al número de observaciones que se requieren para los análisis estadísticos;

porque en esta categoría se agrupan a todos los individuos que de acuerdo a la ley forestal reúnen el diámetro mínimo de aprovechamiento en Costa Rica, y porque además se asume que los individuos que se incluyen dentro de esta categoría, son adultos que tienen más probabilidades de morir por causa natural, aunado a la probabilidad que tienen de morir por el aprovechamiento forestal.

Los datos que se analizaron por categorías de dap fueron: el número total de individuos (N_{2005}) y sus cambios netos ($N_{2005}-N_{2002}$), % $N_{muertos}$, área basal 2005 (G_{2005}), y sus cambios netos ($G_{2005}-G_{2002}$); esto para el rodal entero, familias, gremios forestales y especies individuales. Para el rodal entero y categorías de dap, además de los cambios netos en área basal, se calculó su crecimiento, donde de la misma manera se excluyeron a los individuos del grupo palma por las razones ya explicadas.

Las variables que no se pudieron analizar por categorías de dap a todos los individuos del grupo palma y lianas fueron: $N_{reclutas}$, G_{2005} , cambios en netos en G y cambios netos en N , debido a que son individuos que no cuentan con diámetros suficientemente grandes como para ser subdivididos y analizados estadísticamente por categorías de clases diamétricas. Para el caso de los individuos muertos por categorías de dap, únicamente se calcularon los porcentajes de mortalidad; no se calcularon los coeficientes de mortalidad anual debido a las pocas observaciones que se hallaron en estos datos.

La dinámica de cada fragmento y de cada una de las parcelas en los tres tratamientos, se calculó a través de las siguientes fórmulas:

Para abundancia en N

$$N_{2005} = \sum N_{2002} - \sum N_{muertos} (2002 - 2005) + \sum N_{reclutas} (2002 - 2005)$$

donde:

N_{2005} , N_{2002} : número de individuos para las mediciones del año 2005, 2002 respectivamente.

$\sum N_{reclutas} (2002-2005)$: número de individuos reclutas durante el periodo 2002-2005

ΣN muertos (2002-2005): número de individuos muertos durante el periodo 2002-2005

Para abundancia en G

$$G_{2005} = \frac{dap^2 \pi}{4}$$

donde:

G_{2005} (m^2/ha)= Área basal en el 2005

π = una constante (3.14)

dap= diámetro a la altura de pecho (en m)

Cambios en G

$$\text{Cambios en G (m}^2/\text{ha}^{-1}) = \Sigma G_{2005} - \Sigma G_{2002}$$

donde:

Cambios en G (m^2/ha^{-1})= diferencia neta de área basal para el periodo 2002-2005 que puede tomar valor positivo o negativo, dependiendo de la dinámica de G para el periodo que se evalúa.

G_{2005} , G_{2002} : área basal (m^2/ha) para el año 2005, 2002 respectivamente.

5.3.2. Análisis estadístico

Los cuatro grupos de parcelas ubicadas en fragmentos de bosques (tres de sitios individuales y el cuarto compuesto por dos sitios), fueron considerados como factores de bloqueo de las unidades experimentales (UE). Debido a que dentro de cada grupo de parcelas hay repeticiones de los tratamientos (tres categorías de distancias a partir del borde 1) 30m, 2) 150m, 3) $\geq 300m$), el modelo de análisis corresponde a un diseño de bloques generalizados. Se utilizó la técnica del ANDEVA para detectar diferencias entre los tratamientos, es decir para encontrar diferencias estadísticas en la dinámica de la vegetación entre las tres categorías de distancias al borde, y se usaron las pruebas de LSD de Fisher para encontrar las diferencias entre medias después de rechazar la hipótesis nula. Para estas pruebas estadísticas, se usó un $\alpha = 0.05$, pero en algunos casos se utilizó al 10%; todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software Infostat Profesional (versión 2005.d 1).

El modelo de análisis es: $Y_{ijk} = \mu + T_i + \beta_j + \varepsilon_{ijk}$

donde

Y_{ijk} : Es la variable de respuesta

μ : Es la media general

T_i : Efecto de los 3 tratamientos (distancias al borde)

B_j : Es el efecto del lugar (fragmentos de bosques en estudio)

ε_{ijk} : Es el término del error independiente supuestamente distribuidos normal $(0, \sigma^2)$

6. RESULTADOS

6.1. DIVERSIDAD DE LA VEGETACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISTANCIA AL BORDE

No se hallaron diferencias estadísticamente significativas por categorías de distancias al borde (Anexos 10.1) para el número total de familias ($P=0.2276$), géneros ($P=0.5419$) y especies ($P=0.6645$) presentes en el 2005, así como tampoco para los tres índices de diversidad, α ($P=0.9494$), H' ($P=0.6117$), D ($P=0.9011$) (Cuadro 2). Forero (2001) obtuvo los mismos patrones mediante la evaluación de estas variables de respuestas.

Cuadro 2. Valores correspondientes a cada índice de diversidad para el año 2005, con sus respectivos errores estándar (\pm) y valor de P, para cada categoría de distancia al borde. Letras iguales indican que no hay diferencias estadísticas significativas.

INDICES	BORDE	INTERMEDIO	INTERIOR	P>F
Alpha	36.84 \pm 4.35a	35.95 \pm 1.62a	35.38 \pm 3.00a	0.9494
Shannon	3.47 \pm 0.08a	3.40 \pm 0.03a	3.64 \pm 0.28a	0.6117
Simpson	0.04 \pm 0.01a	0.05 \pm 4.4E-03a	0.05 \pm 0.01a	0.9011

En lo que respecta a sus dinámicas, el número de familias ($P=0.2408$), géneros ($P=0.6991$), y especies ($P=0.9858$) que se perdieron; al igual que las familias ($P=0.8633$), géneros ($P=0.8868$), y especies ($P=0.3159$) que se reclutaron, no mostraron diferencias estadísticas con relación a la distancia al borde, no habiendo encontrado cambios significativos en la dinámica de estos grupos entre el periodo de medición 2002-2005 (Anexos 10.1)

6.2. DINÁMICA DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN CON RESPECTO A LAS DISTANCIAS AL BORDE

6.2.1. Nivel de rodal

La abundancia de individuos a nivel de rodal (N_{2005}) por categoría de distancia al borde, no mostró diferencia significativa ($P=0.1661$) (Figura 2), lo cual coincide con lo hallado por Forero (2001) al evaluar esta misma variable.

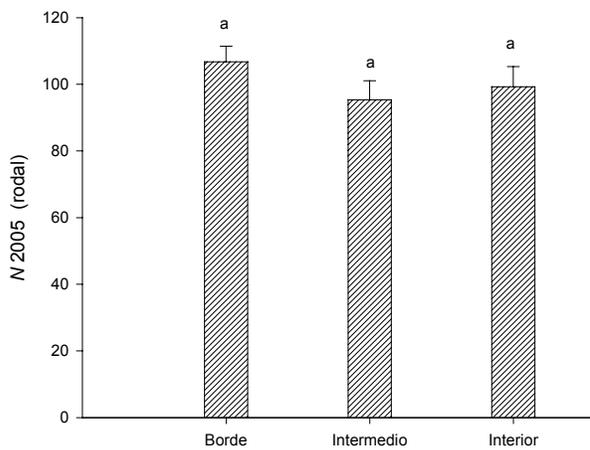


Figura 2. Promedio de número de individuos 2005 a nivel de rodal por parcela (0.2 ha) para cada distancia al borde. Letras distintas indican diferencias significativas al 5%.

En cuanto a la dinámica a nivel de rodal, el número de individuos reclutas ($N_{reclutas}$) mostró un patrón de respuesta con respecto a la distancia al borde ($P=0.0457$) (Figura 3); las parcelas de interior registraron un mayor reclutamiento con respecto a las parcelas de intermedio, siendo el reclutamiento en las parcelas de borde de igual magnitud que en las parcelas restantes. El porcentaje de individuos muertos ($P=0.6408$) (Figura 4a), así como las tasas de mortalidad anual (λ) ($P=0.6299$) (Figura 4b), no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las parcelas instaladas en las tres categorías de distancia al borde.

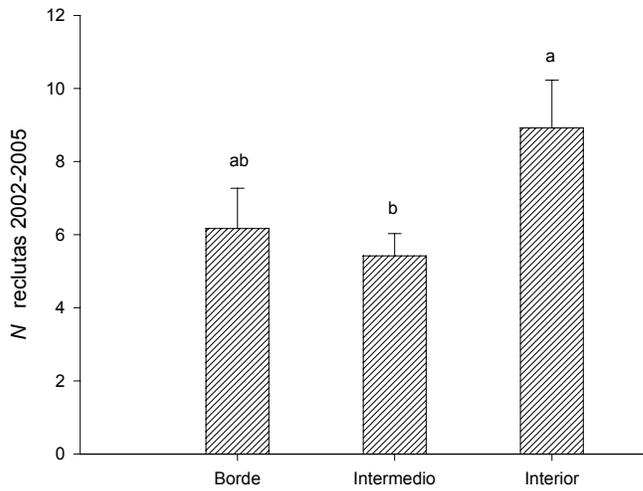


Figura 3. Promedio de individuos reclutas a nivel de rodal, por parcela (0.2 ha) para cada distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002-2005.

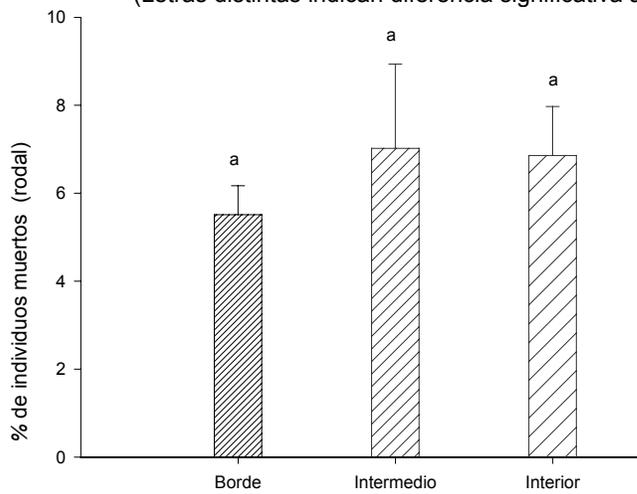


Figura 4. a) Porcentaje de individuos muertos por parcela (0.2 ha) por distancia al borde a nivel de rodal (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002-2005.

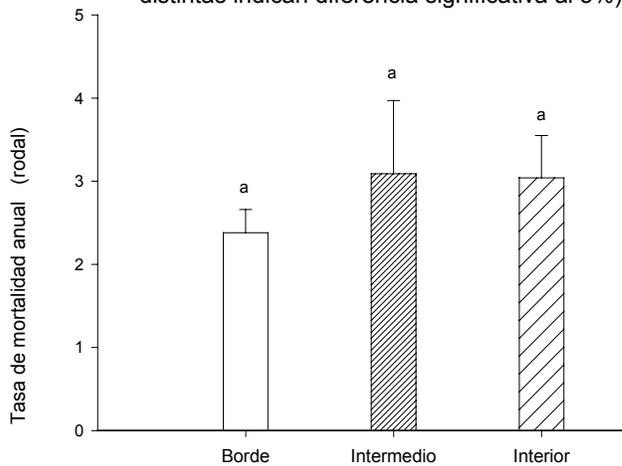


Figura 4. b) Tasa de mortalidad anual a nivel de rodal por parcela (0.2 ha) por distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002 -2005.

A pesar de haberse registrado diferencia significativa en el número de individuos reclutas a nivel de rodal, los cambios netos en N no mostraron relación con las tres categorías de distancia al borde ($P=0.1733$) (Figura 5), es decir la ganancia y la pérdida de individuos en el periodo 2002-2005 no es ni mayor ni menor en los bordes con respecto al interior.

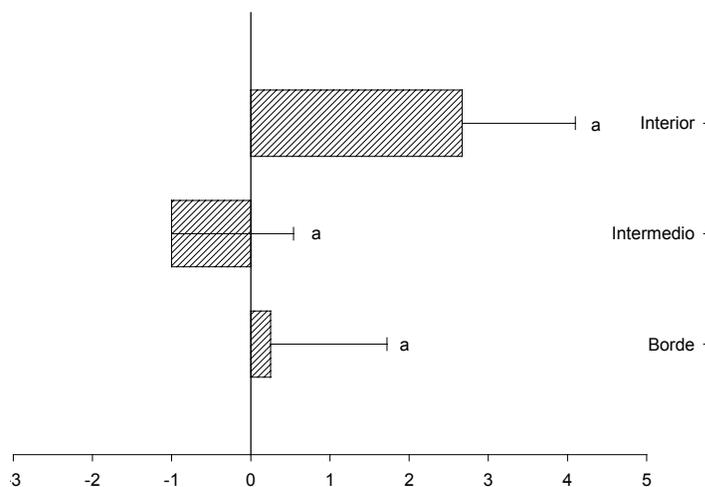


Figura 5. Promedios de cambio neto para el número de individuos por categoría de distancia al borde a nivel de rodal (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Las barras positivas indican ganancia y las barras negativas denotan pérdida de individuos. Periodo de medición 2002-2005.

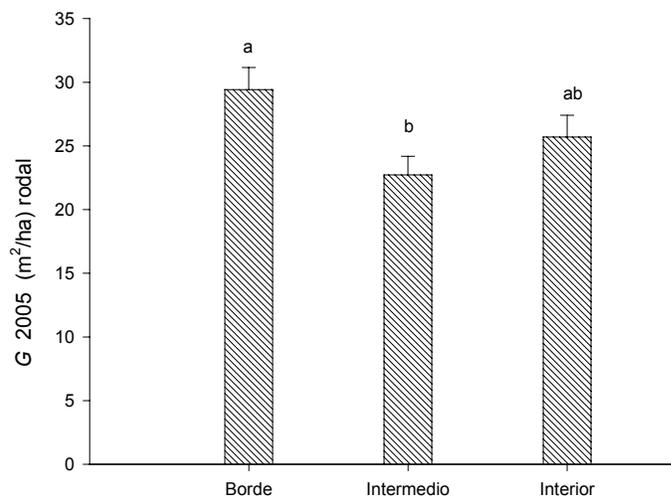


Figura 6. Promedio de área basal 2005 a nivel de rodal ($P=0.0177$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%).

El área basal absoluta a nivel de rodal para el año 2005 (G_{2005}), mostró diferencia significativa con respecto a las distancias al borde (Figura 6), las parcelas de borde registraron una mayor área basal con respecto a las parcelas de intermedio, mientras que en las parcelas de interior se registraron valores similares con respecto al resto de

las distancias. Al igual que en los casos ya mencionados, Forero (2001) encontró este mismo resultado.

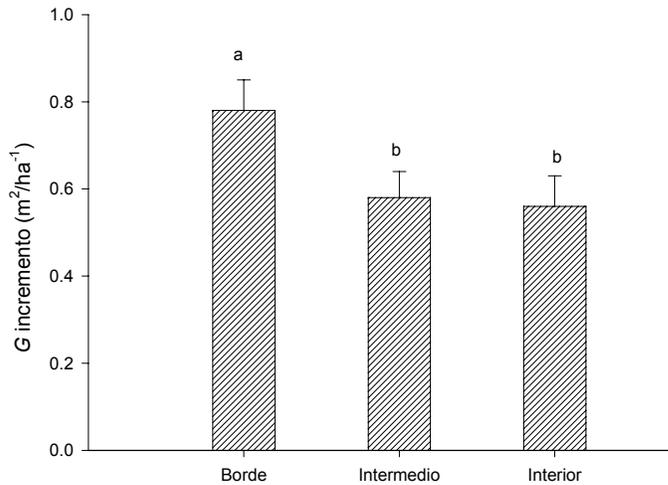


Figura 7. Promedio de crecimiento de área basal a nivel de rodal ($P=0.0211$) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Periodo de medición 2002-2005.

Se halló diferencia estadísticamente significativa en cuanto al crecimiento de área basal (m^2/ha^{-1}) a nivel de rodal para el periodo 2002-2005, por categoría de distancia al borde (Figura 7); las parcelas de borde registraron los promedios mayores de incremento de G con respecto a las parcelas de intermedio y de interior.

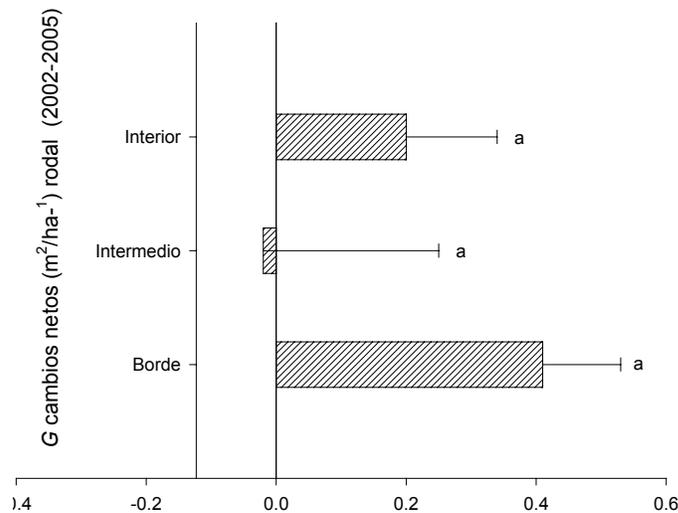


Figura 8. Promedios de cambio neto para el área basal por categorías de distancia al borde a nivel de rodal (Letras distintas indican diferencia significativa al 5%). Las barras positivas indican ganancia y las barras negativas denotan pérdida de área basal. Periodo de medición 2002-2005.

Como puede apreciarse en la Figura 8 los cambios netos de área basal para el periodo 2002-2005 no se diferenciaron del borde con respecto al interior ($P=0.2925$), es decir, el

área basal que se pierde y/o se gana en los bordes es similar al área basal que se pierde y/o se gana en las parcelas de interior.

En lo que respecta al número de individuos entre distancias al borde por categorías de dap, en el 2001 Forero únicamente encontró diferencia para la clase diamétrica 30-39.9 cm de dap, siendo mayor la abundancia en las parcelas de borde; mientras que para el 2005 (*N*2005), además de esta clase diamétrica, los bordes presentaron mayor abundancia en la clase diamétrica 20-29.9 cm de dap (Cuadro 3). El análisis sobre la dinámica de *N* (%*N* muertos) por categorías de clases diamétricas (Cuadro 3) muestra que de las seis categorías de dap, únicamente la clase diamétrica ≥60 cm mostró un patrón de comportamiento con respecto al borde, donde únicamente las parcelas de intermedio registraron datos de mortalidad.

