



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

Caracterización funcional de especies arbóreas relacionada con la
recuperación del bosque tras el impacto del Huracán Félix, y sus
implicaciones en el manejo sostenible del recurso forestal, RAAN,
Nicaragua

por

John Jairo Sánchez Correa

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Tropicales y Biodiversidad

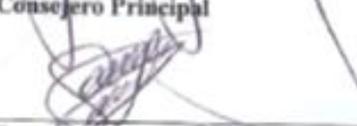
Turrialba, Costa Rica, 2011

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación 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 EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:

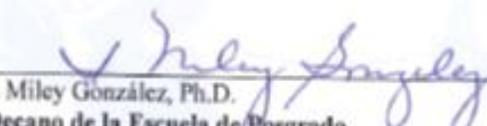

Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal

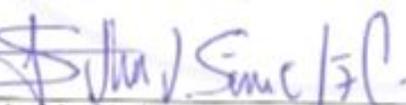

Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Andreas Nieuwenhuys, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Yadid Ordóñez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


José Oduber Rivera, M.Sc.
Coordinador, Especialización en Práctica para el Desarrollo


I. Miley González, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado


John Jairo Sánchez Correa
Candidato

DEDICATORIA

A mis padres, seres llenos de bondad que han sabido direccionar mis pasos e incondicionalmente estuvieron siempre allí para tenderme su mano. Por ustedes y para ustedes esta nueva meta cumplida con alma y corazón.

“El tiempo no da tregua, hay que ajustarnos a su paso y vivir con intensidad”

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por el gran apoyo y confianza que siempre me brindaron. Hubiese sido muy difícil emprender este camino y permanecer en él sin ustedes.

Al proyecto Finnfor, por haber financiado parte importante de mis estudios de Maestría.

A Bryan Finegan por sus permanentes comentarios y sugerencias en este proceso, pero sobre todo por la confianza depositada.

A Fernando Casanoves, Yadid Ordoñez y Andreas Nieuwenhyse, miembros de mi comité asesor, quienes siempre estuvieron dispuestos a enriquecer el trabajo con sus oportunas sugerencias.

A Jossué Brenes, técnico de Finnfor en la RAAN, pues su valiosa colaboración fue factor clave para lograr culminar mi fase de campo.

A Ángel Molina por soportar conmigo difíciles momentos en el bosque y compartir desinteresadamente un poco de su sabiduría tradicional. A las comunidades miskitas de Santa Clara y Miguel Bikan que me permitieron compartir sus tradiciones y siempre colaboraron con interés en este trabajo...Tinki pali upla pain.

A mis amigos Catalina y Freddy, que estuvieron conmigo en momentos difíciles, lo que hace más valiosa su amistad.

Al personal administrativo de CATIE, en especial a Aranjid y Jeannette por la permanente colaboración en los interminables trámites requeridos por la Escuela de Posgrado.

BIOGRAFÍA

El autor nació el 13 de septiembre de 1981 en la ciudad de Bogotá (Colombia). Vivió su niñez y juventud en medio de la cultura e idiosincrasia progresistas capitalinas de finales de siglo, y en el año 1999 inició sus estudios de Ingeniería Forestal en la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, de la cual recibe el título profesional en el año 2007.

A nivel laboral estuvo vinculado con la Universidad Distrital como auxiliar de investigación en las áreas de Tecnología de maderas y Entomología forestal, sus principales intereses en el pregrado. Posteriormente laboró como consultor para la actualización cafetera realizada en 2007 por la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. En 2008 y 2009 se desempeñó como consultor para la coordinación de proyectos de reforestación en la Corporación Autónoma Regional de Santander (CAS).

Desarrolló sus estudios de Especialización en Práctica del Desarrollo y de Maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), durante los años 2010 y 2011.

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
BIOGRAFÍA.....	V
CONTENIDO.....	VI
Indice de cuadros.....	VIII
Indice de figuras.....	IX
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivos del estudio.....	2
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	2
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	2
1.2 Hipótesis del estudio.....	3
2 MARCO CONCEPTUAL.....	4
2.1 Importancia de los bosques impactados por huracanes.....	4
2.2 Impactos de los huracanes en la vegetación de los bosques tropicales.....	5
2.3 Recuperación de Bosques tropicales tras el paso de huracanes.....	7
2.4 Algunas nociones sobre Diversidad Funcional y su relación con la respuesta de las especies ante la perturbación.....	11
2.5 El estudio de la dinámica del bosque como herramienta para el manejo forestal....	13
3 ARTÍCULO 1.....	15
3.1 Introducción.....	17
3.2 Metodología.....	19
3.2.1 <i>Descripción del área de estudio</i>	19
3.2.2 <i>Caracterización de suelos</i>	21
3.2.3 <i>Medición de Rasgos</i>	22
3.2.3.1 Selección de Especies.....	22
3.2.3.2 Selección de Individuos.....	22
3.2.3.3 Selección y Medición de Rasgos.....	23
3.2.3.3.1 Tamaño del árbol adulto.....	23
3.2.3.3.2 Densidad de madera.....	23
3.2.3.3.3 Relación altura diámetro.....	24
3.2.3.3.4 Masa de semillas.....	24