Cuadro 3. Promedio del número de individuos con su error estándar (\pm) y valor de P, por parcela (0.2 ha) por distancia al borde, para cada clase diamétrica (letras distintas indican diferencias estadísticamente significativa al 5% entre los tratamientos o distancias al borde). Periodo de medición 2002-2005.

CD	Variables	Borde	Intermedio	Interior	P>F
1: ≤19.9	<i>N</i> 2005	63.75±3.12a	63.25±4.34a	67.42±5.05a	0.6010
	% <i>N</i> muerto	3.90±0.73a	5.03±1.46a	4.90±0.91a	0.6720
2: ≤29.9	<i>N</i> 2005	18.83±1.67a	13.92±1.14b	13.75±1.61b	0.0181
	% <i>N</i> muerto	0.50±0.19a	0.66±0.18a	0.51±0.16a	0.7729
3: ≤39.9	<i>N</i> 2005	10.83±0.95a	7.67±0.69b	7.08±1.07b	0.0120
	% <i>N</i> muerto	0.40±0.32a	0.74±0.40a	0.67±0.31a	0.7883
4: ≤49.9	<i>N</i> 2005	6.92±0.69a	4.92±0.72b	4.92±0.70b	0.0580
	% <i>N</i> muerto	0.66±0.15a	0.44±0.19a	0.36±0.16a	0.2508
5: ≤59.9	<i>N</i> 2005	3.67±0.54a	3.00±0.52a	3.17±0.34a	0.5553
	% <i>N</i> muerto	0.08±0.08a	0.31±0.23a	0.29±0.21a	0.6312
6: ≥60	<i>N</i> 2005	2.75±0.37a	2.58±0.48a	2.92±0.61a	0.8613
	% <i>N</i> muerto	- ¹	0.35±0.18	-	-

Los cambios netos de *N* a nivel de rodal por categorías de dap, no registraron diferencias entre parcelas por distancia al borde en ninguna de las seis clases evaluadas (Anexo 10.2).

- Datos ceros

Cuadro 4. Promedio de área basal 2005 (m^2/ha), su crecimiento y cambios netos (m^2/ha^{-1}) para el periodo 2002-2005, con sus respectivos errores estándar (\pm) y valores de P, a nivel de rodal por categorías de dap, por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Letras distintas indican diferencia significativa al 5%.

Categorías de D.A.P	VARIABLES	Borde	Intermedio	Interior	P>F
1: ≤ 19.9	G2005 (m^2/ha)	5.26 \pm 0.28a	5.05 \pm 0.31a	5.27 \pm 0.32a	0.7510
	G crecimiento (m^2/ha^{-1})	-0.03 \pm 0.03a	0.01 \pm 0.03a	-0.01 \pm 0.03a	0.5033
	G cambios (m^2/ha^{-1})	-0.04 \pm 0.05a	-0.01 \pm 0.04a	0.04 \pm 0.04a	0.4135
2: ≤ 29.9	G2005 (m^2/ha)	4.36 \pm 0.42a	3.15 \pm 0.24b	3.20 \pm 0.40b	0.0247
	G crecimiento (m^2/ha^{-1})	0.12 \pm 0.06a	2.0E-03 \pm 0.05a	0.05 \pm 0.05a	0.2812
	G cambios (m^2/ha^{-1})	0.08 \pm 0.06a	0.06 \pm 0.06a	-2.4E-03 \pm 0.04a	0.2403
3: ≤ 39.9	G2005 (m^2/ha)	5.20 \pm 0.44a	3.59 \pm 0.34b	3.21 \pm 0.52b	0.0066
	G crecimiento (m^2/ha^{-1})	-0.05 \pm 0.12a	0.23 \pm 0.09a	0.15 \pm 0.08a	0.1088
	G cambios (m^2/ha^{-1})	-0.12 \pm 0.12a	0.10 \pm 0.13a	0.03 \pm 0.11a	0.3781
4: ≤ 49.9	G2005 (m^2/ha)	5.31 \pm 0.53a	3.93 \pm 0.58a	3.94 \pm 0.57a	0.1177
	G crecimiento (m^2/ha^{-1})	0.33 \pm 0.10a	0.08 \pm 0.05ab	-0.06 \pm 0.11b	0.0144
	G cambios (m^2/ha^{-1})	0.12 \pm 0.13a	-0.02 \pm 0.05a	-0.17 \pm 0.12a	0.1296
5: ≤ 59.9	G2005 (m^2/ha)	4.30 \pm 0.66a	3.57 \pm 0.62a	3.68 \pm 0.38a	0.5971
	G crecimiento (m^2/ha^{-1})	0.30 \pm 0.12a	0.06 \pm 0.12a	0.28 \pm 0.16a	0.3835
	G cambios (m^2/ha^{-1})	0.26 \pm 0.13a	-0.01 \pm 0.14a	0.16 \pm 0.18a	0.4591
6: ≥ 60	G2005 (m^2/ha)	6.14 \pm 0.92a	4.93 \pm 0.93a	8.04 \pm 1.98a	0.1570
	G crecimiento (m^2/ha^{-1})	0.12 \pm 0.05a	0.20 \pm 0.10a	0.15 \pm 0.06a	0.6901
	G cambios (m^2/ha^{-1})	0.12 \pm 0.05a	-0.03 \pm 0.15a	0.15 \pm 0.06a	0.3917

El área basal absoluto (G2005) por clases diamétricas (Cuadro 4) mostró diferencia significativa para dos categorías de tamaño, los individuos de 20-29.9 y 30-39.9 cm de dap registraron mayor área basal en las parcelas de borde con respecto a las otras dos categorías de distancia al borde. En lo que respecta al crecimiento de área basal por categorías de dap, únicamente la clase 40-49.9 mostró un patrón de respuesta al borde (Cuadro 4), las parcelas de borde registraron los promedios mayores de incremento y las parcelas de interior los promedios bajos, mientras que en las parcelas de intermedio el incremento de área basal fue de la misma magnitud con respecto a las de borde e interior. En cuanto a los cambios netos de área basal por categorías de dap (Cuadro 4), ninguna categoría de dap mostró mayor o menor ganancia y/o pérdida de área basal por categoría de distancia al borde.

6.2.2. Relación de los individuos agrupados en formas de vida con respecto a la distancia al borde

Cuadro 5. Promedio de individuos (N2005) y área basal en el 2005 (G2005) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde para cada grupo por forma de vida (árboles, palmas y lianas), así como la dinámica de N, (% mortalidad y número de reclutas), con los respectivos valores de P y error estándar (\pm) (letras distintas indican diferencias significativas al 5%). Periodo de medición 2002 -2005.

N2005	Distancias al borde	$\bar{x} \pm E.E$	P>F	Dinámica: (variables)	Distancias al borde	$\bar{x} \pm E.E$	P>F
ÁRBOLES	Borde	93.25 \pm 4.27a	0.0110	%N muertos	Borde	4.92 \pm 0.77a	0.8325
					Intermedio	6.00 \pm 1.78a	
					Interior	5.42 \pm 1.08a	
	Intermedio	77.42 \pm 4.40b		0.0588	Nreclutas	Borde	4.58 \pm 0.77ab
						Intermedio	3.67 \pm 0.40b
						Interior	6.42 \pm 1.05a
	Interior	78.50 \pm 6.21b		0.0194	G2005 (m ² /ha)	Borde	29.25 \pm 1.75a
						Intermedio	22.62 \pm 1.46b
						Interior	25.63 \pm 1.72ab
PALMAS	Borde	11.92 \pm 1.54b	0.0030	%N muertos	Borde	9.50 \pm 2.59a	0.4916
					Intermedio	8.67 \pm 2.91a	
					Interior	12.33 \pm 2.17a	
	Intermedio	16.75 \pm 2.05a		0.1399	Nreclutas	Borde	1.33 \pm 0.40a
						Intermedio	1.50 \pm 0.45a
						Interior	2.42 \pm 0.57a
	Interior	19.75 \pm 1.07a		0.0538	G2005 (m ² /ha)	Borde	1.17 \pm 0.15b
						Intermedio	1.49 \pm 0.16ab
						Interior	1.64 \pm 0.09a
LIANAS	Borde	1.58 \pm 0.48a	0.5396	%N muertos	Borde	11.08 \pm 8.53a	0.8213
					Intermedio	4.83 \pm 3.30a	
					Interior	8.33 \pm 8.33a	
	Intermedio	1.17 \pm 0.34a		0.5553	Nreclutas	Borde	0.25 \pm 0.18a
						Intermedio	0.25 \pm 0.13a
						Interior	0.08 \pm 0.08a
	Interior	1.00 \pm 0.37a		0.2606	G2005 (m ² /ha)	Borde	0.17 \pm 0.07a
						Intermedio	0.07 \pm 0.03a
						Interior	0.10 \pm 0.04a

Dentro de las categorías de formas de vida, los árboles mostraron mayor abundancia en las parcelas de borde comparado con el intermedio e interior (Cuadro 5). En este resultado se halló el efecto de sitio (P=0.0003), los árboles mostraron mayor

abundancia en Paniagua y la menor se registró en Ladrillera 3 (Anexo 10.3). Para su dinámica, el porcentaje de árboles muertos no mostró diferencia entre categorías de distancias al borde (Cuadro 5), sin embargo se hallaron diferencias al 10% en el número de reclutas, registrándose un mayor reclutamiento en las parcelas de interior comparado con el intermedio, mientras que el borde no difiere de estas dos distancias. El área basal en árboles fue mayor en las parcelas de borde comparado con las parcelas de intermedio, mientras que las parcelas de interior no registraron diferencia con el borde e intermedio.

En lo que respecta a la abundancia en el número de individuos del grupo palma para el año 2005, se halló que tuvieron una mayor abundancia en las parcelas de interior e intermedio comparado con el borde (Cuadro 5). Para su dinámica tanto el porcentaje de individuos muertos, como el número de reclutas no mostró relación con las tres categorías de distancia al borde. Para las palmas el área basal presentó diferencia significativa al 10% las parcelas de interior registraron los promedios mayores con respecto al borde, mientras que los promedios registrados en las parcelas de intermedio no difieren del resto de las categorías de distancias al borde (Cuadro 5).

Los individuos del grupo liana, fueron los únicos que no mostraron un patrón de abundancia en el número de individuos y área basal por categoría de distancia al borde, así como tampoco registraron diferencia estadísticamente significativa en su dinámica (%Nmuechos) (Cuadro 5).

6.2.3. Dinámica de la estructura de individuos arbóreos agrupados en gremios ecológicos con respecto a la distancia al borde

Al igual que los resultados obtenidos por Forero (2001) en lo que respecta a la abundancia de individuos por grupos ecológicos por distancia al borde, el N2005 únicamente mostró diferencia estadísticamente significativa en el grupo heliófita durable (Anexo 10.4). Los individuos de este grupo registraron mayor abundancia en las parcelas de borde, comparado con el intermedio e interior ($P=0.0107$); en este estudio para esta variable de respuesta también se halló diferencia significativa entre sitios

($P=0.0348$); Rojomaca registró la mayor abundancia en individuos de este grupo, mientras que Paniagua y Ladrillera1-Selva Verde registraron la menor abundancia, Ladrillera 3 no mostró diferencia con ninguno de los bloques mencionados (Anexo 10.5).

La dinámica de N por grupos ecológicos mostró diferencia significativa únicamente en el reclutamiento de las especies del grupo generalista, el número de individuos reclutas fue mayor en las parcelas de interior con respecto a las parcelas de intermedio y de borde (Figura 9). En lo que se refiere a sus cambios netos, ningún grupo ecológico evaluado mostró estadísticamente mayor o menor ganancia y/o pérdida de individuos por categorías de distancia al borde (Anexo 10.6).

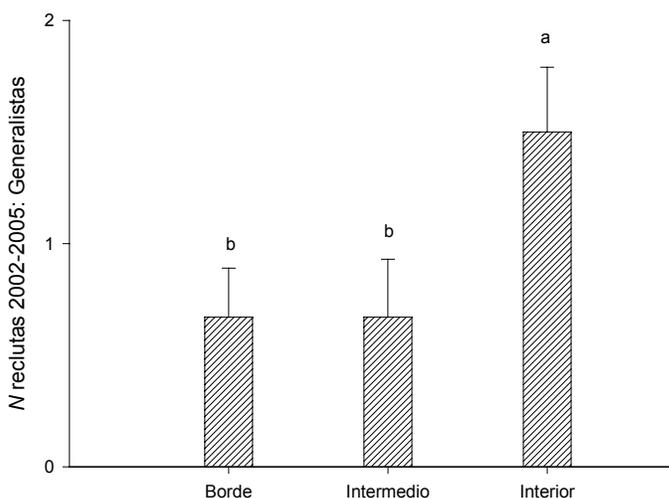


Figura 9. Número total de individuos reclutas por parcela (0.2 ha) por distancia al borde para los individuos del grupo ecológico generalista ($P=0.0511$). Letras distintas indican diferencia significativa al 10%. Periodo de medición 2002 -2005.

El área basal por grupo ecológico, y sus cambios netos no se diferenciaron entre categorías de distancias para ningún grupo evaluado (Cuadro 6).

Cuadro 6. Promedios de área basal 2005 (m^2/ha) y sus cambios netos (m^2/ha^{-1}) para el periodo 2002-2005, para cada grupo ecológico por parcela por distancia al borde. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas al 5%.

GRUPO-ECOL	DISTANCIA AL BORDE	G NDANCIA	P>F	G CAMBIOS	P>F
Generalistas	Borde	14.93±1.26a	0.5426	0.16±0.07a	0.5063
	Intermedio	13.22±1.19a		-2.5E-03± 0.13a	
	Interior	14.23±1.15a		0.09±0.09 a	
Heliófita durable	Borde	7.46±1.18a	0.0772	0.14±0.05a	0.5028
	Intermedio	4.08±0.79a		0.13±0.07a	
	Interior	5.82±1.17a		0.02±0.10 a	
Heliófita efímera	Borde	0.41±0.16a	0.4283	-0.05±0.04a	0.4746
	Intermedio	0.81±0.32a		-0.05±0.03a	
	Interior	0.44±0.24a		0.01±0.03a	
Interior	Borde	1.50±0.42a	0.6268	0.02±0.03a	0.5094
	Intermedio	1.19±0.28a		0.02±0.02a	
	Interior	1.17±0.22a		0.05±0.02a	

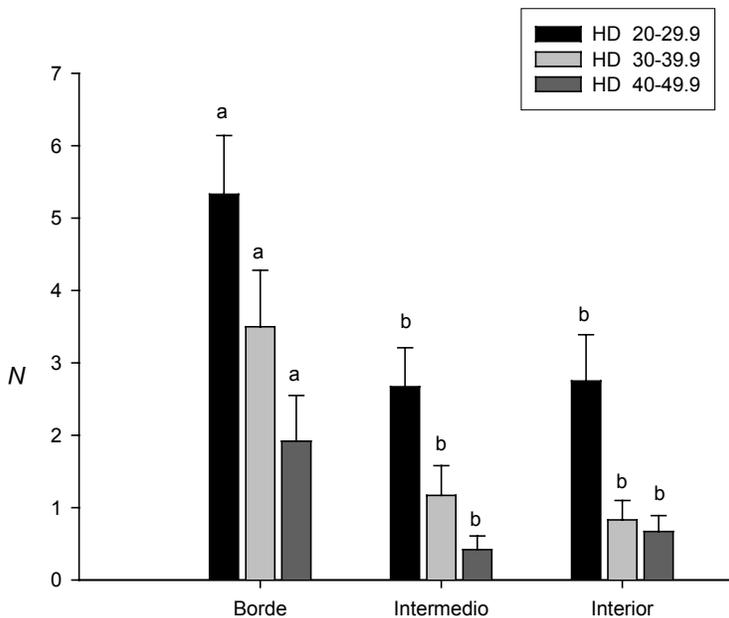


Figura 10. Promedio de individuos del grupo heliófita durable 2005 para las categorías de dap 20-29.9 ($P=0.0112$), 30-39.9 ($P=0.0022$) y 40-49.9 ($P=0.0372$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde.

En cuanto a la abundancia en el número de individuos (N_{2005}) por grupos ecológicos y categorías de dap, Forero en el 2001 únicamente halló diferencias significativas para el grupo ecológico heliófita durable en las clases diamétricas 20-29.9 y 30-39.9, siendo mayor la abundancia en las parcelas de borde con respecto al resto de las categorías de distancia, mientras que para el año 2005 (Anexo 10.7), además de estas categorías

de dap, los bordes presentaron mayor abundancia para la categoría 40-49.9 cm de dap (Figura 10). Por otro lado, en el 2001 el N de este grupo en la clase 10-19.9 cm de dap, no mostró diferencia significativa al 10% ($P=0.17$), mientras que para el 2005 se produce esta diferencia ($P=0.08$) (Anexo 10.7).

En lo que respecta a la dinámica de N por grupo ecológico y categorías de dap, únicamente los individuos del grupo generalista en la clase 10-19.9 mostraron diferencias estadísticas significativas en el porcentaje de individuos muertos entre categorías de distancia al borde (Figura 11), siendo la mortalidad mayor en las parcelas de intermedio con respecto al resto de las distancias al borde. En ninguno de los demás grupos evaluados y en ninguna categoría de dap se registraron diferencias en la dinámica de N (Anexo 10.7).

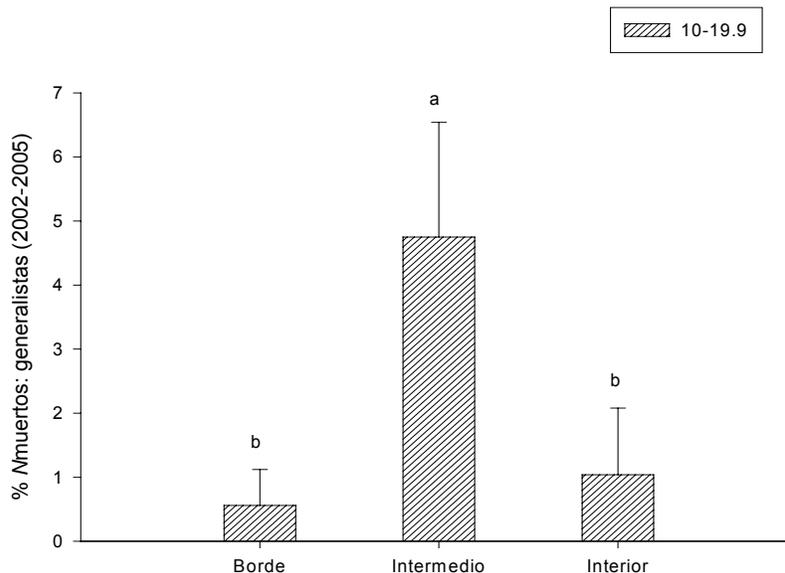


Figura 11. Porcentaje de individuos muertos ($P=0.0512$) para el grupo generalista en la clase 10-19.9 cm de dap por parcela por distancia al borde. Letras distintas indican diferencia significativa al 10%. Periodo de medición 2002-2005.