3.2.3.3.5	Capacidad de Rebrote.....	25
3.2.4	<i>Grupos funcionales</i>	25
3.2.5	<i>Abundancia</i>	26
3.2.5.1	Identificación Botánica.....	27
3.2.6	<i>Relaciones entre abundancia de especies y grupos funcionales</i>	27
3.3	Resultados.....	28
3.3.1	<i>Rasgos</i>	28
3.3.2	<i>Grupos funcionales</i>	28
3.3.3	<i>Abundancia</i>	36
3.4	Discusión.....	41
3.5	Conclusiones.....	45
4	ARTÍCULO 2.....	47
4.1	Introducción.....	49
4.2	Metodología.....	50
4.2.1	<i>Descripción del área de estudio</i>	50
4.2.2	<i>Medición de la abundancia y caracterización de la respuesta ante el huracán</i>	53
4.2.3	<i>Captura y socialización de información en la comunidad</i>	53
4.2.4	<i>Socialización de información con los organismos tomadores de decisiones</i>	54
4.3	Resultados.....	54
4.3.1	<i>Abundancia y comportamiento de las especies</i>	54
4.3.2	<i>Perspectivas de la comunidad acerca del bosque huracanado</i>	55
4.3.3	<i>Capitales de la comunidad</i>	57
4.4	Lineamientos de Manejo.....	59
4.5	Implicaciones del manejo de la regeneración del bosque huracanado en el desarrollo de las comunidades indígenas de la RAAN.....	63
4.6	Potencial de los resultados para la formación de políticas.....	64
4.7	Conclusiones.....	65
5	BIBLIOGRAFÍA.....	67
6	ANEXOS.....	72

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Hipótesis y preguntas de investigación por objetivos.....	3
Cuadro 2. Valores de las variables de suelo para la zona de estudio.....	22
Cuadro 3. Valores medios de los rasgos para cada tipo funcional definido.	28
Cuadro 4. Definición y composición de especies de cada grupo funcional	31
Cuadro 5. Autovalores para cada una de las variables en el Análisis de Componentes principales.....	33
Cuadro 6. Autovalores y coeficientes obtenidos mediante análisis discriminante canónico....	35
Cuadro 7. Tablas de contingencia para tipos funcionales y abundancia de categorías de tamaño.....	39
Cuadro 8. Resumen de propuestas de manejo sobre especies priorizadas.....	62

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Región Autónoma del Atlántico Norte (Nicaragua).	20
Figura 2. Ubicación de las parcelas.	26
Figura 3. Análisis de Conglomerados.....	30
Figura 4. Componentes Principales.	32
Figura 5. Representación de observaciones multivariadas en el espacio discriminante conformado por los ejes canónicos 1 y 2.....	34
Figura 6. Diagramas de dispersión que relacionan la coordenada de cada especie en el espacio multivariado de los rasgos y la abundancia en cada categoría de tamaño.	37
Figura 7. Gráficos de correlaciones significativas de Spearman ($p < 0,05$) entre los rasgos funcionales y la abundancia en distintas categorías de tamaño.	38
Figura 8. Análisis de correspondencia entre los grupos funcionales y la abundancia en las distintas categorías de tamaño.	39
Figura 9. Abundancia de las distintas categorías de tamaño en cada grupo funcional.....	40
Figura 10. Abundancia de las distintas categorías de tamaño en cada grupo funcional.....	41
Figura 11. Ubicación de la Región Autónoma del Atlántico Norte (Nicaragua).	52
Figura 12. Diagramas de dispersión que relacionan la similaridad en la respuesta funcional de cada especie y la abundancia en cada categoría de tamaño.....	55

1 INTRODUCCIÓN

Los huracanes, definidos por Osborne (2000) como intensos ciclones tropicales que ocurren en la región caribeña y la costa norte de Australia, tienen gran incidencia en algunas regiones boscosas mesoamericanas pues son permanentes motores de cambio de su estructura y composición. Así, la estructura y composición de los bosques afectados por huracanes se han adaptado a los disturbios que ocasionan estos fenómenos. Boucher (1990) afirma que la remoción de cobertura vegetal causada por catástrofes naturales puede producir, en general, cambios mucho menos radicales para el bosque que aquella causada por la actividad humana. Por lo anterior, hay muy poca diferencia entre aquellos bosques que han sido afectados por huracanes y tormentas en épocas recientes y los abatidos en el pasado (Acosta *et al.*, 2001). Con perspectivas de un adecuado manejo forestal sostenible, se requiere conocer estos cambios en la dinámica del bosque generados por los huracanes (Ferrando *et al.*, 2001).

El 4 de septiembre de 2007, el huracán Félix, de categoría 5, impactó la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua (RAAN) (Miranda, 2009), afectando un área de 1.166.579 ha. Esta región tiene una extensión de 33.105,98 km² y posee una población multicultural constituida en su mayor parte por mestizos (42%) e indígenas miskitos (40%) (McClellan y Williamson, 2010).

La estructura y composición del bosque después del huracán están determinadas por la resiliencia de las diferentes especies forestales ante el disturbio, y su posible uso y manejo deben estar sujetos a sus nuevas condiciones. Así, determinar la capacidad de regeneración de distintos grupos de especies de este bosque ante las perturbaciones por huracán se convierte en una herramienta de alto valor para el manejo del bosque afectado. En este contexto, Finegan *et al.* (1993) proponen el manejo de bosques naturales como una de las alternativas económicas compatibles con las realidades ecológicas y socioeconómicas de los trópicos húmedos bajos.

La Región Autónoma del Atlántico Norte (RAAN) está ubicada al noreste de Nicaragua, posee una extensión de 33.105,98 km². El número de habitantes es de 314.130, con población predominante de mestizos e indígenas miskitos (McClellan y Williamson, 2010). Sus condiciones biofísicas, sumadas a la precaria situación socioeconómica de sus habitantes

convierten a la RAAN en una de las zonas más vulnerables a huracanes y desastres naturales de Nicaragua (Kreimann, 2010).

Los resultados de la presente investigación permitirán generar lineamientos para el manejo sostenible del bosque regenerado, por las comunidades indígenas de la zona; lineamientos que serán producto de la interacción con las comunidades y deben servir como satisfactores de las necesidades que las mismas manifiesten. En el documento se exponen opiniones y estudios de diversos autores respecto a la regeneración del bosque después de un huracán y se propone una metodología de caracterización funcional de las especies forestales ante la perturbación ocasionada por el Huracán Félix en la RAAN, para posteriormente identificar los distintos tipos de respuesta de la vegetación ante el huracán y poder predecir posibles comportamientos de los bosques y las especies ante estos eventos.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la resiliencia de las diferentes especies forestales y del ecosistema ante el impacto generado por huracanes.

1.1.2 Objetivos específicos

1. Determinar valores de un grupo de rasgos funcionales clave que definen el tipo de respuesta de las especies forestales ante la perturbación causada por un huracán.
2. Definir grupos funcionales de especies que potencialmente respondan de forma similar ante la perturbación por huracanes, con base en la correlación de sus rasgos funcionales.
3. Cuantificar la abundancia de las especies estudiadas y validar las predicciones realizadas en función de sus rasgos funcionales.
4. Proponer lineamientos de manejo forestal comunitario, basados en la regeneración establecida después del huracán.

1.2 Hipótesis del estudio

Se plantea un método de investigación mixto (enfoque cuantitativo y cualitativo). La parte cuantitativa se basa en temas ecológicos y se trabajará con hipótesis que serán comprobadas estadísticamente (a excepción del primer objetivo por tratarse de un objetivo descriptivo); y la parte cualitativa se basa en temas sociales que serán estudiados a partir de preguntas de investigación. A continuación se muestran las hipótesis y preguntas de investigación planteadas para cada uno de los objetivos establecidos:

Cuadro 1. Hipótesis y preguntas de investigación por objetivos

OBJETIVO	HIPÓTESIS	PREGUNTA
1. Determinar valores de un grupo de rasgos funcionales clave que definen el tipo de respuesta de las especies forestales ante la perturbación causada por un huracán.		¿Cuáles son los valores de los rasgos densidad de madera, tamaño del árbol adulto, relación altura/diámetro, masa de semilla y capacidad de rebrote para las especies estudiadas?
2. Definir grupos funcionales de especies que potencialmente respondan de forma similar ante la perturbación por huracanes, con base en la correlación de sus rasgos funcionales.	Existen distintos tipos funcionales de respuesta de la vegetación ante un huracán, determinados por la interrelación de los rasgos funcionales que poseen sus especies.	
3. Cuantificar la abundancia de las especies estudiadas y validar las predicciones realizadas en función de sus rasgos funcionales.	La abundancia de las especies en las diversas categorías de tamaño está asociada con su mecanismo de respuesta al huracán.	
4. Proponer lineamientos de manejo forestal comunitario, basados en la regeneración establecida después del huracán.		¿Cómo realizar un adecuado manejo de la regeneración y el nuevo estado de los bosques de la RAAN para contribuir al desarrollo de sus comunidades?

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Importancia de los bosques impactados por huracanes

Los huracanes son disturbios frecuentes y de gran escala. Durante el período 1871-1964 ocurrieron en promedio 4 huracanes por año en el Caribe (Alaka, citado por Walker *et al.*, 1991). Los huracanes pueden cambiar la composición, estructura y diversidad de los bosques en las regiones Caribe y el norte de Centroamérica (desde el límite entre Costa Rica y Nicaragua hacia el norte), generando dinámicas de recuperación que merecen especial atención por parte de la ecología. Es natural entonces, esperar que estos fenómenos sean cada vez más importantes en el modelamiento de los bosques tropicales (Vandermeer y Granzow, 1997). Según Ferrando *et al.* (2001), es preciso conocer la dinámica generada por el efecto de los huracanes y tormentas tropicales en el bosque para realizar un adecuado manejo forestal.