Los cambios netos en el número de individuos, únicamente mostraron diferencias significativas para el grupo generalista en la clase 10-19.9 cm de dap (Figura 12), los promedios mayores de cambios se registraron en las parcelas de interior con respecto a las otras categorías de distancias, coincidiendo con el mayor reclutamiento que registró este mismo grupo en estas mismas parcelas (Figura 9).

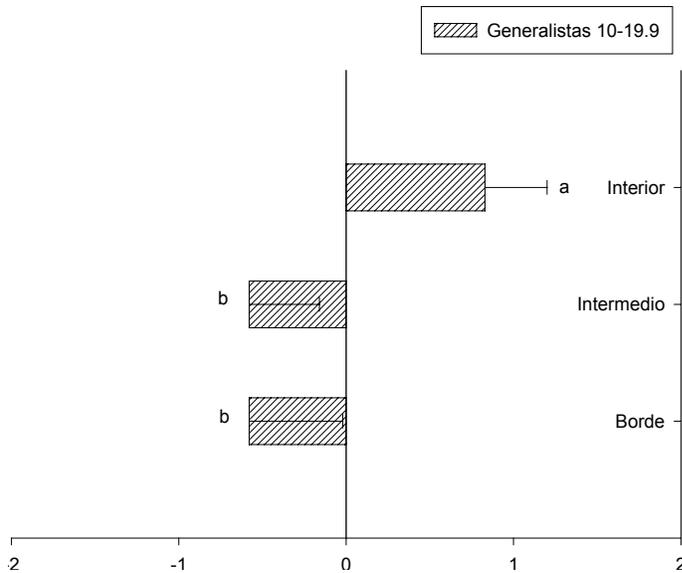


Figura 12. Cambios netos en el número de individuos del grupo generalista en la clase 10-19.9 cm de dap ($P=0.0377$) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Las barras positivas indican ganancia de individuos y las negativas denotan pérdida de individuos. Periodo de medición 2002 -2005.

Los patrones de respuestas a las distancias al borde en cuanto a área basal por categorías de dap y grupos ecológicos, se comportaron de manera similar que los hallados para la abundancia de individuos; es decir, donde se hallaron diferencias para el número de individuos, también se hallaron para el área basal, registrándose los promedios mayores de área basal para el grupo heliófita durable en las clases 20-29.9, 30-39.9 y 40-49.9 cm de dap en las parcelas de borde (Figura 13).

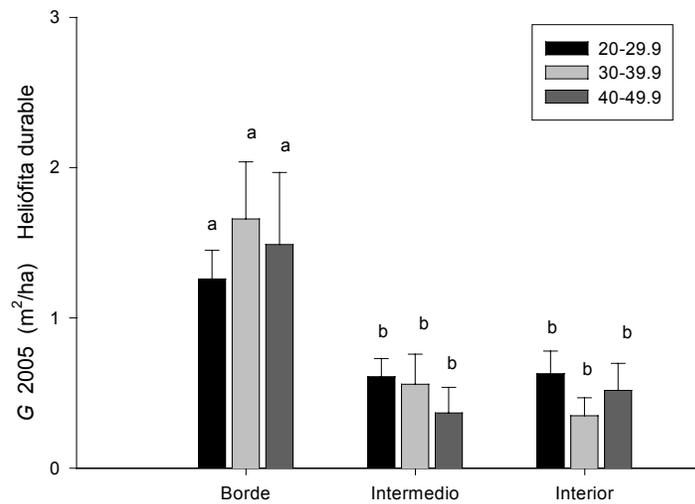


Figura 13. Promedio de área basal (m^2/ha) 2005 para el grupo heliófita durable en las categorías de dap 20-29.9 ($P=0.0085$), 30-39.9 ($P=0.0022$) y 40-49.9 ($P=0.0413$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde.

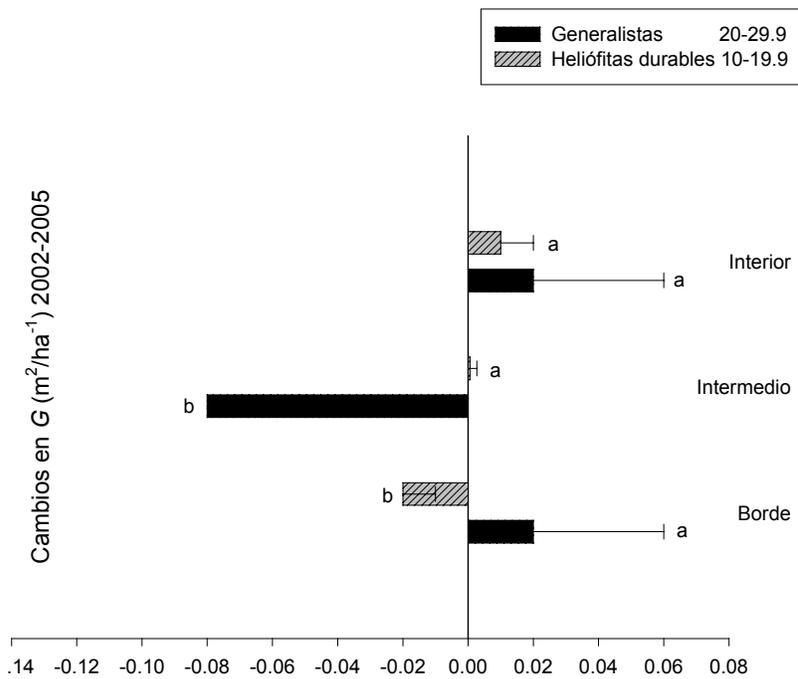


Figura 14. Promedios de cambios netos de área basal (m^2/ha^{-1}) para grupos ecológicos analizados en categorías de dap. Las barras con valores positivos denotan aumento y las barras con valores negativos indican reducciones de área basal, por parcela por distancia al borde, para los grupos ecológicos generalista 20-29.9 ($P=0.0473$), y heliófita efímera 10-1.9 cm de dap ($P=0.0045$). Periodo de medición 2002-2005.

Para la dinámica de área basal por grupos ecológicos y categorías de dap, los cambios netos de G únicamente mostraron diferencias estadísticamente significativas para los grupos heliófita efímera en la clase 10-19.9 y generalistas para 20-29.9 cm de dap (Figura 14). Para el grupo generalista en la categoría 20-29.9 cm de dap, se halló que los cambios netos representan un incremento significativo de área basal en los bordes e interior, con respecto al intermedio donde se encontró una reducción significativa de G . Para el grupo heliófita efímera en la clase 10-19.9 cm de dap, se halló un incremento de área basal en las parcelas de interior con respecto a las parcelas de borde donde se registró una significativa reducción de área basal, mientras que el intermedio permaneció prácticamente sin cambios (Figura 14).

6.2.4. Relación de las familias botánicas y su dinámica con respecto a las distancias al borde

La única diferencia que se halló a nivel de familia en el 2005 fue en la abundancia de individuos para el 2005 de la familia Euphorbiaceae, registrándose una mayor abundancia en las parcelas de borde comparado con las parcelas de intermedio e interior (Figura 15). Los cambios netos en G , % N muertos y N reclutas, no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos o parcelas por distancia al borde; tampoco para los análisis por categorías de dap. Con estos resultados la situación no muestra cambios a nivel de familias, comparados con los resultados que obtuvo Forero (2001).

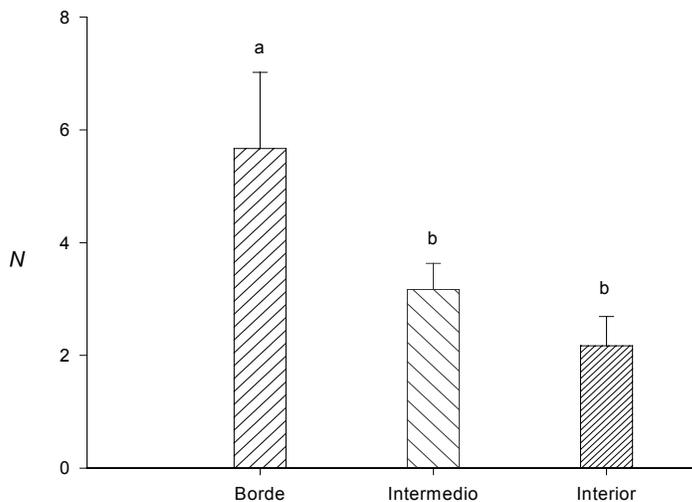


Figura 15. Promedios del número de individuos en el 2005 por parcela (0.2 ha) por distancia al borde de la familia Euphorbiaceae ($P=0.0142$).

6.2.5. Relación de las especies individuales y su dinámica con respecto a las distancias al borde

En lo que respecta a la abundancia en el número de individuos en el 2005 (N_{2005}) por especies individuales, se tiene que la especie de palma del sub-dosel *Euterpe precatoria*, mostró un patrón de respuesta al borde (Figura 16).

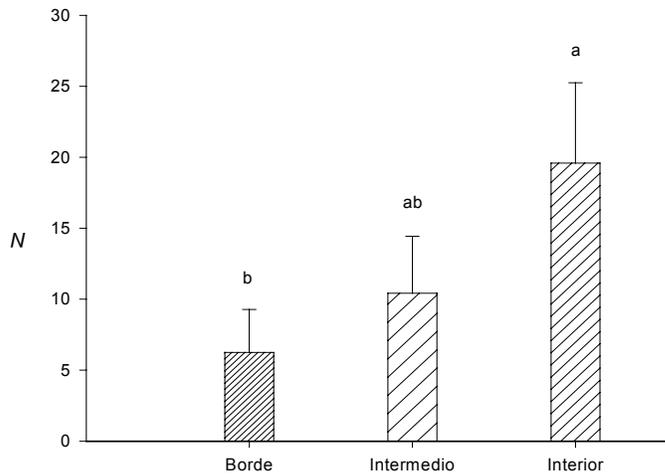


Figura 16. Promedio del número de individuos total en el 2005 de *Euterpe precatoria*, por parcela por distancia al borde ($P=0.0512$). Letras distintas indican diferencia significativa al 10%.

Los individuos de *E. precatoria* fueron más abundantes en las parcelas de interior con respecto al borde, mientras que las parcelas de intermedio registró los mismos promedios similares con respecto a las otras categorías (Figura 16). Forero (2001) no reporta datos en el número de individuos por distancias al borde para esta especie. Para estos análisis se halló efecto de sitio ($P=0.0074$), Rojomaca y Ladrillera1-Selva Verde registraron los promedios mayores de abundancia, y Ladrillera 3 los promedios bajos donde no se registraron datos, mientras que Paniagua no difiere de ninguno de estos sitios (Anexo 10.8).

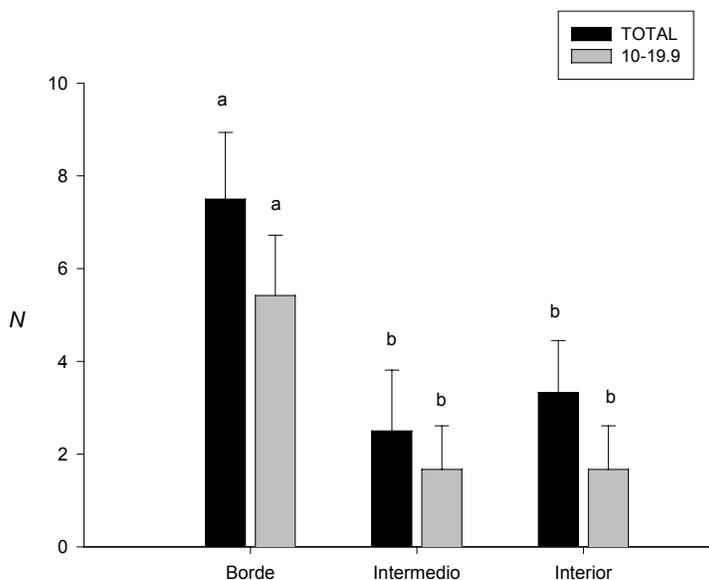


Figura 17. Promedio del número de individuos total en el 2005 de *Apeiba membranacea* ($P= 0.0263$) y para la clase diamétrica 10-19.9 cm de dap ($P=0.0298$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde.

La abundancia de individuos de *Apeiba membranacea* (especie del dosel superior), total y para la clase 10-19.9 cm de dap, fue mayor en las parcelas de borde con respecto al intermedio y el interior (Figura 17).

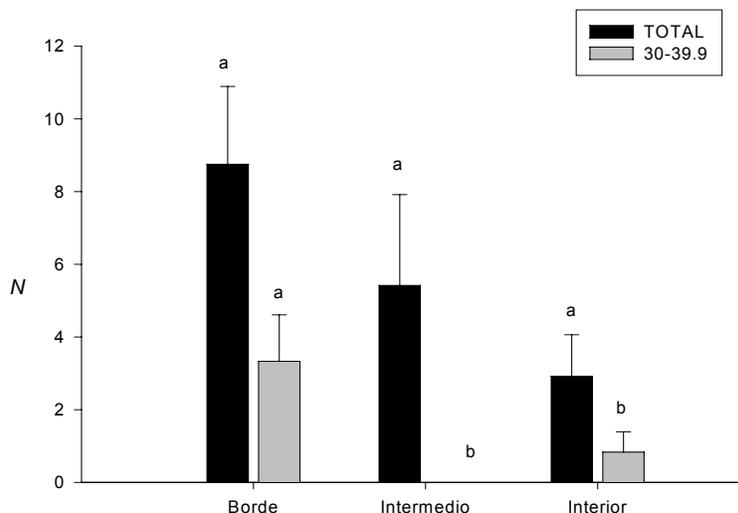


Figura 18. Promedio del número de individuos en el 2005 de *Laetia procera* total ($P=0.1486$) y para la clase 30-39.9 cm de dap ($P=0.0121$), por parcela (0.2 ha) por distancia al borde.

La abundancia de individuos de *Laetia procera* (especie del dosel superior) en la clase diamétrica 30-39.9 cm de dap, fue mayor en las parcelas de borde y menor en las del intermedio e interior. Con respecto a la abundancia total no se halló diferencias significativas entre distancias al borde (Figura 18).

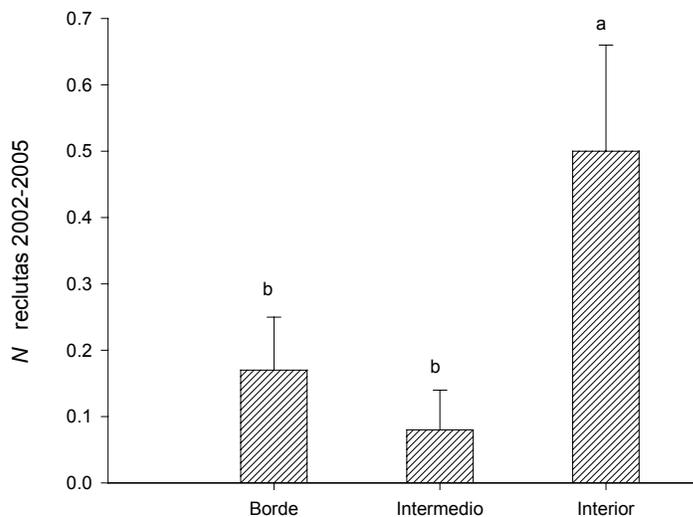


Figura 19. Promedio de individuos reclutas ($P=0.0122$) para la especie *Euterpe precatoria* por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Letras distintas indican diferencia significativa al 5%. Periodo de medición 2002-2005.

En lo que respecta a la dinámica de N por especies individuales, únicamente se hallaron diferencias estadísticamente significativas en individuos de una especie de palma del sub-dosel: *Euterpe precatória*. Como se muestra en la Figura 19, esta especie mostró diferencia significativa en el número de individuos reclutas por categorías de distancia al borde, siendo el reclutamiento mayor en las parcelas de interior con respecto a las parcelas de intermedio y borde. Para este análisis se halló efecto significativo de sitios ($P=0.0139$), registrándose el mayor reclutamiento de los individuos de esta especie en Paniagua y Ladrillera 1-Selva Verde, mientras que el menor reclutamiento se halló en Rojomaca y Ladrillera 3, y donde el menor reclutamiento en Ladrillera 3 está dado por la ausencia de los individuos de esta especie. (Anexo 10.9)

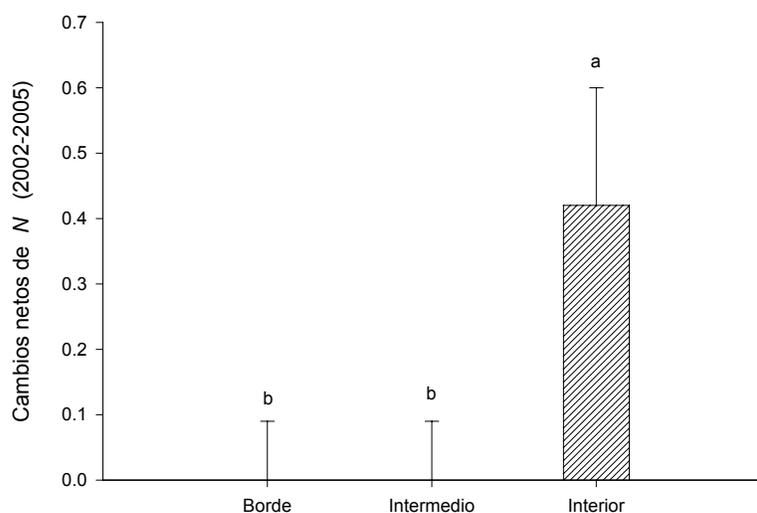


Figura 20. Promedio de cambios netos ($P=0.0248$) para el número de individuos de la especie *Euterpe precatória* por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Periodo de medición 2002-2005.

Para los análisis en cambios netos de N , totales y categorías de dap por especies individuales, se tiene que únicamente los individuos de la especie *Euterpe precatória* (especie de sub-dosel) (Figura 20), así como de *Pentaclethra macroloba* (dosel superior) para las clases 20-29.9 y 30-39.9 cm de dap (Figura 21) mostraron diferencias significativas. Los cambios netos registrados en el número de individuos para la especie *Euterpe precatória* fueron mayores en las parcelas de interior, mientras que el borde e intermedio registraron promedios bajos donde prácticamente no hubieron cambios (Figura 20).

Para los cambios netos en el número de individuos de *P. macroloba* para la clase 20-29.9 cm de dap, los promedios mayores se registraron en las parcelas intermedio con respecto al interior; contrario a este resultado la clase 30-39.9 cm de dap registró los promedios menores en el intermedio y los promedios mayores se hallaron en las parcelas de borde e interior (Figura 21). Ninguna de las demás especies del dosel superior evaluadas mostró mayor o menor promedio en cambios netos en *N*, aún cuando los datos fueron analizados por categorías de clases diamétricas.