El intenso impacto de los huracanes sobre los bosques tropicales ha sido reportado por diversos estudios como los de Boucher (1990), quien afirma que 22.000 de los 28.000 acres de bosque lluvioso de Puerto Rico alrededor de la zona de impacto del huracán Hugo fueron gravemente dañados y sufrieron una defoliación casi completa. Luna (2009) expone que después de la perturbación del huracán Joan, en el bosque lluvioso cerca de Bluefields (Nicaragua) en 1988, se encontró una zona de 500.000 ha de bosques devastados, en los que no había ni una sola hoja en los árboles y un daño físico de gran magnitud. Según Yih *et al.* (1991), los vientos de este huracán destruyeron el dosel y arrancaron las hojas de los árboles que se mantuvieron en pie.

Schwartz (2009) afirma que, en la zona afectada por el huracán Félix, la afectación alta (más del 75% de los árboles del bosque derribados) fue de más de medio millón de hectáreas; la media (más del 26% de árboles en pie pero defoliado) fue de otro medio millón, y la baja (menos del 25% de árboles derribados) fue de cerca de 300.000 ha; es decir 1.300.000 ha afectadas aproximadamente.

Sin embargo, a pesar de estas intensas afectaciones en el ecosistema, hay diferencias radicales con otros tipos de disturbios naturales, como terremotos y deslizamientos de tierra. Lugo *et al.* (1983), citado por Everham y Brokaw (1996), concluyó que los huracanes son más

perjudiciales porque afectan áreas más extensas con más frecuencia; sin embargo, su estimación del tiempo de recuperación es mucho más rápida, indicando una diferencia fundamental en la naturaleza del disturbio y la trayectoria de recuperación. Asquith (2002) afirma que el huracán como perturbación dentro del bosque, genera cambios en la dinámica del mismo, que determinan el desarrollo de una serie de patrones de respuesta de las especies presentes en el área de afectación, y su intensidad, además de su ocurrencia misma, resulta igualmente relevante para el proceso de reconstrucción de la diversidad.

La dinámica generada en los claros producidos por una perturbación ha sido objeto de estudios, en los que se demuestra que el tamaño, ubicación y frecuencia de estos inciden directamente en el tipo de composición y estructura del área afectada. Pickett y White (1985) exponen que la regeneración en claros proviene de tres fuentes: plantas establecidas previamente (plantas juveniles y rebrotes); semillas que arribaron antes o después de la formación del claro; y crecimiento por árboles a la largo del margen del claro. Este último tipo de crecimiento ocurre alrededor de todos los claros, por ello los pequeños claros pueden cerrarse completamente.

Brokaw (1985) en su estudio sobre la regeneración en claros de distinto tamaño de bosque en la Isla de Barro Colorado (Panamá), concluye que los claros grandes (mayores a 150 m²) difieren de claros pequeños en términos de dinámicas de población, composición de especies, tasa de crecimiento y distribución de clases de tamaño de los árboles en regeneración. Así, la magnitud de esta variación, junto con la frecuencia de la formación de claros indica que los claros de diferentes tamaños y estados de regeneración son una importante fuente de heterogeneidad en la composición y dinámica del bosque.

2.2 Impactos de los huracanes en la vegetación de los bosques tropicales

Las características del huracán, las de la vegetación impactada y las del área son básicas para determinar las consecuencias de estas perturbaciones naturales en los bosques tropicales. Luna (2009) afirma que la riqueza de especies arbóreas resultante está directamente relacionada con la magnitud del daño sufrido por el bosque.

Según Thompson *et al.* (2002) y Zimmerman y Covich (2007), la historia de uso de la tierra también puede ejercer influencia sobre la composición de bosques huracanados, incluso anular el efecto de los huracanes en una composición determinada de especies arbóreas. Las características biofísicas del área impactada juegan también un papel importante en el nivel de daño causado por el huracán, Boucher *et al.* (1990) comparan la destrucción del 25% de los árboles en los bosques montanos de Jamaica, causada por el huracán Gilberto con más del 80% de destrucción en las tierras bajas nicaragüenses dañadas por Juana en 1988.

Boucher *et al.* (1990), en su estudio sobre las diferencias del daño provocado por el huracán Juana en bosques de pino y bosques latifoliados concluyeron que estos dos tipos de vegetación sufrieron muy diferentes tipos de daño. Mientras que la mayoría de los árboles en el bosque latifoliado fueron fuertemente dañados, el rebrote fue muy común, por ello la mayoría de árboles sobrevivió. Sin embargo, en los bosques de pino la mayoría de los árboles permanecieron en pie después de huracán, pero hubo mucho menos rebrote que en el bosque latifoliado. En contraste, Bunce y McLean (1990), estudiando los impactos de huracán Gilberto en bosques naturales y plantaciones de *Pinus caribea* en Jamaica, concluyeron que aunque pierden muchas de sus ramas y la mayoría de sus hojas, en los árboles dominantes del bosque natural, la estructura principal permanece, lo que contrasta con la situación de las plantaciones de pino pues muchos pinos fueron partidos desde la base o más arriba en el tronco y no pudieron recuperarse.

Tras el paso del huracán Fifi por Honduras en 1974, la vegetación afectada sufrió un cambio de estructura pues el disturbio ocasionó un alto reclutamiento de la regeneración presente en el bosque que se encontraba entre los 10 y 20 cm de DAP. Así la distribución diamétrica tradicional de J invertida en los bosques tropicales fue modificada por la perturbación (Ferrando *et al.*, 2001).

Los estudios de regeneración realizados después de los huracanes muestran que algunos rasgos de la vegetación inciden en el nivel de afectación del huracán. La altura de los árboles es un importante factor relacionado con el daño provocado por huracanes. Zimmerman y Covich (2007) y van Gelder *et al.* (2005) coinciden en afirmar que son los árboles de estrato más alto los más susceptibles a quebrarse ante la fuerza del viento, contrario a lo que sucede con las pequeñas especies de sotobosque, adaptadas a estas fuertes perturbaciones.

2.3 Recuperación de Bosques tropicales tras el paso de huracanes

Distintas son las estrategias y patrones de respuesta que presentan las especies vegetales de bosques tropicales para recuperarse de las perturbaciones ocasionadas por huracanes. Los siguientes estudios exponen tal variedad de estrategias:

Pickett y White (1985) afirman que los individuos que crecen después de la perturbación, generalmente están presentes en el momento de la perturbación como plántulas, como semillas en el suelo o como semillas recién dispersadas en el área y que es la severidad de la perturbación la que determina cuál de esas estrategias tendrá mayor éxito.

Por su parte, Ferrando *et al.* (2001) exponen tres mecanismos de regeneración de las especies forestales después del paso del huracán Fifi por Honduras: aquellas especies que responden por la liberación de regeneración ya establecida; aquellas que encuentran la oportunidad de regenerar en los claros, o logran establecerse en áreas disturbadas ya ocupadas por pioneras y aquellas que muestran distribuciones poblacionales tanto en sitios disturbados como no disturbados y que podrían ser la respuesta a escenarios de regeneración provocados por huracanes previos.

Vandermeer y colegas, en sus trabajos realizados para estudiar la recuperación del bosque del Atlántico sur nicaragüense después del paso del huracán Juana, han desarrollado una serie de análisis, basados en las mismas parcelas de muestreo, que se han complementado con el paso del tiempo:

Inicialmente Boucher (1990) y Yih *et al.* (1991) propusieron como modelo predominante de recuperación de este bosque huracanado, la denominada “regeneración directa”, que consistía en que la mayor parte de la regeneración del bosque se daba a partir de los rebrotes de los árboles afectados por el huracán y la presencia de plántulas regeneradas por semilla (posiblemente establecidas antes del huracán), lo que implicaba un cambio pequeño o nulo en la composición del bosque a pesar de la drástica alteración estructural y contradecía la teoría clásica de regeneración del bosque a partir de especies pioneras. Géneros pioneros como *Cecropia* y *Ochroma* estuvieron completamente ausentes luego del huracán, a pesar de estar presentes en las zonas vecinas de agricultura (Yih *et al.*, 1991). Apoya esta afirmación Weaver

(1986) cuando, citando a Crown (1980), en su estudio sobre la recuperación del bosque huracanado de las montañas de Luquillo (Puerto Rico) dice que la pérdida de especies pioneras y secundarias de vida corta y el aumento de la dominancia de las especies clímax tolerantes a la sombra y de vida larga, son tendencias que fueron observadas en el bosque muy húmedo subtropical después del huracán Hugo. Posteriormente Vandermeer *et al.* (1997), basados en resultados de las mismas parcelas, proponen dos modelos básicos de regeneración posterior al huracán: heliófitas de rápido crecimiento que se regeneran a partir de semilla y que no aparecen inmediatamente después del huracán, y especies de lento crecimiento que rebrotan y que permanecen en pie después del huracán.

Recientemente Luna (2009), basada en las mismas parcelas, propone tres modelos básicos de recuperación del bosque: en primer lugar, la regeneración de plántulas que habían quedado, aprovechando los claros; también se presentó regeneración a partir de los árboles adultos que habían quedado en pie que estaban rebrotando de sus trocos; la tercera estrategia fue la de aquellos árboles caídos y que cada una de sus ramas se convirtió en un nuevo árbol, lo que generaría aumentos en la densidad poblacional si todos sobrevivieran. La abundancia de especies pioneras incrementa con el paso del tiempo, no se presenta como respuesta inmediata ante la perturbación del huracán.

En contraste con el caso de los bosques tropicales, Everham y Brokaw (1996), en su investigación sobre daño y recuperación de bosques templados ante vientos catastróficos, proponen cuatro vías de recuperación: crecimiento a partir de los tallos (recuperación vegetativa de los fustes y tallos sobrevivientes), reclutamiento (recuperación del bosque a través del establecimiento de semilleros de especies de sucesión temprana), liberación (rápido crecimiento del subdosel suprimido o de árboles jóvenes) y represión (sucesión secundaria que es suprimida por el establecimiento o crecimiento de plantas que restringen la regeneración de árboles reclutas). Según estos autores, existen adaptaciones para facilitar la recuperación, tales como resistencia a daño del viento, habilidad para rebrotar y habilidad para florecer y fructificar rápidamente.