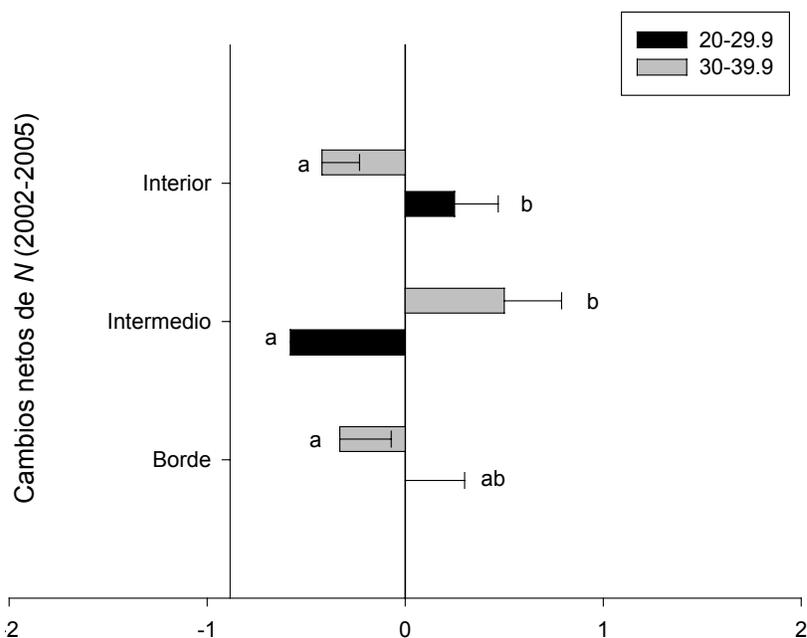


Figura 21. Promedio de cambios netos en los individuos de la especie *Pentaclethra macroloba* para las clases 20-29.9 (P=0.0483) y 30-39.9 (P=0.0345) por parcela (0.2 ha) por distancia al borde. Las barras con valores positivos denotan aumento y las barras con valores negativos indican reducciones del número de individuos. Periodo de medición 2002 -2005.

Para el área basal en el 2005 (G2005) por especies individuales, en los individuos del dosel superior evaluados se encontró únicamente diferencia significativa en las especies de *Brosimum lactescens* y *Geothalsia meiantha* (Figura 22), hallándose los promedios mayores en las parcelas del borde con respecto al resto de las categorías.

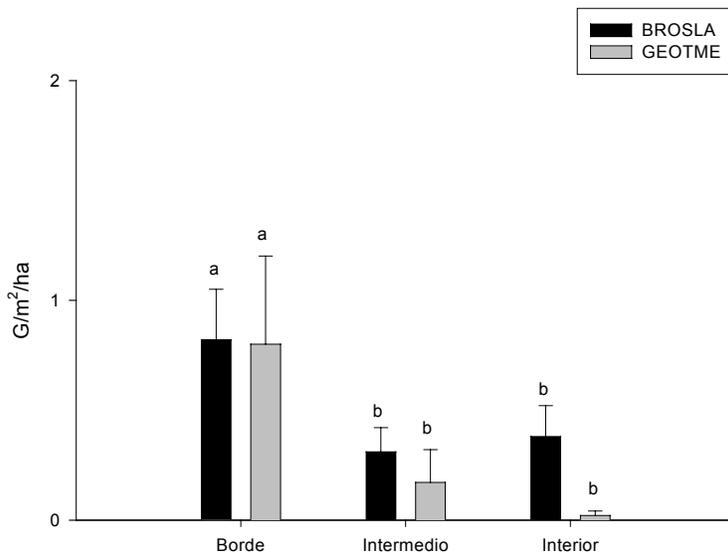


Figura 22. Promedio de área basal 2005 (m^2/ha) para los individuos de la especie *Brosimum lactescens* ($P=0.0462$), y *Goethalsia meiantha* ($P= 0.0296$). Letras distintas indican diferencia significativa al 5%.

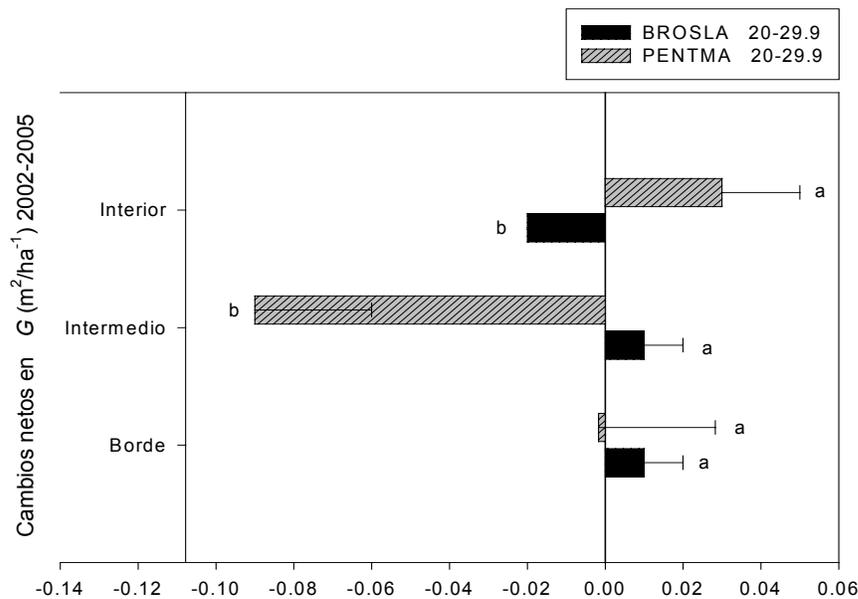


Figura 23. Cambios de área basal (m^2/ha^{-1}) por parcela por distancia al borde, para las especies de *Brosimum lactescens* ($P=0.0449$) y *Pentaclethra macroloba* ($P=0.0040$) por categorías de dap, para las clases 20-29.9 (letras distintas indican diferencia estadística significativa al 5%). Las barras positivas indican ganancia y las negativas reducciones de área basal. Periodo de medición 2002 -2005.

Para la dinámica de área basal por especies individuales en individuos del dosel superior, las especies *Brosimum lactescens* y *Pentaclethra macroloba* registraron diferencias significativas en cambios de área basal por categorías de distancias al borde para la clase 20-29.9 cm de dap (Figura 23). Para *Brosimum lactescens* las parcelas de borde e intermedio difieren de las de interior registrando promedios

mayores, representando una ganancia de área basal, mientras que en el interior se hallaron los promedios menores representando una reducción de la misma. *Pentaclethra macroloba* para esta misma categoría de dap, por su parte registró los promedios mayores de cambios en las parcelas de borde e interior, mientras que en el intermedio se registraron los promedios bajos (Figura 23).

Para los resultados de cambios en área basal se hallaron efectos de sitios; para *Brosimum lactescens* (P=0.0413) Paniagua y Ladrillera1-Selva Verde registraron los promedios de cambios mayores de G, y Rojomaca los promedios menores, mientras que Ladrillera 3 no registró diferencia con respecto a todos estos bloques (Anexo 10.10). Para *P. macroloba* (P=0.0421) los promedios mayores de área basal se registraron en Paniagua, y los bajos se registraron en el resto de los sitios o fragmentos (Anexo 10.11).

7. DISCUSION

7.1. DIVERSIDAD DE LA VEGETACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISTANCIA AL BORDE

Los datos obtenidos en los análisis de cambios en la riqueza y diversidad, indican que para el periodo 2002-2005, los bordes no han sufrido cambios significativos con respecto al interior, puesto que no se hallaron diferencias por categoría de distancia al borde en ninguno de los índices de diversidad evaluados. Tampoco existieron diferencias estadísticas significativas en cuanto al número de especies halladas por categoría de distancia al borde.

Estos análisis a corto plazo sobre la dinámica de la vegetación en su riqueza y diversidad, contradicen las afirmaciones de algunos autores que han realizado estudios similares, por ejemplo, Tabarelli *et al.* (1999) indican que la fragmentación es la principal causa de la pérdida de biodiversidad en los bosques tropicales; por su parte Mladenoff *et al.* (1997) dicen que las alteraciones pueden provocar cambios en la distribución de especies; por otra parte, Kattan (2002), menciona dos aspectos importantes a considerar sobre la diversidad de especies por distancia al borde: 1) él ubica dentro de los mecanismos de extinción al “efecto de borde” y, 2) pero también menciona que el número de especies que ocupa un fragmento dado puede representar un equilibrio dinámico entre los procesos de extinción y los procesos de recolonización.

Quizá contrario a un proceso de extinción, las especies han respondido a un proceso de “reajuste” o “reorganización” del ecosistema, donde las comunidades vegetales han podido adaptarse lentamente a nuevas condiciones ambientales a que son expuestas cuando un bosque es fragmentado, especialmente en los bordes (Kattan 2002), o como lo mencionan Laurance *et al.* (1998b), es probable que los sitios de bordes estén sufriendo cambios en su composición a través de la dominancia de especies pioneras adaptadas a condiciones de perturbaciones, y probablemente esto conlleve con el paso del tiempo que los fragmentos sean más diversos que un bosque continuo de gran tamaño (Kattan 2002).

7.2. DINÁMICA DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN CON RESPECTO AL BORDE

7.2.1. A nivel de rodal

Muchos de los resultados obtenidos en este estudio podrían tomarse como contrarios a los que se esperan hallar en bosques fragmentados, en tanto que otros coinciden con los hallados en otros estudios sobre los impactos de la fragmentación en la dinámica de la vegetación. En casi todos los estudios se ha encontrado que entre más cerca del borde mayor es la dinámica de las comunidades vegetales (Laurance *et al.* 1998a), por lo menos dentro de los primeros 100 metros del borde (Ferreira y Laurance 1997, Laurance *et al.* 1998b, Siser y Tanner 1999, Laurance *et al.* 2002).

Dentro de los resultados que se tienen sobre la abundancia de individuos y área basal con respecto al borde, Viana *et al.* (1997) indican que el número de árboles vivos (N) incrementa con la distancia al borde, es decir la menor abundancia se halla en el borde con respecto al interior del bosque, mientras que el área basal no difiere entre el borde y el interior. Estos resultados son contrarios a los que se obtuvieron en el presente estudio, así como los que se reportan en el 2001 (Forero 2001) para estos mismos sitios, donde el N no se diferenció del borde con el interior y en cuanto que el área basal fue mayor en las parcelas de borde con respecto al resto de las distancias.

En cuanto a la dinámica en el número de individuos con respecto al borde en estudios similares, indican que la mortalidad ha sido mayor en los bordes comparado con el interior (Bierregaard *et al.* 1992, Ferreira y Laurance 1997, Viana *et al.* 1997, Laurance *et al.* 1998b, Mesquita *et al.* 1999, Laurance *et al.* 2002), contrario a los resultados de este estudio donde el porcentaje de mortalidad y la tasa de mortalidad anual no mostraron diferencias entre categorías de distancias al borde. Por otro lado, mientras Viana *et al.* (1997) reportan en sus estudios que el reclutamiento de individuos no se diferenció del borde con el interior, Laurance *et al.* (1998b) indican que el reclutamiento es elevado cerca de los bordes con respecto al interior, ambos resultados son contrarios a los que se hallaron en el presente trabajo, pues el reclutamiento en los fragmentos estudiados fue mayor en las parcelas de interior del bosque.

Este mayor reclutamiento en las parcelas de interior tal vez se pueda explicar con la hipótesis de Connell sobre la perturbación intermedia, tal y como lo menciona Asquith (2002), que es probable que los individuos que esperaban una pequeña oportunidad de espacio y luz para regenerarse estén aprovechando los claros que se ocasionaron con los árboles caídos al momento del aprovechamiento forestal que ha habido en estos sitios, por lo menos en Ladrillera1, Ladrillera3, Paniagua y Rojomaca. Si bien es cierto, se sabe que el aprovechamiento de los bosques es al azar y que se dirige más hacia las zonas con árboles en edades comerciales, sin embargo las observaciones durante el estudio dan la pauta para hacer esta inferencia, más aún cuando la dominancia de árboles en sitios de bordes está dada por clases diamétricas inferiores y para especies no comerciales.

Para la dinámica del área basal, Viana *et al.* (1997) no encontraron diferencias en la ganancia y pérdida de área basal, es decir, el área basal de los individuos muertos y el área basal de los individuos que se reclutaron no se diferenciaron del borde con el interior del bosque. Para el presente estudio se tienen dos resultados de dinámica de área basal con respecto al borde; uno es el crecimiento de área basal, es decir, el incremento de G que registraron los individuos sobrevivientes; mientras que el segundo trata sobre los cambios netos que los individuos sufrieron en el periodo 2002-2005, es decir trata sobre los sitios donde se ganó o se perdió más área basal.

Se tiene que los resultados obtenidos en el crecimiento de G , las parcelas de borde registraron los promedios mayores, esto puede deberse a la mayor abundancia de individuos de clases inferiores en las parcelas de borde, y puede que estén siendo favorecidos en su crecimiento con la luz disponible en estos sitios, y más aún cuando esta abundancia está dada por individuos de grupos sucesionales demandantes de luz y que toleran las condiciones ambientales en los sitios de bordes como los individuos de la familia Euphorbiacea y helófito durable (Laurance *et al.* 1998b, Tabarelli *et al.* 1999, Laurance *et al.* 2001). En lo que respecta a la ganancia y pérdida de área basal por distancia al borde, se tiene que los datos coinciden con los que obtuvieron Viana *et al.* (1997), al hallar que no existieron diferencias en los cambios netos de área basal entre distancias al borde, es decir, el área basal que se ganó y el área basal que se

perdió en las parcelas de borde, fue de la misma magnitud que en las parcelas de interior del bosque.

Los resultados obtenidos para el presente estudio sobre el mayor área basal en los bordes, ya sean totales o por categorías de dap, pueden deberse a las diferencias en la densidad que presenta la vegetación en el borde comparado con el interior, (Kattan 2002), mismos que se muestran en este estudio al obtener mayor área basal donde se registró mayor abundancia de individuos.

7.2.2. Por formas de vida

Los resultados obtenidos en la evaluación de los grupos por formas de vida, muestran patrones diferentes al rodal entero en lo que respecta al área basal y la abundancia de individuos con respecto al borde, pero al igual que el rodal entero, el área basal de los grupos evaluados está relacionada directamente con la abundancia de individuos con respecto al borde, esto puede deberse a las condiciones específicas de hábitat que cada grupo evaluado demanda.

Por ejemplo, la abundancia en individuos de árboles en sitios de borde con respecto al resto de las distancias puede deberse al mismo hecho de la dominancia que ejercen los individuos de especies sucesionales en los bordes (Laurance *et al.* 1998b, Tabarelli *et al.* 1999), como en este caso sucede con los individuos del grupo heliófita durable, y aquellos agrupados en la familia Euphorbiaceae; contrario a esto, Viana *et al.* (1997) reportan que los bordes tienden a registrar menor densidad de árboles con respecto al interior del bosque. Para el área basal se tiene entonces que las parcelas de borde registraron los promedios mayores de área basal para los individuos del grupo árbol.

Las palmas tienen un comportamiento diferente a los árboles, su mayor abundancia de individuos en las parcelas de interior con respecto al borde, puede deberse a dos factores principales: uno es que las palmas evaluadas prefieren sitios con mayor humedad y menor radiación solar que existen en el interior comparado con el borde, y segundo es que la distribución de este grupo como lo reporta Forero (2001) y Clark

citado por García-Montiel (2002), puede verse afectada por factores edáficos y antropogénicos. Dentro de los factores antropogénicos que afecta la distribución de las palmas en los fragmentos de bosques, está su aprovechamiento clandestino, los cuales son más frecuentes y de mayor intensidad en los sitios de borde debido a un fácil acceso en estos sitios comparado con el interior del bosque.

Otro estudio sobre palmas ha mostrado patrones de respuesta diferentes, Scariot (1999) indica que al evaluar la comunidad de palmas en la Amazonía Brasileña en fragmentos de diferentes tamaños y en bosques contínuos, halló que existieron especies que no se registraron en las áreas de interior de los fragmentos. En el estudio de Scariot, no se hallaron evidencias que las palmas sufran alteraciones en su distribución como respuesta a la fragmentación, más bien se consideró que su probable ausencia se debía a que estas no estaban presentes en los sitios cuando se dio la fragmentación, o que sus poblaciones no hayan sobrevivido al aislamiento. En lo que respecta al área basal en palmas, los promedios mayores se registraron en las parcelas de interior con respecto al borde, existiendo entonces una relación directa con la abundancia de individuos.

De la misma manera, las lianas mostraron patrones diferentes a los que se han reportado en otros estudios similares, donde la mayor abundancia de lianas se ha registrado en el borde con respecto al interior (Laurance *et al.* 2001), hallándose para este estudio que la abundancia de lianas y su área basal no difiere entre distancias al borde.

7.2.3. Por grupos ecológicos

Algunos análisis obtenidos por grupos ecológicos han mostrado resultados diferentes a los que se han obtenido en otros estudios, se espera por ejemplo que los individuos del grupo heliófita efímera (grupo de especies sucesionales) sean más abundantes en las parcelas de borde con respecto a las de las otras distancias (Laurance *et al.* 1998b, Tabarelli *et al.* 1999). Sin embargo los individuos de este grupo no se diferenciaron entre el borde y el interior del bosque ni en su abundancia ni en su dinámica.

En cambio, los resultados de este estudio con relación a la abundancia de individuos del grupo heliófita durable (grupo de especies sucesionales) entre categorías de distancia al borde para el periodo 2002-2005 muestran una similitud con los que se han obtenido en otros estudios similares, al hallar que estos son más abundantes en las parcelas de borde con respecto a las otras categorías de distancias (Laurance *et al.* 1998b, Tabarelli *et al.* 1999).

Dentro de los resultados que se han obtenido en otros estudios en lo que respecta a la dinámica de la vegetación con respecto al borde, se ha encontrado que el reclutamiento está relacionado con la mortalidad de árboles (Laurance *et al.* 1998b), contrario a esta afirmación, en el presente estudio se halló que los individuos del grupo generalista no registraron diferencias significativas en el porcentaje de mortalidad entre distancias, no obstante se halló que se registró un mayor reclutamiento en las parcelas de interior con respecto al resto de las distancias al borde.