A continuación se citan algunos estudios en los que se contrastan las diferencias en la recuperación de distintos tipos de vegetación ante las perturbaciones por huracán:

Boucher (1997) utilizando las mismas parcelas de los estudios de Vandermeer *et al.* (1997), estudió la recuperación posterior al huracán Joan de *Vochysia ferruginea*, una de las especies más abundantes del bosque de la Costa Atlántica de Nicaragua, observando que en un inicio, todos los árboles adultos de la especie parecieron morir a causa del huracán y también que, al mismo tiempo, la especie era muy abundante como plántula dentro del bosque dañado. Siete años después, la especie contaba con altos niveles poblacionales producto de esta abundancia de regeneración establecida luego del huracán. Además, según Vandermeer y Granzow (1997), en los primeros seis años posteriores al huracán la tasa de crecimiento promedio de *Vochysia ferruginea* no había caído significativamente, posiblemente debido al hecho de que los árboles jóvenes crecieron rápidamente y llegaron a ser emergentes respecto al denso dosel bajo.

Yih *et al.* (1991) en su estudio sobre recuperación del bosque lluvioso del sureste de Nicaragua después del huracán Joan, afirman que se encontraron tasa altas de sobrevivencia de palmas de estratos bajos en los bosques afectados por Joan, incluso en individuos caídos o quebrados, probablemente debido a que la mayoría de los individuos conservaron hojas y protegieron sus yemas principales. Boucher (1990) atribuye a la capacidad de rebrotar, la diferencia entre coníferas y latifoliadas respecto a las tasas de sobrevivencia y mortalidad posteriores al huracán Joan.

Boucher (1990) afirma que las especies forestales que menos daño sufrieron por el huracán parecen estar caracterizadas por bajas tasas de crecimiento pero maderas muy densas, lo que puede explicar su resistencia a los vientos fuertes. Estas especies a las que Boucher se refiere corresponden a las especies de sucesión tardía, las que a su vez son generalmente capaces de rebrotar y mantener la dominancia del bosque en recuperación.

Algunos autores se han referido a los diferentes comportamientos de los gremios pioneros y de sucesión tardía después de perturbaciones:

En contraste con los estudios de Boucher (1990) y Weaver (1986) anteriormente citados, Brokaw (1985) en su estudio sobre la regeneración en los claros (no generados por huracán), afirma que las especies de tipo pioneras colonizan grandes disturbios, mientras que las especies de sucesión tardía pueden regenerar en pequeños y grandes disturbios cuando la

intensidad de la afectación no es severa. Luna (2009), y como confirmación a las afirmaciones de Yih *et al.* (1991) y Weaver (1986), estudiando la recuperación de los bosques de la Región del Atlántico Sur (Nicaragua) impactados por el huracán Joan, encontró que a pesar que el claro causado por el huracán era muy grande, había ausencia de especies pioneras y casi todas las especies encontradas eran de bosque primario.

La dinámica y los procesos de recuperación de los bosques tropicales ante las perturbaciones por huracanes generan cambios en las funciones de los mismos. A continuación se muestra, mediante algunos estudios, la modificación de algunos procesos y servicios de bosques tropicales después del paso de huracanes:

Zimmerman y Covich (2007) en su estudio sobre recuperación de palmas de la sierra (*Prestoea acuminata* var. *montana*) después del huracán George en las montañas de Luquillo en Puerto Rico, sugieren que la producción de frutos fue afectada por el huracán y su recuperación probablemente tomaría más de un ciclo de fructificación, lo que podría generar cambios en la reproducción del perico puertorriqueño, especie en peligro de extinción.

Boucher (1990) afirma que como con Gilbert en Jamaica, las especies animales que más sufrieron con el huracán Hugo parecen ser aquellas que se alimentan de frutos y néctar, lo que ejemplifica con la afectación del 90% del hábitat local del pájaro carpintero rojo, así como de otras especies que solo anidan en pinos grandes.

Everham y Brokaw (1996) concluyen que una baja disponibilidad de semilla es generada como consecuencia de la perturbación, probablemente por el daño a los frutos maduros, la caída de frutos inmaduros y el retraso en los ciclos fenológicos; entonces, el sistema entero es menos capaz de proveer y dispersar nuevos propágulos inmediatamente después del paso del huracán; así, la restauración debe por lo tanto iniciar con los bancos de semilla del suelo o con la restauración vegetativa.

2.4 Algunas nociones sobre Diversidad Funcional y su relación con la respuesta de las especies ante la perturbación

La diversidad funcional ofrece una forma novedosa de aproximarse a las relaciones causales existentes entre los impulsores de cambio ambiental global, la biodiversidad, el funcionamiento ecológico y los servicios esenciales para el bienestar humano que brindan los ecosistemas (Martín *et al.*, 2007). La verdadera necesidad de profundizar en el conocimiento de la diversidad funcional radica no sólo en su papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas, sino también en su relación directa con el mantenimiento de la calidad de vida de las sociedades humanas, y en su valor para evaluar las consecuencias del cambio global en el que estamos inmersos (Martín *et al.*, 2007).

El tipo de respuesta de las especies ante la perturbación permite agrupar especies de respuesta similar entre si y diferente de los otros grupos. Estos grupos son entendidos, en el contexto de la Diversidad Funcional como Tipos Funcionales. Asquith (2002) menciona que el agrupamiento de especies parecidas ecológicamente sería la respuesta ante la apertura de claros en el bosque, lo que conllevaría a evitar la especialización ecológica y a la consecuente formación de grandes gremios de especies de una competitividad más o menos similar con relativa equivalencia funcional en el ecosistema. Walker *et al.* (1999) sugieren que la provisión de funciones y servicios ecosistémicos está relacionada con la distribución de especies entre gremios o grupos funcionales, y esta distribución estará solo levemente relacionada con la simple medida del número de especies.

La respuesta de las especies ante la perturbación puede ser predicha mediante la medición y análisis de algunos de sus atributos, que en el marco de la diversidad funcional se conocen como Rasgos funcionales. Según Martín *et al.* (2007), un rasgo funcional es aquel rasgo morfológico, fisiológico o fenológico que puede ser medido en un organismo y el cual se encuentra relacionado con un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más factores ambientales. Para Petchey y Gaston (2006) la medición de la diversidad funcional se basa en la medición de la diversidad de rasgos funcionales, donde los rasgos funcionales son componentes del fenotipo de los organismos que influyen los procesos a nivel de ecosistemas.

En un estudio de diversidad funcional es trascendental la definición de los rasgos funcionales a medir. Según Díaz *et al.* (2002), un aspecto esencial en la identificación de Tipos Funcionales, es la selección de los caracteres a medir. Los caracteres más valiosos son aquellos relacionados directamente con procesos fisiológicos fundamentales de las plantas y con su relación al medio abiótico y biótico donde viven.

Sin embargo, ante la definición y medición de rasgos representativos de una función específica se presenta un problema: existen rasgos determinantes de funciones que son complicados de medir en términos de protocolos, recursos y tiempo. Por ello se ha trabajado con otros rasgos de más fácil medición, que son indicadores de los procesos y funciones de las especies. Al respecto, Walker y Langridge (2002) definen tipologías de rasgos: los rasgos “duros” como aquellos atributos de las plantas que determinan directamente las formas en las que estas plantas influyen funciones ecosistémicas; por ejemplo, bajas tasas de crecimiento, altas tasas de transpiración, alta reflexión de la radiación solar y otros; y rasgos “suaves” como aquellos atributos de la planta más fácilmente medibles que juntos, determinan estos atributos funcionales, como el tamaño de la planta, área específica foliar, color, nitrógeno y otros. Para Petchey y Gaston (2006), el uso de rasgos suaves reduce de gran forma el esfuerzo requerido para compilar información funcional.

Walker y Langridge (2002), realizando mediciones de la diversidad funcional en comunidades de plantas, concluyen que la diversidad en tipos funcionales de plantas contribuye a las funciones a nivel de ecosistema y que la diversidad de especies dentro de un grupo funcional confiere resiliencia en la función ecosistémica determinada. Poorter *et al.* (2008) estudiaron las correlaciones de algunos rasgos funcionales con tasas demográficas de especies vegetales y concluyen que los rasgos tamaño de semillas, área específica foliar, densidad de madera y altura del árbol adulto están significativamente correlacionados con tasas de crecimiento relativo y/o con tasas de mortalidad, sugiriendo relaciones directas o indirectas entre los mismos y las densidades poblacionales de las especies en una situación de cambio determinada. Wright *et al.* (2010) afirman que los rasgos funcionales tamaño de semillas, área específica foliar, densidad de madera y altura del árbol adulto son rasgos funcionales clave que determinan importantes funciones ecosistémicas de las especies vegetales y prueban sus hipótesis de que las tasas de crecimiento y mortalidad están

inversamente correlacionadas con estos rasgos y por tal razón son determinantes de las tasas demográficas de las especies.

Walker *et al.* (1999), afirman que las plantas más abundantes y menos abundantes pueden ser funcionalmente similares, y pertenecer al mismo gremio ecológico. También concluyen que debido a la diferencia entre especies dominantes y suprimidas en términos de respuesta a variables ambientales, serían las especies suprimidas o escasas las que contribuirían mayormente a la resiliencia del sistema ante el cambio.

2.5 El estudio de la dinámica del bosque como herramienta para el manejo forestal

De acuerdo a las afirmaciones de Ferrando *et al.* (2001), en una región como el Caribe centroamericano los disturbios naturales periódicos como los huracanes pueden ocasionar una secuela profunda en las existencias y dinámica del bosque. El conocimiento de dicha dinámica es esencial para planificar el manejo (Finegan *et al.*, 1993).

Louman *et al.* (2008) afirman que el hecho de conocer el potencial de los bosques comunitarios para establecer cuáles son los productos más promisorios y su abundancia, es uno de los aspectos a considerar para mejorar los beneficios derivados del manejo forestal comunitario, de tal forma que se pueda mejorar en forma continua el manejo del bosque y ajustarlo a las necesidades cambiantes del entorno y del mercado.