Comparando los resultados de este estudio para el año 2005, con los obtenidos por Forero en el 2001 para el número de individuos por gremios ecológicos y categorías de dap, muestran que el grupo heliófita durable ha sufrido cambios en su distribución. Para el 2001 los individuos del grupo heliófita durable para la clase 10-19.9 cm de dap no mostró diferencia entre parcelas por distancia al borde, mientras que en el 2005, con un alfa igual del 10%, se registró una mayor abundancia en las parcelas de borde con respecto al resto de las parcelas. Por otra parte, en el 2001, la abundancia en la clase 40-49 fue mayor abundantes en las parcelas de borde con un alfa igual al 10%, mientras que para el 2005 este valor alcanzó el 5%; lo que quiere decir que los individuos de este grupo están siendo cada vez más abundantes en los sitios de borde. De la misma forma, el área basal por categorías de dap en los individuos de este grupo, estuvo relacionada directamente con la abundancia en el número de individuos.

Los resultados de una mayor abundancia de individuos y área basal de los árboles como grupo, así como la mayor área basal en las clases inferiores para los individuos del grupo heliófita durable en los sitios de bordes, así como la no diferencia de la tasa de mortalidad por categoría de distancia al borde a nivel de rodal, ofrecen un panorama diferente a la conclusión que emiten Laurance *et al.* (2002) quienes afirman que la

elevada tasa de mortalidad en sitios de bordes conlleva al declive de biomas vivientes en estos mismos sitios. Más bien como lo menciona Asquith (2002), retomando a Hartshorn, los claros que existen en los sitios de bordes han favorecido a algunos individuos que dependen de estas condiciones para reproducirse.

7.2.4. Por familias

A pesar de haber considerado grupos de familias por su estrategia de vida, únicamente fueron halladas diferencias entre categorías de distancias en la alta abundancia del número de individuos de la familia Euphorbiaceae en las parcelas borde, resultado que no cambió con lo que reportó Forero en el 2001. Estudios donde se han considerado algunas de las familias evaluadas, por ejemplo familias sucesionales (Annonaceae, Euphorbiaceae) y de crecimiento lento (Burseraceae, Sapotaceae y Chrysobalanaceae), han mostrado que el reclutamiento ha sido elevado cerca de los bordes, así como la proporción de especies sucesionales ha sido significativamente más alta en los primeros 100 metros del borde (Laurance *et al.* 1998b). Otro de ellos mostró que durante la evaluación de la familia Myrtaceae se encontró que la mortalidad es mucho mayor en las parcelas de borde con respecto al interior (Ferreira y Laurance 1997).

7.2.5. Por especies individuales

Los resultados obtenidos para especies individuales en este estudio pueden deberse a una respuesta individualista y propia de las especies evaluadas como lo afirman Laurance *et al.* (2002). Por ejemplo para las especies del sub-dosel del bosque, la palma *Euterpe precatória* registró mayor abundancia en el interior con respecto al borde, mientras que las demás especies de palmas no mostraron ningún patrón de respuesta en la abundancia de individuos entre categoría de distancia al borde. Por otra parte, los resultados que se obtuvieron en la abundancia de *E. precatória* son similares a los que se han obtenido en otros estudios sobre una especie de palma en la Amazonía brasileña. Kapos *et al.* (1997) al evaluar *Astrocaryum sociale* hallaron que

sus individuos fueron menos abundantes en las áreas de borde comparado con las áreas de interior del bosque.

Para la dinámica de los individuos del sub-dosel (palmas), de las cuatro especies evaluadas en este estudio, únicamente *E. precatória* mostró mayor reclutamiento en las parcelas de interior con respecto al borde. Quizá este mayor reclutamiento en las parcelas de interior esté influyendo en la mayor abundancia de individuos de esta especie en esa misma categoría de distancia. No se sabe con exactitud los factores que están influyendo en el mayor reclutamiento de *E. precatória* en las parcelas de interior, pero es probable que también esta palma esté siendo favorecida por los claros de los árboles caídos en las parcelas de interior por las causas ya mencionadas, o puede que en esta distribución esté influyendo la topografía y los tipos de suelos (Clark 2002).

Las especies del dosel superior también tendieron hacia patrones de comportamiento diferentes, ya que de las catorce especies evaluadas, únicamente *Apeiba membranacea* (Tiliaceae) y *Laetia procera* (Flacourtiaceae) mostraron diferencias en la abundancia de individuos entre distancias al borde, donde ambas especies registraron mayor abundancia en los sitios de bordes, mientras que para el área basal únicamente las diferencias se hallaron para *Brosimum lactescens* (Moraceae) y *Geothalsia meiantha* (Tiliaceae), siendo los sitios de bordes los que presentaron más área basal con respecto al resto. Estos resultados muestran que los análisis por especies individuales son diferentes a los que se obtuvieron por grupos ecológicos, donde el área basal tenía una relación directa con la abundancia de individuos.

Se hace importante señalar que en estos resultados deben considerarse los efectos que han ejercido las perturbaciones ocasionadas por el aprovechamiento forestal en estos bosques, ya que es común aceptar que las perturbaciones naturales constituyen un agente inherente a la dinámica de las comunidades vegetales, sin incluir el legado de la actividad humana como parte del enfoque ecológico. Lo anterior crea una necesidad de señalar y de incluir las perturbaciones antropogénicas en los estudios de los bosques tropicales, y de no limitarse a interpretar su estructura y funcionamiento desde un punto de vista exclusivamente “natural” (García-Montiel 2002). Esto lleva a considerar lo planteado por Forero (2001) al inicio del estudio, donde se menciona la

posibilidad de que el aprovechamiento maderable puede estar modificando la distribución de algunas especies o grupos de especies dentro de los fragmentos en el paisaje.

Esto hace necesario señalar que los estudios que se han llevado a cabo en Brasil se han hecho en sitios con condiciones controladas y bajo un diseño casi perfecto (Ferreira y Laurance 1997), contrario a los sitios evaluados en el presente trabajo donde los bosques se han fragmentado al azar para el establecimiento de pastizales para la ganadería local, lo cual constituye de alguna manera, una realidad que viven los bosques tropicales fragmentados por intervenciones humanas en casi todo el mundo.

8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los resultados en cuanto a diversidad y riqueza de especies para el 2005 coinciden con los hallados en el 2001, los cuales indican que no existen diferencias significativas en lo que respecta a diversidad y número de especies entre distancias al borde.

La abundancia de individuos no ha mostrado hasta el momento un patrón claro con respecto al borde, no habiendo encontrado diferencias significativas en la abundancia del número de individuos, como tampoco en la tasa de mortalidad por categoría de distancia al borde, no obstante sí existe un mayor reclutamiento en las parcelas de interior del bosque.

El área basal a nivel de rodal y su crecimiento, fue mayor en el borde, mientras que la ganancia y pérdida de G no se diferenciaron entre categorías de distancia al borde.

Los individuos agrupados en formas de vida respondieron de manera diferente a la distancia al borde, los árboles fueron abundantes en los bordes y las palmas en el interior; mientras que las lianas no mostraron ningún patrón de respuesta al borde. El área basal de cada grupo registró los promedios mayores donde la abundancia de individuos fue mayor

Los resultados por categorías de dap para el grupo ecológico heliófita durable, indican que en el 2005, comparado con el 2001, los individuos de este grupo están tendiendo a ser más abundantes en los sitios de bordes para las clases diamétricas 10-19.9, 20-29.9, 30-39.9 y 40-49.9 cm de dap, así también en su área basal.

Los datos analizados por familias ecológicas en el 2005, siguieron mostrando los mismos patrones de respuesta al borde que en el 2001, al hallarse únicamente que la familia Euphorbiaceae registró mayor abundancia de individuos en las parcelas de borde.

Los datos analizados por especies individuales parecen indicar que las respuestas al borde son distintas en cada especie. Las especies del dosel superior *Apeiba*

membranacea y *Laetia procera* mostraron diferencia entre distancias en el número de individuos, mientras que *Brosimum lactescens* y *Geothalsia meiantha* lo hicieron en el área basal; sin embargo para ambas variables, los promedios mayores se hallaron en las parcelas de borde. El comportamiento individual que mostraron las especies también se reflejó en las especies del sub-dosel (palmas), al hallar que de las cuatro especies evaluadas únicamente *Euterpe precatoria* mostró un patrón de respuesta al borde, tanto en su abundancia como en su dinámica, encontrándose los promedios mayores de abundancia y reclutamiento en las parcelas de interior.

En términos de objetivos e hipótesis, se encontró que la pérdida y la ganancia de área basal mostraron relación con las distancias al borde, algunos resultados se vieron reflejados a nivel de rodal, otros a nivel de grupos de especies y algunos por especies individuales

Se requieren de monitoreos continuos en el tiempo, de las PPM para encontrar patrones claros de respuestas al borde y poder formular recomendaciones claras en el manejo adecuado de los fragmentos de bosques intervenidos.

9. LITERATURA CITADA

- Alder, D; Synnott, TJ. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford Forestry Institute. 124 p.
- Asquith, NM.2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *In* Guariguata, MR y Kattan, GH eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Primera edición. LUR. Costa Rica. p. 377-406.
- Bierregaard Jr, RO; Loveloy, TE; Kapos, V; Dos Santos, AA; Hutchings RW. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *Bioscience* 42 (11): 859-866.
- Butler, BJ; Swenson, JJ; Alig, RJ. 2004. Forest fragmentation in the Pacific Northwest: Quantification and correlations. *Forest ecology and Management* no. 189: 363-373
- Clark, DB. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. *In* Guariguata, MR y Kattan,GH eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Primera edición. LUR. Costa Rica. p. 193-221
- Clark, D; Clark, D. 1992. Life history diversity of tropical trees. *Ecological Monograph*. 623: 315-344
- Dawkins, HC. 1958. The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda. Institute Paper, Imperial Forestry Institute, University of Oxford, No. 34, 155 p.
- Didham, RK; Lawton, JH. 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica* 31 (1): 17-30.

- Egbert, GLJr. 1990. *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Primera edición en español. Edit Presencia LTDA. Colombia. 546 p.
- Esseen, PA; Renhorn, KE. 1998. Edge Effects on an Epiphytic in Fragmented Forests. *Conservation Biology* 12 (6) .1307-1317.
- Ferreira, LV; Laurance, WF. 1997. Effects of Forest Fragmentation on Mortality and Damage of Selected Trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11(3):797-801.
- Forero, LA. 2001. *Caracterización de la Vegetación y Efectos de Borde en la Comunidad de Árboles y Lianas de Remanentes de Bosque muy Húmedo Tropical Región Huétar Norte, Costa Rica*. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 84 p.
- Forero, LA. 2002. *Base de datos del Departamento de Recursos Naturales y Ambiente*. CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). Turrialba, CR. Consultado febrero-diciembre del 2005.
- García-Montiel, DC. 2002. El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos. *In* Guariguata, MR y Kattan, GH eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Primera edición. LUR. Costa Rica. p. 97-116
- Gallego, B. 2002. *Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de bosque tropical, Costa Rica*. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE.104 p.
- Gehlhausen, SM; Schwartz, MW; Augspurger, CK. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* no.147: 21-35
- Goosem, M. 1997. Internal Fragmentation: The Effects of Roads, Highways, and Powerline Clearings on Movements and Mortality of Rainforest Vertebrates. *In*

- Laurance, WF; Bierregard Jr, RO. Tropical Forest Remanents: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. Primera edición. Universidad de Chicago. p. 241-254.
- Holdridge, LR. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Traducción de la primera edición revisada de "Life zone ecology". IICA. 216 p.
- Kattan, GH. 2002. Patrones y mecanismos de extinción de especies. *In* Guariguata, MR y Kattan, GH eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Primera edición. LUR. Costa Rica. p. 561-590.
- Kapos, V; Wandelli; Camargo, JL; Ganade, G. 1997. Edge-Related Changes in Environment and Plant Responses due to Forest Fragmentation in Central Amazonia. *In* Laurance, WF; Bierregard Jr, RO. 1997. Tropical Forest Remanents: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. Primera edición. Universidad de Chicago. p. 33-43.
- Laurance, WF; Bierregard Jr, RO. 1997. Tropical Forest Remanents: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. Primera edición. Universidad de Chicago. EUA. 616 p.
- Laurance, WF; Pérez-Salicrup, D; Delamónica, P; Fearnside, PM; D'Angelo, S; Jerozolinski, A; Pohl, L; Lovejoy, T. 2001. Rain Forest Fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82 (1): 105-116.
- Laurance, WF; Ferreira LV; Rankin de Merona JM; Laurance SG. 1998a. Rain Forest Fragmentation and the Dynamics of Amazonian Tree Communities. *Ecology* no. 79 (6): 2032-2040.
- Laurance, WF; Ferreira, LV; Rankin-de Merona, JM; Laurance, SG; Hutchings RW, Lovejoy TE. 1998b. Effects of Forest Fragmentation on Recruitment Patterns in Amazonian Tree Communities. *Conservation Biology* 12 (2):460-464.

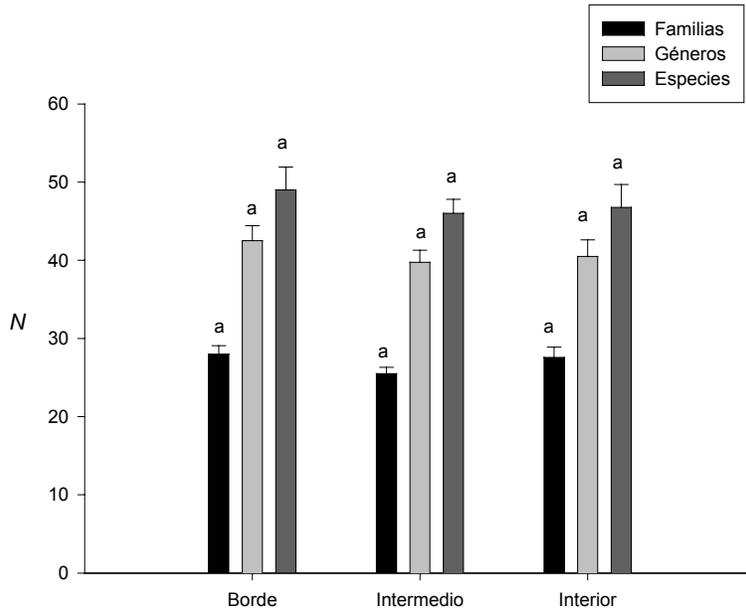
- Laurance, WF; Yensen, E. 1991. Predicting the Impacts of Edge Effects in Fragmented Habitats. *Biological Conservation* 55 (1): 77-92.
- Laurance, WF; Lovejoy, TE; Vasconcelos, HL; Bruna, EM; Didham, RK; Stouffer, PC; Gascon, C; Bierregard, RO; Laurance, SG; Sampaio, E. 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments a 22 Year Investigation. *Conservation Biology*. 16 (3): 605-618.
- Leigh, EG. 1999. *Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island*. New York. Oxford. University Press 24 pp.
- Lord, JM; Norton, DA. 1990. Scale and the Spatial Concept of Fragmentation. *Conservation Biology* 4 (2):197-2002
- Louman, B; Quirós, D; Nilson, M. 2001. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. CATIE, Costa Rica. Serie técnica: manual técnico No 46. 265 p.
- Magurran, AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 p.
- Meffe, GK; Carroll, CR. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Segunda edición. 729 p.
- Mesquita, RC; Delamônica, P; Laurance, WF. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* no. 91: 129-134.
- Murcia, C. 1995. Edge Effects in Fragmented Forests: Implications for Conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (1): 58-62.

- Mladenoff, D.J. 1997. Habitat Fragmentation: Quantifying Landscape Pattern and Fragmentation. *In* Meffe, G.K.; Carroll, C.R. *et al.* Principles of Conservation Biology. p. 279-288
- Pickett, S.T.A. 1997. Habitat Fragmentation: Mosaics and patch Dynamics. *In* Meffe, G.K.; Carroll, C.R. *et al.* Principles of Conservation Biology. p. 275
- Reed, RA; Johnson-Barnard, J; Baker, WL. 1996. Fragmentation of Forested Rocky Mountain Landscape, 1950-1993. *Biological Conservation* no. 75: 267-277
- Sanford, LRJr; Paaby, P; Luvall, JC; Phillips, E. 1994. Climate, Geomorphology and Aquatic Systems *In* McDade, LA; Bawa KS; Hespdenheide, HA; Harstshorn, GS. 1994. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Primera Impresión. Edit Universidad de Chicago. EUA. p. 19-33.
- Saunders, DA. Hobbs, RJ; Margules, CR. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32
- Scariot, A. 2001. Effects of Landscape Fragmentation on Palm Communities. *In* Bierregard, RO; Gascon, C; Lovejoy, TE; and Mesquita, R. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press. London. p. 121-134.
- Sheil, D; Burslem, DFRP; Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* no. 83: 331-333
- Spector, S; Ayzama S. 2003. Rapid and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica* 35 (3): 394-404
- Sizer, N; Tanner, EV. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in lowland tropical rainforest, Amazonía. *Biological Conservation* no. 91: 135-142.

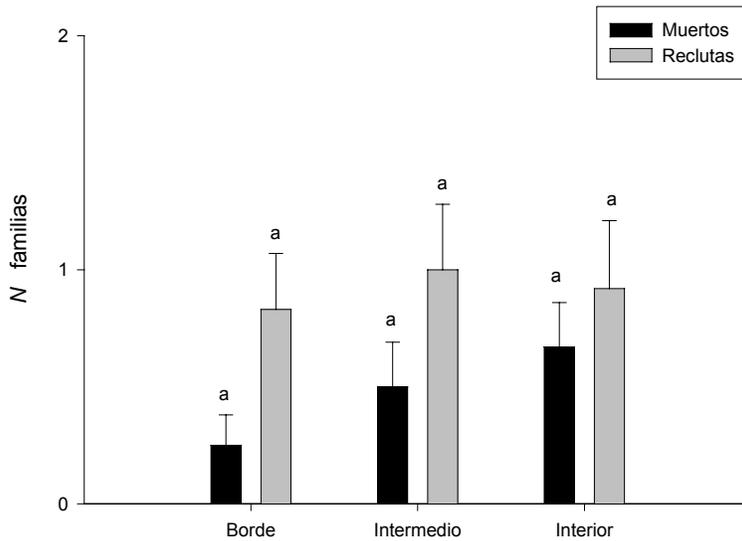
- Tabarelli, M; Montovani, W; Peres CA.1999. Effects of fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* no. 91: 119-127
- Thiele, G. 2000. Efecto de Borde sobre la Diversidad Vegetal del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 100 p.
- Treweek, JO. 1999. *Ecological Impact Assessment: Identifying and predicting impacts*. Blackwell Science LTD. Primera edición. Gran Bretaña. 352 p.
- Tomimatsu, H; Ohara M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation* no. 117: 509-519.
- Viana, VM; Tabanez, AAJ; Batista, JL. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. *In* Laurance, WF; Bierregaard, RO. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. London. p. 351-365.
- Whitmore, TC. 1997. Tropical Forest Disturbance, Disappearance, and Species Loss. *In* Laurance, WF; Bierregard Jr, RO. *Tropical Forest Remanents: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. Primera edición. Universidad de Chicago. p. 4- 12

10. ANEXOS

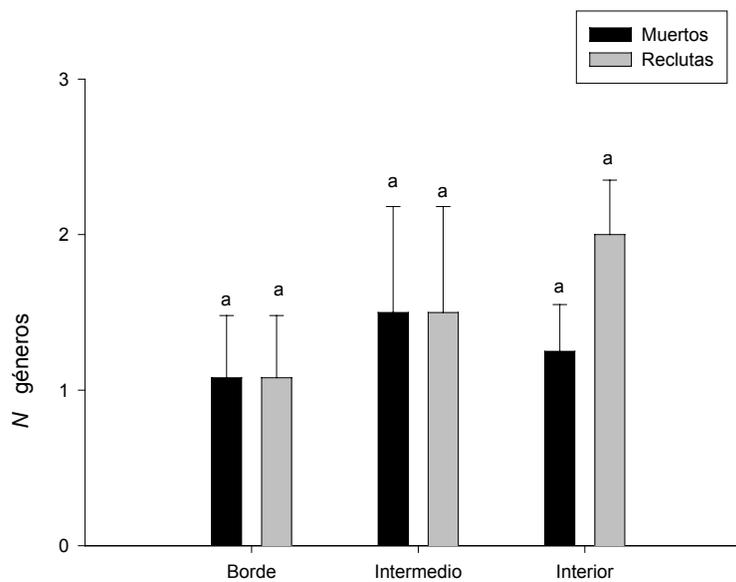
10.1. Dinámica para familias, géneros y especies (N total, N recluta y N muerto) con respecto a las distancias al borde. Periodo 2002-2005.



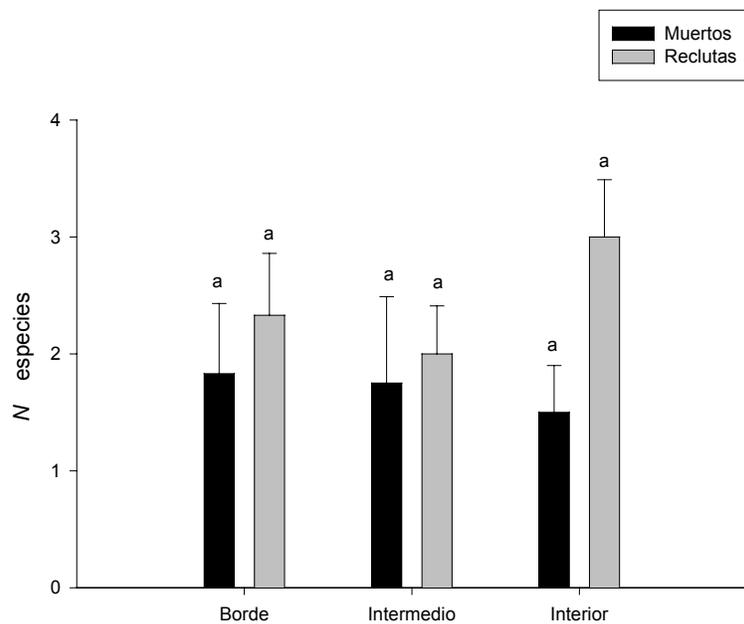
Promedios de N_{2005} de familias ($P=0.2276$), géneros ($P=0.5419$), y especies ($P=0.6645$) por parcela por distancia al borde en todo el rodal.



Promedio del número de reclutamiento ($P=0.9150$) y mortalidad ($P=0.2445$) de familias por parcela por distancia al borde en todo el rodal. Periodo 2002-2005.

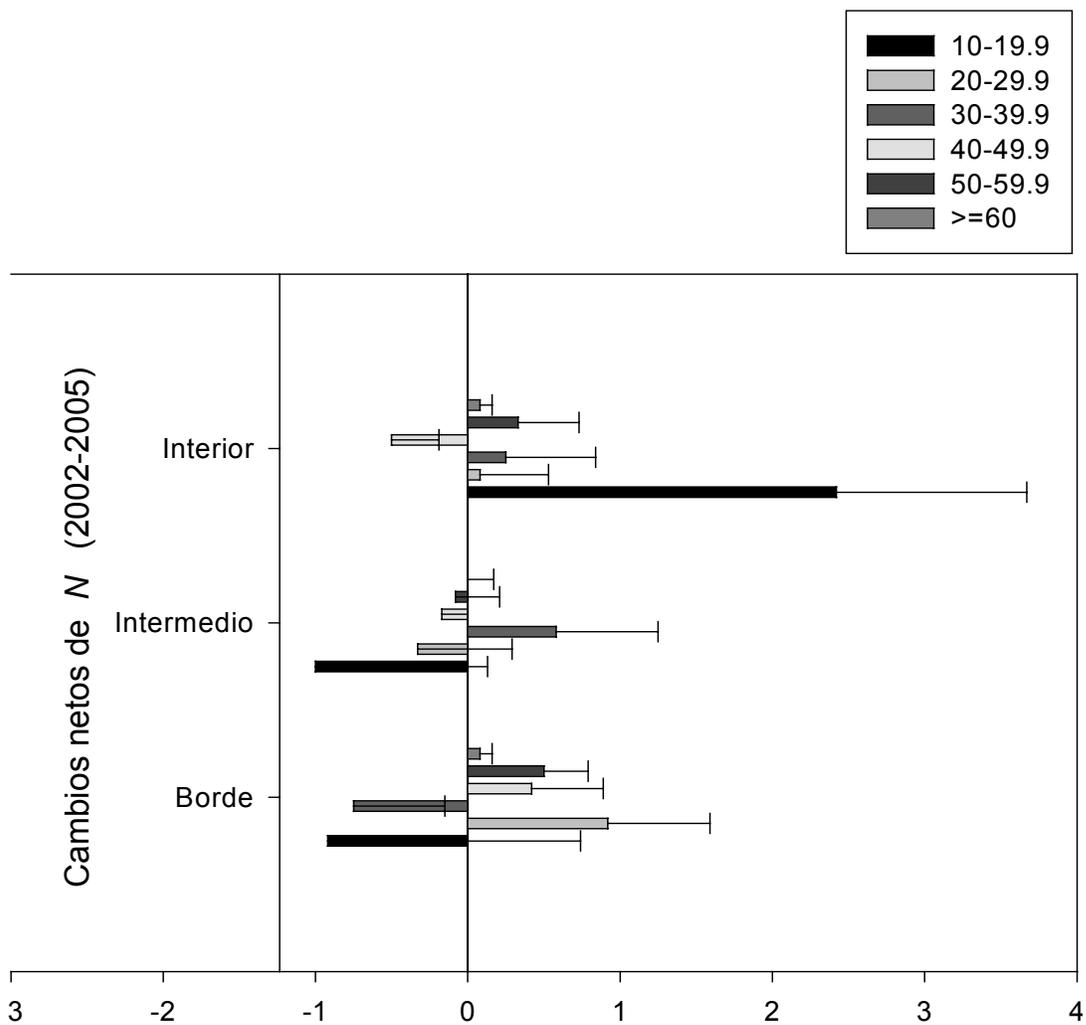


Promedio del número de géneros muertos ($P=0.8207$) y reclutas ($P=0.9005$) por parcela por distancia al borde en todo el rodal. Periodo 2002-2005.



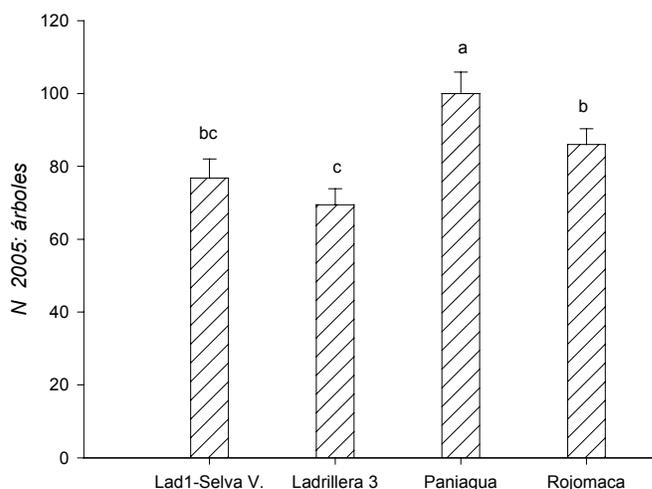
Promedio del número de especies muertas ($P= 0.9139$) y reclutas ($P= 0.3377$) por parcela por distancia al borde. Periodo 2002-2005.

10.2. Cambios netos en N total por categorías de clases diamétricas con respecto a las distancias al borde. Periodo 2002-2005.



CD: 10-19.9 (P=0.1197), CD2: 20-29.9 (P=0.3343), CD3:30-39.9 (P=0.2851), CD: 40-49.9 (P=0.1210), CD: 50-59.9 (P= 0.4459), CD: >=60 (P=0.8601).

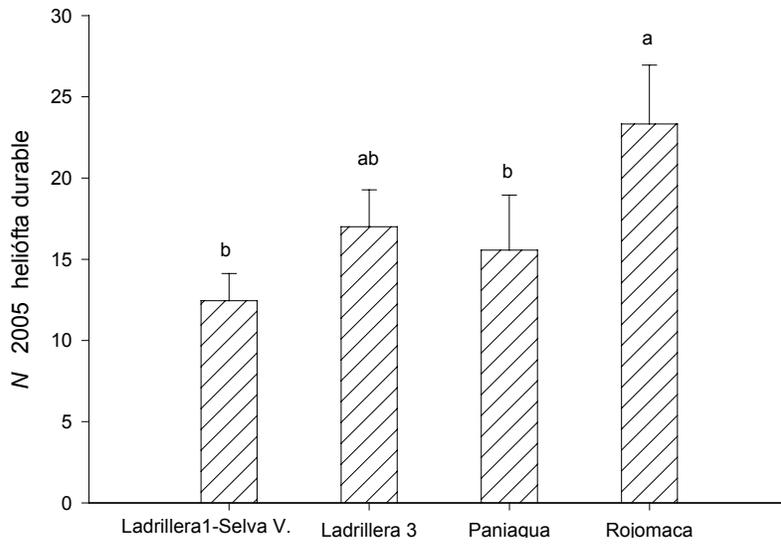
10.3. Número de individuos 2005 del grupo árbol por sitio de estudio.



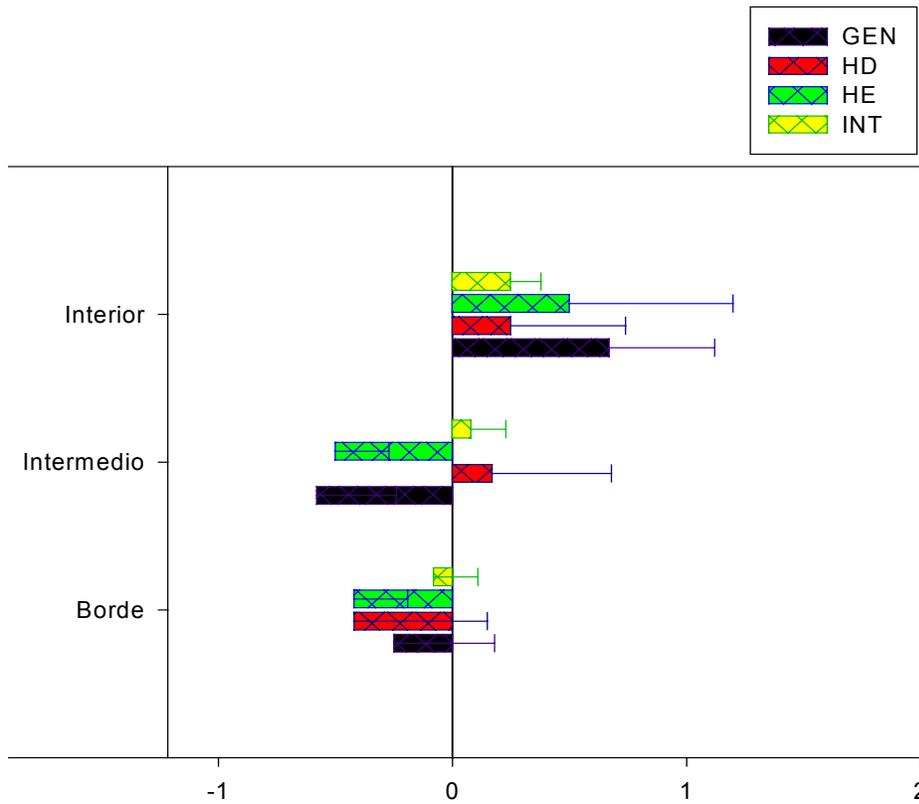
10.4. Dinámica de los grupos ecológicos. Medias de N por categoría de condición y sus respectivos valores de P y error estándar (\pm), por parcela por distancia al borde (letras distintas indican diferencias significativas al 5 %). Periodo 2002-2005.

GRUPO – ECOL	VARIABLES	BORDE	INTERMEDIO	INTERIOR	P>F
GEN Generalistas	N2005	29.58 \pm 2.57a	27.33 \pm 2.69a	27.50 \pm 2.83a	0.7102
	%N Muerto	3.00 \pm 0.98a	4.95 \pm 1.45a	3.08 \pm 1.28a	0.4488
	Nrecluta	0.67 \pm 0.22b	0.67 \pm 0.26b	1.50 \pm 0.29a	0.0511
	G cambios (m ² /ha-1)	0.16 \pm 0.07a	-2.5E-03 \pm 0.13a	0.09 \pm 0.09a	0.5062
HD Heliófitas durables	N2005	22.67 \pm 2.81a	15.75 \pm 2.58b	12.83 \pm 1.70b	0.0107
	%N Muerto	6.83 \pm 2.12a	6.26 \pm 3.89a	9.56 \pm 3.03a	0.7255
	Nrecluta	1.17 \pm 0.21a	1.08 \pm 0.15a	1.17 \pm 0.34a	0.9616
	G cambios (m ² /ha-1)	0.14 \pm 0.05a	0.13 \pm 0.07a	0.02 \pm 0.10a	0.5180
HE Heliófitas Efimeras	N2005	1.50 \pm 0.48a	1.33 \pm 0.45a	1.50 \pm 0.72a	0.9730
	%N Muerto	23.96 \pm 12.54a	27.14 \pm 10.35a	17.86 \pm 8.99a	0.8338
	Nrecluta	0.08 \pm 0.08a	0.08 \pm 0.08a	0.75 \pm 0.66a	0.3929
	G cambios (m ² /ha-1)	-0.05 \pm 0.04a	-0.05 \pm 0.03a	0.01 \pm 0.03a	0.4760
INT Interior	N2005	4.92 \pm 0.71a	5.17 \pm 0.73a	5.25 \pm 0.87a	0.9453
	%N Muerto	7.01 \pm 4.45a	3.14 \pm 1.68a	0.00 \pm 0.00a	0.2119
	Nrecluta	0.17 \pm 0.11a	0.33 \pm 0.14a	0.25 \pm 0.13a	0.6211
	G cambios (m ² /ha-1)	0.02 \pm 0.03	0.02 \pm 0.02	0.05 \pm 0.02	0.5074

10.5. Número de individuos 2005 del grupo heliófita durable por sitio de estudio.



10.6. Cambios netos en N total por gremios ecológicos con respecto a las distancias al borde. Periodo 2002-2005.



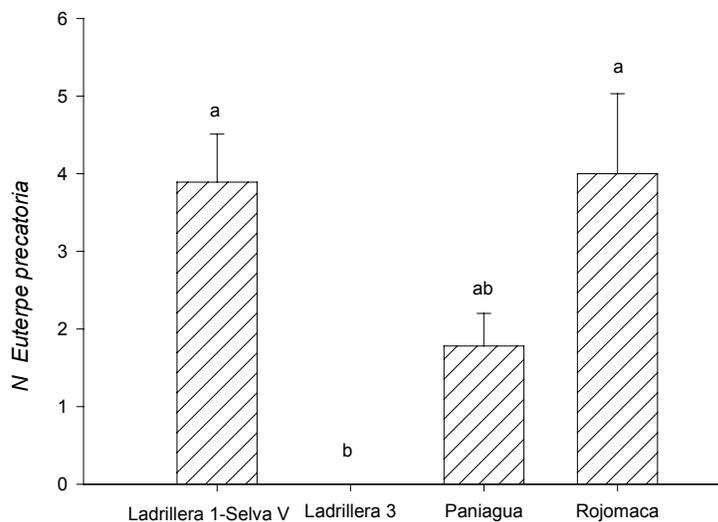
Generalistas ($P=0.0915$), Heliófitas durables ($P=0.6185$), Heliófitas efímeras ($P=0.2227$), y de Interior ($P= 0.3553$).

10.7. Dinámica de los individuos agrupados en gremios ecológicos y categorías de dap para el periodo de medición 2002-2005 (Porcentaje de individuos muertos, y número de individuos reclutas), así como los promedios del número de individuos para el año 2005; por categoría de distancia al borde, con sus respectivos valores de P y error estándar (±). Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas al 5%.

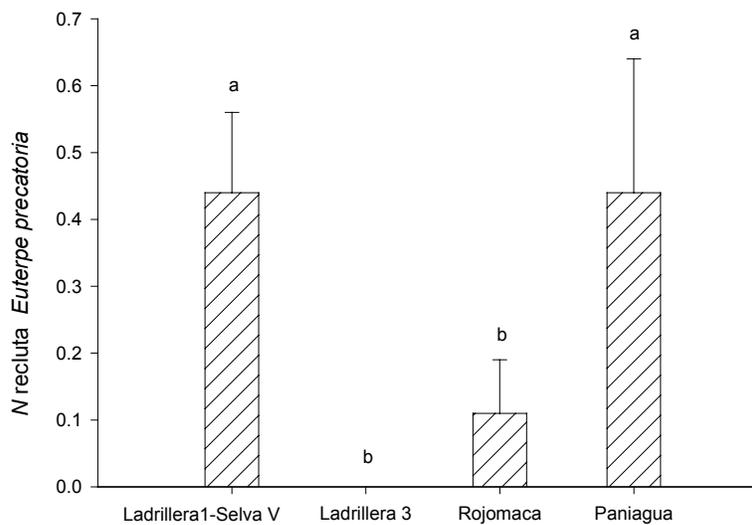
CAT. DE DAP	GRUPO-ECOL	VARIABLES	BORDE	INTERMEDIO	INTERIOR	P>F
1: ≤19.9	GEN Generalistas	N2005	10.00±1.31a	9.33±1.23a	10.42±1.48a	0.8190
		%Nmuerto	0.56±0.56b	4.75±1.79a	1.04±1.04b	0.0512
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.02±0.02a	-0.02±0.02a	0.03±0.02a	0.1873
	HD Heliófito Durable	N2005	10.50±1.41a	10.58±1.87a	7.25±1.39a	0.0828
		%Nmuerto	10.70±3.18a	6.22± 3.53a	8.41±3.87a	0.6818
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.03±0.02a	-8.3E-04±0.02a	-0.02±0.02a	0.4098
	HE Heliófito Efímera	N 2005	0.50±0.29a	0.25±0.13a	1.00±0.66a	0.4645
		%Nmuerto	13.19± 8.55a	18.18±12.20a	11.11± 8.54a	0.8804
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.02±0.01b	5.8E-04±2.1E-03a	0.01±0.01a	0.0045
	INT Interior	N 2005	2.50±0.42a	2.83±0.59a	2.42±0.48a	0.8331
		%Nmuerto	10.00 8.35a	3.13±2.24a	0.00±0.00a	0.3537
		G cambios (m ² /ha-1)	0.01±0.01a	-4.1E-03±0.01a	-3.3E-03±0.01a	0.7105
2: ≤29.9	GEN Generalistas	N2005	5.75±0.76a	5.08±0.67a	3.92±0.75a	0.7481
		%Nmuerto	5.14±2.73a	3.27±2.30a	9.52±8.31a	0.6858
		G cambios (m ² /ha-1)	0.02±0.04a	-0.08±0.04b	0.02±0.04a	0.0473
	HD Heliófito Durable	N2005	5.33±0.81a	2.67±0.54b	2.75±0.64b	0.0112
		%Nmuerto	2.02±1.39a	5.36±4.23a	5.56±3.75a	0.6756
		G cambios (m ² /ha-1)	0.01±0.04a	0.02±0.02a	0.04±0.03a	0.7576
	HE Heliófito Efímera	N 2005	0.67±0.22a	0.33±0.14a	0.25±0.13a	0.2092
		%Nmuerto	0.00±0.00a	12.50±8.97a	0.00±0.00a	0.1669
		G cambios (m ² /ha-1)	0.03±0.01a	-0.01±0.01b	-1.6E-03±0.01ab	0.0819
	INT Interior	N 2005	1.33±0.36a	1.50±0.34a	1.67±0.31a	0.7915
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	8.3E-03±0.01a	0.01±0.02a	-0.02±0.03a	0.6862
3: ≤39.9	GEN Generalistas	N2005	5.67±0.72a	5.17±0.63a	3.92±0.75a	0.1915
		%Nmuerto	4.17±4.17a	5.56±4.27a	3.94±2.28a	0.9486
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.11±0.06a	0.08±0.09a	-0.02±0.04a	0.1718
	HD Heliófito Durable	N2005	3.50±0.78a	1.17±0.41b	0.83±0.27b	0.0022
		%Nmuerto	2.08±2.08a	0.00±0.00a	13.89±9.59a	0.2041
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.03±0.11a	0.05±0.02a	-0.01±0.5a	0.7453
	HE Heliófito	N 2005	0.17±0.11a	0.17±0.11a	0.17±0.11a	>0.999
%Nmuerto		4.17±4.17a	6.94±4.79a	0.00±0.00a	0.3945	

	Efímera	G cambios (m ² /ha-1)	-0.01±0.01a	-0.05±0.04a	0.01±0.01a	0.1901
	INT Interior	N 2005	0.58±0.34a	0.42±0.23a	1.00±0.33a	0.3494
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	0.02±0.02a	0.03±0.02a	0.05±0.04a	0.7886
4: ≤49.9	GEN Generalistas	N2005	4.42±0.58a	3.83±0.72a	3.83±0.75a	0.7598
		%Nmuerto	5.63±3.18a	1.04±1.04a	8.61±4.86a	0.2249
		G cambios (m ² /ha-1)	0.07±0.11a	0.04±0.07a	-0.10±0.11a	0.3663
	HD Heliófitas Durable	N2005	1.92±0.63a	0.42±0.19b	0.67±0.22b	0.0372
		%Nmuerto	5.56±4.27a	0.00±0.00a	0.00±0.00a	0.1798
		G cambios (m ² /ha-1)	0.05±0.08a	0.01±4.2E-03a	-0.03±0.03a	0.5638
	HE Heliófitas Efímera	N 2005	0.17±0.11a	0.25±0.13a	0.00±0.00a	0.1960
		%Nmuerto	12.50±8.97a	8.33±8.33a	8.33±8.33 a	0.9247
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.04±0.03a	2.3E-03±0.04a	-0.03±0.03 a	0.6344
	INT Interior	N 2005	0.08±0.08a	0.33±0.22a	0.17±0.11a	0.4835
		%Nmuerto	8.33±8.33a	2.78±2.78a	0.00±0.00 a	0.5112
		G cambios (m ² /ha-1)	-0.02±0.02a	-0.02±0.03a	0.03±0.02a	0.3363
5: ≤59.9	GEN Generalistas	N2005	1.92±0.53a	2.08±0.43a	2.50±0.31a	0.5424
		%Nmuerto	4.17±4.17a	11.11±8.54a	2.78±2.78 a	0.5244
		G cambios (m ² /ha-1)	0.16±0.10a	-0.03±0.10a	0.09±0.10 a	0.4032
	HD Heliófitas Durable	N2005	0.83±0.30a	0.33±0.14a	0.50±0.23a	0.3212
		%Nmuerto	0.00±0.00a	8.33±8.33a	8.33±8.33a	0.6211
		G cambios (m ² /ha-1)	0.08±0.09a	-0.02±0.08a	-2.7E-03±0.10a	0.6945
	HE Heliófitas Efímera	N 2005	0.00±0.00b	0.25±0.13a	0.00± 0.00b	0.0323
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	0.00±0.00a	0.01±0.01a	0.00±0.00a	0.1111
	INT Interior	N 2005	0.33±0.19a	0.00±0.00b	0.00±0.00b	0.0288
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	0.01±4.9E-03a	0.00±0.00b	0.00±0.00 b	0.0205
6: ≥60	GEN Generalistas	N2005	1.83±0.27a	1.83±0.46a	1.75±0.46a	0.9864
		%Nmuerto	0.00±0.00a	2.78±2.78a	0.00±0.00a	0.3798
		G cambios (m ² /ha-1)	0.05± 0.01a	0.01±0.15a	0.09 ±0.06a	0.8342
	HD Heliófitas Durable	N2005	0.58±0.19a	0.58±0.26a	0.83±0.24a	0.6211
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	0.06± 0.05a	0.08± 0.06a	0.04 ±0.02a	0.8594
	HE Heliófitas Efímera	N 2005	0.00±0.00	0.08±0.08	0.08±0.08	0.5795
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	0.00±0.00a	5.0E-04±5.0E-04a	0.02 ±0.02a	0.3884
	INT Interior	N 2005	0.08±0.08a	0.08±0.08a	0.00±0.00a	0.6211
		%Nmuerto	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	0.00±0.00 sd	sd
		G cambios (m ² /ha-1)	4.0E-03±4.0E-03a	2.2E-03±2.2E-03a	0.00±0.00a	0.5760

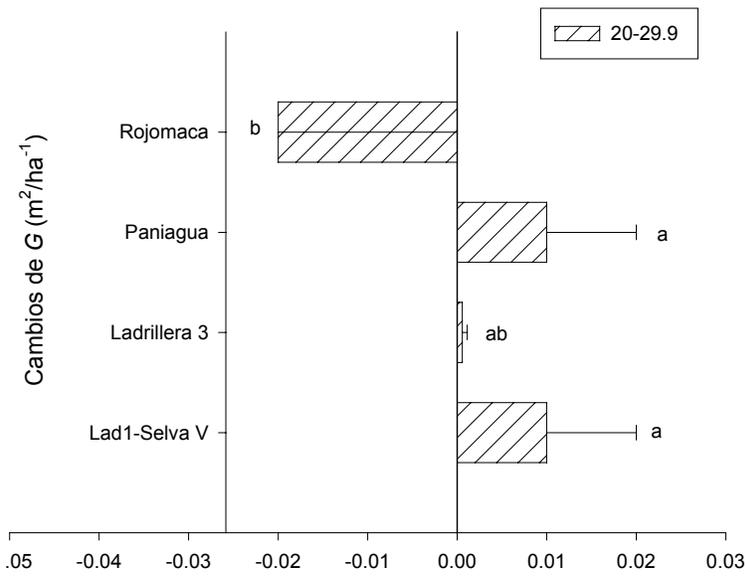
10.8. Número de individuos 2005 de *Euterpe precatoria* por sitio de estudio



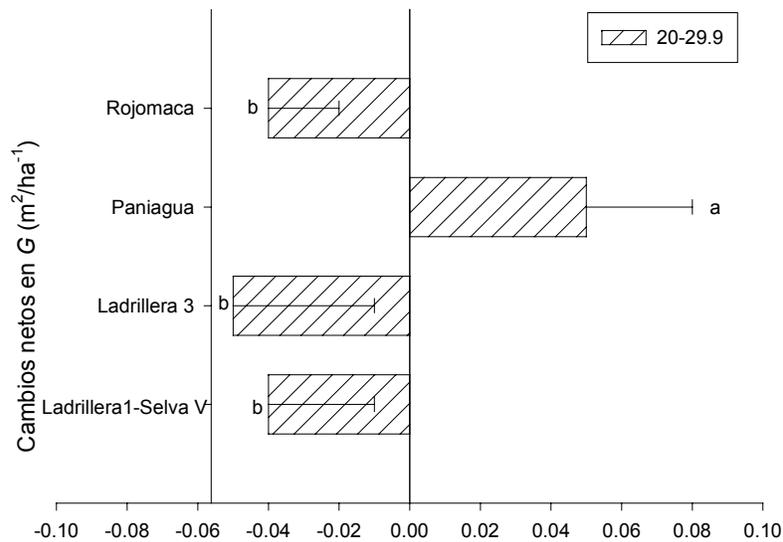
10.9. Número de individuos reclutas de *Euterpe precatoria* por sitio de estudio. Periodo 2002-2005.



10.10. Promedios de cambios en área basal (m^2/ha^{-1}) para la especie *Brosimum lactescens* en la clase 20-29.9 cm de dap, por sitio de estudio. Periodo 2002-2005.



10.11. Promedios de cambios en área basal (m^2/ha^{-1}) para la especie *Pentaclethra macroloba* en la clase 20-29.9 cm de dap, por sitio de estudio. Periodo 2002-2005.



10.12. Dinámica de las especies pertenecientes a cada uno de los grupos ecológicos evaluados (número de individuos por condición) por distancia al borde

Grupo	Especie	Borde		Intermedio		Interior	
		Reclutas	Muertos	Reclutas	Muertos	Reclutas	Muertos
GEN	<i>Ampelocera macrocarpa..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Brosimum guianense</i>	0.1	0.1	0	0	0	0
GEN	<i>Brosimum lactescens</i>	0	0	0	0.13	0.1	0.1
GEN	<i>Carapa guianensis</i>	0	0.25	0.2	0	0	0
GEN	<i>Cespedesia macrophyll..</i>	0	0	0	0	0.25	0
GEN	<i>Chrysophyllum argente..</i>	0	0	0	0.5	0	0
GEN	<i>Chrysophyllum colombi..</i>	0	0.5	0	0	1	0
GEN	<i>Chrysophyllum venezue..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Elaeoluma glabrescens..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Humiriastrum diguense..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Eschweilera integrifo..</i>	0	0	0	1	0	0
GEN	<i>Lecythis ampla</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Licania affinis</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Licania hypoleuca</i>	0	0		0	0	0
GEN	<i>Maranthes panamensis</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Micropholis melinonia..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Minuartia guianensis..</i>	0.25	0	0	0	0	0.14
GEN	<i>Pentaclethra macrolob..</i>	0.33	0.5	0.25	0.75	0.58	0.5
GEN	<i>Pouteria aff. reticul..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Pouteria amygdal carp..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Pouteria calistophyll..</i>	0	0	0.25	0	1	0
GEN	<i>Pouteria cuspidata</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Pouteria campechiana</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Pouteria durlandii</i>	0	0	0	0	0.25	0
GEN	<i>Pouteria filipes</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Pouteria reticulata</i>	0	0	0	0.5	0	0
GEN	<i>Pouteria torta</i>	0.5	0	0	0	0	0
GEN	<i>Sacoglottis trichogyn..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Tapirira guianensis</i>	0	0	0	0	0	0.14
GEN	<i>Tetragastris panamens..</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Vantanea barbourii</i>	0	0	0	0	0	0
GEN	<i>Virola koschnyi</i>	0	0	0.4	0.2	0.33	0
GEN	<i>Virola multiflora</i>	0	0	0	0	1	0
GEN	<i>Virola sebifera</i>	0.13	0.25	0.1	0.1	0.22	0.11
HD	<i>Abarema adenophora</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Alchornea latifolia</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Alchorneopsis floribu..</i>	0	0	0	0	0	0

HD	<i>Apeiba membranacea</i>	0.1	0	0	0.2	0	0.17
HD	<i>Aspidosperma sprucean..</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Balizia elegans</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Byrsonima crispa</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Casearia arborea</i>	0.2	0.2	0.1	0.3	1	0.25
HD	<i>Castilla elastica</i>	0.5	0	0	0	0	0
HD	<i>Ceiba pentandra</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Conceveiba pleiostemo..</i>	0	0	0	0	0	0.33
HD	<i>Cordia bicolor</i>	0.33	0	0	0	0	1
HD	<i>Cordia dwyeri</i>	0.14	0.14	0	0	0	0
HD	<i>Dipteryx panamensis</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Ferdinandusa panamens..</i>	0	0.5	0.2	0.4	0.67	0
HD	<i>Ficus maxima</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Goethalsia meiantha</i>	0	1	0	0.33	0.5	0.5
HD	<i>Hasseltia floribunda</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Hernandia didymantha</i>	0.38	0	0	0	0	0.25
HD	<i>Hyeronima alchorneoid..</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Hymenolobium mesoamer..</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Hyeronima oblonga</i>	0	0	0	0	0	1
HD	<i>Inga acuminata</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga alba</i>	0.4	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga chocoensis</i>	0	1	0	0	0	0
HD	<i>Inga densiflora</i>	0	0.67	0	0.5	0	0
HD	<i>Inga jefensis</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga jinicuil</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga leiocalycina</i>	0	0	0.67	0	0	0.5
HD	<i>Inga mortoniana</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga pezizifera</i>	0.17	0.17	0	0	0.5	0
HD	<i>Inga sapindoides</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga sertulifera</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga sp.</i>	0	0	0	0	0	1
HD	<i>Inga thibaudiana</i>	0	0.5	0.67	0.33	0	0
HD	<i>Inga umbellifera</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Inga venusta</i>	0	0	0	0	0	0.5
HD	<i>Jacaranda copaia</i>	0	0	0	0	1	0
HD	<i>Jacaratia dolichaula</i>	0	0		0	0	0
HD	<i>Jacaratia spinosa</i>	0	0	2	0	0	0
HD	<i>Laetia procera</i>	0.1	0.2	0.17	0	0	0
HD	<i>Luehea seemannii</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Ormosia intermedia</i>	0	0	0.22	0	0	0
HD	<i>Pachira aquatica</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Pterocarpus rohrii</i>	0	0	0	0.2	0.5	0
HD	<i>Rollinia pittieri</i>	0	0.25	0	0		0

HD	<i>Sapium glandulosum</i>	0	0	0	1	0	0
HD	<i>Simarouba amara</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Sterculia recordiana</i>	0	0	0	0	0.25	0
HD	<i>Stryphnodendron micro..</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Vitex cooperi</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Vochysia allenii</i>	0	0	0	0	0	0
HD	<i>Vochysia ferruginea</i>	0	0.5	0.2	0	0	0
HD	<i>Xylopia sericophylla</i>	0	0	0.2	0	0.67	0
HD	<i>Zanthoxylum riedelian..</i>	0	0	0	0	0	0
HE	<i>Cecropia insignis</i>	0	0	0	0	7	0
HE	<i>Cecropia obtusifolia</i>	0	0	0	0	1	0
HE	<i>Cecropia peltata</i>	0	1	0	1.25	0	1
HE	<i>Croton smithianus</i>	0.17	0.67	0	0	0.25	0.25
HE	<i>Hampea appendiculata</i>	0	0	0.33	0.67	0	0.33
HE	<i>Ochroma pyramidale</i>	0	1	0	0	0	0
INT	<i>Calophyllum brasilien..</i>	0	0	0	0	0	0
INT	<i>Dendropanax arboreus</i>	0	0	0.18	0.09	0	0
INT	<i>Otoba novogranatensis..</i>	0	0	0.25	0	0.25	0
INT	<i>Pourouma bicolor</i>	0	0.2	0.11	0.22	0.22	0
INT	<i>Pourouma minor</i>	0.4	0.2	0	0	0	0
INT	<i>Qualea paraensis</i>	0	0	0	0	0	0
INT	<i>Terminalia amazonia</i>	0	0	0	0	0	0

10.13. Promedio de individuos por tratamiento para cada condición de mortalidad en todo el rodal. Periodo 2002-2005.

CONDICIÓN	DESCRIPCIÓN	BORDE	INTERMEDIO	INTERIOR
-1	Moribundo	0.15	0.17	0
-2	Muerto en pie	8.62	1.83	2.17
-3	Muerto caído	1.92	0.92	0.67
-4	Desraizado	5.23	1.67	1.67
-5	Quebrado por causa natural	3.08	1.08	0.75
-6	Quebrado por aprovechamiento	0	0	0
-7	Muerte por caída de ramas y lianas	1.46	0.25	0.67
-8	Muerte por caída de árbol por aprovechamiento	0	0	0
-9	Cortado	1.15	0	0.25
-10	Muerte por causa desconocida	1	0.5	0.08

10.14. Número de individuos por especies, encontradas por parcela por distancia al borde ordenadas alfabéticamente.

Especies	Borde	Intermedio	Interior
<i>Abarema adenophora</i>	1	1	3
<i>Alchornea latifolia</i>	2	0	0
<i>Acalypha diversifolia</i> ..	0	1	0
<i>Alchorneopsis floribu</i> ..	7	2	1
<i>Ampelocera macrocarpa</i> ..	4	5	0
<i>Allophylus psilosperm</i> ..	0	0	1
<i>Amyris pinnata</i>	1	0	0
<i>Ampelocera macrocarpa</i> ..	0	0	2
<i>Anaxagorea crassipeta</i> ..	5	5	1
<i>Andira inermes</i>	2	1	1
<i>Anomospermum reticula</i> ..	3	1	0
<i>Apeiba membranacea</i>	18	7	11
<i>Ardisia fimbriifera</i> ..	7	9	12
<i>Ardisia standleyana</i>	1	2	0
<i>Aspidosperma sprucean</i> ..	1	1	0
<i>Astrocaryum alatum</i>	1	1	1
<i>Astrocaryum confertum</i> ..	0	0	1
<i>Balizia elegans</i>	1	1	4
<i>Bauhinia guianensis</i>	2	3	0
<i>Bauhinia outimouta</i>	0	6	1
<i>Beilschmiedia aff. al</i> ..	1	1	1
<i>Beilschmiedia costari</i> ..	3	1	0
<i>Borojoa panamensis</i>	5	5	8
<i>Brosimum guianense</i>	16	10	9
<i>Brosimum lactescens</i>	29	18	24
<i>Byrsonima crispa</i>	6	4	5
<i>Calliandra tergemina</i>	0	2	0
<i>Calophyllum brasilien</i> ..	1	2	0
<i>Carapa guianensis</i>	8	8	5
<i>Capparis discolor</i>	0	0	1
<i>Capparis pittieri</i>	7	7	12
<i>Casearia arborea</i>	39	20	7
<i>Casearia arguta</i>	1	2	0
<i>Casearia commersonian</i> ..	0	0	1
<i>Casimirella sp.</i>	1	0	0
<i>Cassipourea elliptica</i> ..	1	1	0
<i>Castilla elastica</i>	8	2	0
<i>Cecropia insignis</i>	6	5	7

<i>Cecropia obtusifolia</i>	0	0	1
<i>Cecropia peltata</i>	1	0	0
<i>Ceiba pentandra</i>	0	0	1
<i>Celtis schippii</i>	0	0	1
<i>Cespedesia macrophyll.</i>	6	5	6
<i>Cestrum aff. microcal.</i>	2	0	0
<i>Chimarrhis parviflora.</i>	1	2	1
<i>Chrysochlamys nicarag.</i>	0	1	0
<i>Chrysophyllum argente.</i>	2	2	1
<i>Chrysophyllum colombi.</i>	7	5	1
<i>Chrysophyllum venezue.</i>	5	6	4
<i>Cinnamomum chavarrian.</i>	1	1	1
<i>Clarisia biflora</i>	1	0	1
<i>Clethra mexicana</i>	7	2	3
<i>Coccoloba tuerckheimi.</i>	0	0	1
<i>Colubrina spinosa</i>	8	2	9
<i>Conceveiba pleiostemo.</i>	4	0	4
<i>Cordia bicolor</i>	8	1	1
<i>Cordia digerí</i>	8	5	2
<i>Cordia lucidula</i>	2	2	1
<i>Cordia megalantha</i>	1	0	1
<i>Coussarea hondensis</i>	3	2	3
<i>Coussarea psychotrioi.</i>	1	1	1
<i>Coutarea hexandra</i>	0	1	1
<i>Croton schiedeanus</i>	36	17	8
<i>Croton smithianus</i>	13	15	5
<i>Cupania aff. grandifl.</i>	0	1	1
<i>Cupania glabra</i>	6	6	7
<i>Cupania rufescens</i>	0	0	1
<i>Dalbergia melanocardi.</i>	0	0	1
<i>Davilla nitida</i>	0	0	1
<i>Dendropanax arboreus</i>	29	29	30
<i>Desconocido</i>	5	6	9
<i>Diospyros sp. 1</i>	0	0	2
<i>Dipteryx panamensis</i>	2	4	2
<i>Doliocarpus breviped.</i>	1	0	0
<i>Doliocarpus multiflor.</i>	9	5	10
<i>Dussia macrophylla.</i>	0	3	0
<i>Drypetes brownii</i>	6	0	2
<i>Dussia discolor</i>	1	0	1
<i>Dussia foxii</i>	2	0	0
<i>Dussia macrophylla.</i>	2	0	3
<i>Dystovomita paniculat.</i>	5	8	2

<i>Elaeoluma glabrescens..</i>	4	4	5
<i>Eschweilera costarice..</i>	5	7	6
<i>Eschweilera integrifo..</i>	0	1	0
<i>Eschweilera longirach..</i>	0	2	0
<i>Eugenia acapulcensis</i>	2	0	1
<i>Eugenia sarapiquensis..</i>	1	0	1
<i>Eugenia basilaris</i>	0	1	0
<i>Eugenia sp.</i>	1	0	0
<i>Eugenia siggersii</i>	0	0	1
<i>Euterpe precatória</i>	18	31	48
<i>Faramea multiflora</i>	0	0	1
<i>Faramea occidentalis</i>	10	10	11
<i>Ferdinandusa panamens..</i>	18	42	25
<i>Ficus sp.</i>	1	0	0
<i>Ficus maxima</i>	0	1	0
<i>Garcinia intermedia</i>	0	0	1
<i>Garcinia madruno</i>	11	2	15
<i>Goethalsia meiantha</i>	24	7	3
<i>Guarea bullata</i>	5	0	4
<i>Guarea kunthiana</i>	13	6	5
<i>Guarea rhopalocarpa</i>	2	2	2
<i>Guarea sp.</i>	0	0	1
<i>Guatteria aeruginosa</i>	10	12	6
<i>Guatteria diospyroide..</i>	0	1	0
<i>Guatteria tonduzii</i>	0	1	0
<i>Hampea appendiculata</i>	4	5	6
<i>Hasseltia floribunda</i>	4	1	0
<i>Hedyosmum scaberrimum..</i>	2	0	0
<i>Henriettea odorata</i>	0	0	3
<i>Heisteria concinna</i>	1	3	2
<i>Hernandia didymantha</i>	22	8	10
<i>Heisteria scandens</i>	0	0	1
<i>Hippotis albiflora</i>	1	2	1
<i>Hirtella lemsii</i>	2	0	10
<i>Hirtella media</i>	0	0	1
<i>Humiriastrum diguense..</i>	0	0	3
<i>Hyeronima alchorneoid..</i>	4	4	2
<i>Hyeronima oblonga</i>	1	0	1
<i>Hymenolobium mesoamer..</i>	0	1	1
<i>Inga acuminata</i>	0	0	2
<i>Inga alba</i>	6	3	3
<i>Inga chocoensis</i>	1	0	1
<i>Inga densiflora</i>	4	3	0

<i>Inga jefensis</i>	0	0	1
<i>Inga jinicuil</i>	0	1	1
<i>Inga leiocalycina</i>	7	4	2
<i>Inga mortoniana</i>	1	0	1
<i>Inga pezizifera</i>	13	4	3
<i>Inga sapindoides</i>	0	4	2
<i>Inga sertulifera</i>	1	1	1
<i>Inga sp.</i>	1	0	1
<i>Inga thibaudiana</i>	6	5	3
<i>Inga umbellifera</i>	3	4	0
<i>Inga venusta</i>	7	5	8
<i>Iriarteia deltoidea</i>	31	36	62
<i>Jacaranda copaia</i>	0	1	0
<i>Jacaratia dolichaula</i>	1	0	2
<i>Jacaratia spinosa</i>	0	2	1
<i>Lacistema aggregatum</i>	1	1	2
<i>Lacmellea panamensis</i>	3	1	4
<i>Lacunaria panamensis</i>	0	2	0
<i>Laetia procera</i>	23	13	8
<i>Laetia thamnia</i>	1	0	0
<i>Lecointea amazonica</i>	1	0	0
<i>Liana</i>	0	1	0
<i>Lecythis ampla</i>	2	0	1
<i>Licania affinis</i>	5	2	5
<i>Licania glabriflora</i>	3	1	3
<i>Licania hypoleuca</i>	3	0	3
<i>Licania stevensii</i>	1	0	0
<i>Licaria cufodontisii</i>	0	1	0
<i>Licaria brenesii</i>	3	0	0
<i>Licaria sarapiquensis..</i>	2	6	5
<i>Lonchocarpus ferrugin..</i>	0	2	0
<i>Lonchocarpus oliganth..</i>	0	0	2
<i>Lozania pittieri</i>	0	0	1
<i>Luehea seemannii</i>	0	1	1
<i>Machaerium cirrhiferu..</i>	1	0	1
<i>Machaerium seemannii</i>	1	0	0
<i>Macrolobium costarice..</i>	9	6	5
<i>Macrolobium hartshorn..</i>	4	2	1
<i>Maranthes panamensis</i>	2	5	1
<i>Marila laxiflora</i>	5	7	5
<i>Markea leucantha</i>	0	1	0
<i>Maripa nicaraguensis</i>	0	0	1
<i>Matayba oppositifolia..</i>	1	0	1

<i>Matayba pseudoestipul.</i>	1	2	4
<i>Miconia affinis</i>	4	1	0
<i>Maytenus guyanensis</i>	0	0	1
<i>Meliosma donnellsmith.</i>	0	0	1
<i>Mezilaurus sp.</i>	0	0	1
<i>Miconia affinis</i>	0	0	1
<i>Miconia appendiculata.</i>	0	1	0
<i>Miconia elata</i>	0	6	0
<i>Miconia multispicata</i>	1	0	0
<i>Miconia prasina</i>	2	0	0
<i>Miconia punctata</i>	4	9	9
<i>Miconia stevensiana</i>	1	3	1
<i>Micropholis melinonia.</i>	1	0	1
<i>Minuartia guianensis.</i>	7	4	12
<i>Mussatia hyacinthina</i>	0	1	0
<i>Mouriri gleasoniana</i>	0	0	2
<i>Myrcia sp.</i>	1	2	0
<i>Myrcia splendens</i>	0	1	0
<i>Myrciaria floribunda</i>	0	1	0
<i>Naucleopsis naga</i>	15	17	5
<i>Nectandra cissiflora</i>	0	0	1
<i>Nectandra umbrosa</i>	1	2	0
<i>Neea sp.</i>	0	0	1
<i>Ochroma pyramidale</i>	1	0	1
<i>Ocotea atirrensis</i>	2	5	0
<i>Ocotea dendrodaphne</i>	0	0	1
<i>Ocotea hartshorniana</i>	1	0	0
<i>Ocotea insulares</i>	1	3	1
<i>Ocotea laetevirens</i>	4	2	5
<i>Ocotea leucoxylon</i>	1	5	1
<i>Ocotea macropoda</i>	2	1	1
<i>Ocotea mollifolia</i>	0	1	3
<i>Ocotea nicaraguensis</i>	2	2	0
<i>Ocotea sp.</i>	0	1	1
<i>Ocotea valeroides</i>	3	0	3
<i>Odontadenia verrucosa.</i>	3	0	1
<i>Ormosia intermedia</i>	8	15	8
<i>Ormosia velutina</i>	1	1	1
<i>Otoba novogranatensis.</i>	6	6	6
<i>Pachira aquatica</i>	5	2	-
<i>Ouratea valerii</i>	0	0	1
<i>Pachira aquatica</i>	0	0	8
<i>Parathesis trychogyne.</i>	3	3	3

<i>Paullinia fibrigera</i>	1	0	0
<i>Paullinia grandifolia..</i>	1	3	0
<i>Pausandra trianae</i>	5	2	8
<i>Pentaclethra macrolob..</i>	193	196	181
<i>Pera arborea</i>	1	4	1
<i>Peschiera arborea</i>	1	1	0
<i>Platymiscium pinnatum..</i>	1	1	0
<i>Pleurothyrium oblongu..</i>	0	0	1
<i>Posoqueria panamensis..</i>	10	7	4
<i>Pourouma bicolor</i>	20	18	21
<i>Pourouma minor</i>	7	7	6
<i>Pouteria aff. reticul..</i>	5	2	0
<i>Pouteria amygdallicarp..</i>	0	0	1
<i>Pouteria bulliformis</i>	2	0	0
<i>Pouteria calistophyll..</i>	4	5	4
<i>Pouteria campechiana</i>	0	0	1
<i>Pouteria chiricana</i>	0	0	2
<i>Pouteria cuspidata</i>	0	1	1
<i>Pouteria durlandii</i>	10	11	7
<i>Pouteria filipes</i>	3	2	5
<i>Pouteria reticulata</i>	1	2	4
<i>Pouteria silvestres</i>	0	1	0
<i>Pouteria torta</i>	2	2	4
<i>Pradosia atrovioleacea..</i>	1	0	1
<i>Protium costaricense</i>	0	2	0
<i>Protium panamense</i>	5	9	8
<i>Protium pittieri</i>	5	16	12
<i>Protium ravenii</i>	11	8	12
<i>Protium schippii</i>	5	9	16
<i>Pseudolmedia spuria</i>	3	3	0
<i>Protium sp.</i>	0	0	1
<i>Psychotria eurycarpa</i>	6	0	1
<i>Psychotria panamensis..</i>	1	1	2
<i>Psychotria solitudinu</i>	0	0	1
<i>Pterocarpus rohrii</i>	9	9	6
<i>Qualea paraensis</i>	0	2	0
<i>Quararibea bracteolos..</i>	5	6	6
<i>Quararibea ochrocalyx..</i>	10	7	13
<i>Quararibea parvifolia..</i>	0	1	0
<i>Quiina schippii</i>	0	1	3
<i>Rauvolfia purpurascen..</i>	4	3	3
<i>Rhodostemonodaphne ku..</i>	2	0	0
<i>Rinorea aff. deflexif..</i>	7	3	12

<i>Rollinia pittieri</i>	6	1	0
<i>Ryania speciosa</i>	3	2	5
<i>Sacoglottis trichogyn..</i>	3	1	1
<i>Sapium glandulosum</i>	0	1	1
<i>Sapranthus viridiflor..</i>	1	0	0
<i>Sarcaulus brasiliensi..</i>	1	0	1
<i>Sclerolobium costaric..</i>	3	1	1
<i>Sideroxylon contreras..</i>	0	0	1
<i>Simarouba amara</i>	5	1	13
<i>Siparuna guianensis</i>	1	1	1
<i>Sloanea geniculata</i>	1	0	2
<i>Sloanea medusula</i>	2	1	0
<i>Sloanea tuerckheimii</i>	1	0	1
<i>Socratea exorrhiza</i>	21	41	34
<i>Spachea correae</i>	0	1	1
<i>Stephanopodium costar..</i>	1	2	1
<i>Sterculia recordiana</i>	1	1	5
<i>Stryphnodendron micro..</i>	3	3	0
<i>Strychnos peckii</i>	0	0	1
<i>Swartzia simples</i>	0	0	3
<i>Symplocos sp.</i>	1	0	0
<i>Swartzia sumorum</i>	0	2	3
<i>Symplocos sp.</i>	0	0	1
<i>Tabernaemontana amygd..</i>	0	0	1
<i>Talauma gloriensis</i>	0	0	2
<i>Talisia nervosa</i>	2	0	2
<i>Tapirira guianensis</i>	7	9	8
<i>Tapura sp.</i>	0	1	3
<i>Terminalia amazonia</i>	0	1	1
<i>Tetragastris panamens..</i>	14	16	18
<i>Theobroma angustifoli..</i>	1	1	1
<i>Trichilia septentrion..</i>	2	0	1
<i>Theobroma simiarum</i>	0	1	0
<i>Unonopsis pittieri</i>	1	4	2
<i>Unonopsis rufescens</i>	3	2	2
<i>Vantanea barbourii</i>	0	0	1
<i>Vatairea lundellii</i>	1	0	0
<i>Virola koschnyi</i>	9	11	4
<i>Virola multiflora</i>	1	1	1
<i>Virola sebifera</i>	19	17	25
<i>Vitex cooperi</i>	0	0	2
<i>Vochysia ferruginea</i>	6	7	3
<i>Vochysia allenii</i>	1	0	0

<i>Warszewiczia coccinea..</i>	40	21	14
<i>Welfia regia</i>	90	119	126
<i>Xylopia bocatorena</i>	2	1	0
<i>Xylopia sericophylla</i>	6	5	6
<i>Zanthoxylum riedelian..</i>	1	0	0
<i>Zygia gigantifoliola</i>	0	0	1
<i>Zygia unifoliolata</i>	21	0	2

10.15. Número de individuos por familias, encontradas por parcela por distancia al borde ordenadas alfabéticamente

FAMILIA	BORDE	INTERMEDIO	INTERIOR
ANACARDIACEAE	7	9	8
ANNONACEAE	34	32	17
APOCYNACEAE	12	6	7
ARALIACEAE	29	29	30
ARECACEAE	161	228	272
BOMBACACEAE	21	16	29
BIGNONIACEAE	0	2	0
BORAGINACEAE	19	8	5
BURSERACEAE	40	60	67
CAPPARACEAE	7	7	13
CARICACEAE	1	2	3
CECROPIACEAE	34	30	38
CHLORANTHACEAE	2	0	0
CELASTRACEAE	0	0	1
CHRYSOBALANACEAE	16	8	23
CLETHRACEAE	7	2	3
CLUSIACEAE	22	20	23
COMBRETACEAE	0	1	1
CONVOLVULACEAE	0	0	1
DESCONOCIDO	5	7	9
DICHAPETALACEAE	1	3	4
DILLENACEAE	10	5	11
EBENACEAE	0	0	2
ELAEOCARPACEAE	4	2	3
EUPHORBIACEAE	79	47	33
FABACEAE/CAES.	18	18	8
FABACEAE/MIM.	269	237	220
FABACEAE/PAP.	32	38	33
FLACOURTIACEAE	72	39	22

HERNANDIACEAE	22	8	10
HUMIRIACEAE	3	1	5
ICACINACEAE	1	0	0
LAURACEAE	29	32	26
LECYTHIDACEAE	7	10	7
LOGANIACEAE	0	0	1
MAGNOLIACEAE	0	0	2
MALPIGHIACEAE	6	5	6
MALVACEAE	4	5	6
MELASTOMATAACEAE	12	20	16
MELIACEAE	30	16	18
MONIMIACEAE	1	0	1
MENISPERMACEAE	3	1	0
MORACEAE	73	51	39
MYRISTICACEAE	35	35	36
MYRSINACEAE	11	14	15
MYRTACEAE	5	5	3
NYCTAGINACEAE	0	0	1
OCHNACEAE	6	5	7
OLACACEAE	8	7	15
POLYGONACEAE	0	0	1
QUIINACEAE	0	3	7
RHAMNACEAE	8	2	9
RHIZOPHORACEAE	1	1	0
RUBIACEAE	96	94	74
RUTACEAE	2	0	0
SABIACEAE	0	0	1
SAPINDACEAE	12	12	17
SAPOTACEAE	48	43	44
SIMAROUBACEAE	5	1	13
SOLANACEAE	2	1	1
STERCULIACEAE	2	3	6
SYMPLOCACEAE	1	0	1
TILIACEAE	42	15	15
ULMACEAE	4	5	3
VERBENACEAE	0	0	2
VIOLACEAE	7	3	12
VOCHYSIACEAE	7	9	3