Sin embargo, existe una brecha entre el manejo de los bosques y la dinámica generada por fenómenos como los huracanes. Ferrando *et al.* (2001) afirman que la presencia de disturbios como los huracanes, si bien es conocida, no ha sido tomada en cuenta en la planificación del manejo del bosque, puesto que las decisiones silviculturales deben estar en función de las consecuencias de la perturbación.

Aunque Jonson (2008) indica que las comunidades indígenas han demostrado que son capaces de vivir del bosque sin destruirlo y lo único que requieren son técnicas y orientaciones adecuadas que les ayuden a desarrollar y potencializar las capacidades y habilidades para poder conservar y producir de manera que puedan aprovechar los recursos naturales y recibir

beneficios, actualmente los planes de manejo forestal de las comunidades indígenas de la zona afectada por el huracán Félix no contemplan factores relacionados con la dinámica generada por el huracán. Jonson (2008) también concluye que la forestería comunitaria es un modelo que contribuye a promover el desarrollo integral de las comunidades dueñas de los boques.

Respecto a las consideraciones técnicas que las comunidades deben tener para desarrollar planes de manejo forestal Louman *et al.* (2008) afirman que en ocasiones, el desafío no es tanto sobre los tratamientos silviculturales por aplicar, sino sobre la generación de la información adecuada para desarrollar tratamientos adecuados para la especie y el sitio.

3 ARTÍCULO 1

Caracterización funcional y abundancia de especies arbóreas en regeneración en el bosque impactado por el Huracán Félix

Palabras Clave: Región Autónoma del Atlántico Norte (RAAN), Huracán Félix, tipos funcionales de plantas, rasgos funcionales, mecanismos de recuperación, resiliencia, regeneración, abundancia.

Resumen

Entre los meses de febrero y agosto de 2011, tres años y medio después del paso del huracán Félix por los bosques de la costa atlántica nicaragüense, se llevó a cabo un estudio con el objeto de identificar mecanismos de respuesta de las especies forestales ante el huracán.

Se midieron cinco rasgos funcionales de respuesta al huracán en 26 especies arbóreas, en el bosque latifoliado afectado, ubicado en la comunidad de Santa Clara (RAAN, Nicaragua). El análisis multivariado mostró la agrupación de las especies en siete grupos funcionales de respuesta al huracán: 1. Especies adquisitivas longevas con maderas moderadamente suaves, alturas intermedias y semillas pequeñas; 2. Especies esbeltas con maderas moderadamente duras y semillas grandes; 3. Especies robustas con maderas duras y semillas medianas; 4. Especies de dosel superior con madera semidura, que rebrotan a partir de sus fustes quebrados; 5. Especie de dosel superior con semillas muy grandes y alta capacidad de rebrote; 6. Especies adquisitivas de vida corta con maderas suaves y escasa capacidad de rebrote; y 7. Especies de dosel superior, con maderas duras que utilizan el rebrote como estrategia de recuperación. Los rasgos más fuertemente relacionados con la respuesta de las especies ante el huracán resultaron ser capacidad de rebrote, densidad de madera, masa de semilla y tamaño del árbol adulto.

Se cuantificó la abundancia de las 26 especies seleccionadas en las categorías de brinzales, latizales, fustales y rebrotes para comprobar si los diferentes grupos funcionales de respuesta ante el huracán mostraban asociación con la abundancia en estas categorías y así validar las predicciones respecto a las estrategias de recuperación, logradas mediante el análisis de los rasgos medidos. Posteriormente, mediante técnicas estadísticas multivariadas se

demonstró que existe asociación entre los grupos funcionales de respuesta y la abundancia en las distintas categorías de tamaño, razón por la que se pudieron validar las predicciones realizadas respecto a la abundancia de los distintos grupos funcionales de respuesta al huracán en las categorías de brinzales, latizales, fustales y rebrotes. La regeneración no establecida (brinzales y latizales) fue más abundante que los fustales, y se observó que los rebrotes están localizados en ciertas especies y en ciertos individuos.

Summary

Between February and August 2011, three years and a half after Hurricane Felix in the forests of the Atlantic coast of Nicaragua, was carried out a study to identify mechanisms of forest species response to Hurricane.

Five functional traits of hurricane response were measured in 26 tree species in the broadleaf forest affected, located in Santa Clara community (RAAN, Nicaragua). Multivariate analysis showed the grouping of species into seven functional groups in response to the hurricane: 1. Acquisitive long-lived species with moderately soft wood, intermediate heights and small seeds, 2. Slender species with moderately hard wood and large seeds, 3. Robust species with hardwoods and medium-sized seeds, 4. Canopy species of semi-hard wood, that sprout from their broken stems, 5. Canopy species with large seeds and high regrowth capacity, 6. Acquisitive short-lived species with softwoods and low capacity of resprout, and 7. Canopy species, with hardwoods using regrowth as strategy to recovery. The traits most strongly associated with response to Hurricane was resprout capacity, wood density, seed mass and size of the adult tree.

We quantified the abundance of the 26 species selected in the categories of seedlings, saplings, upper-stem and resprout, to see if the different functional groups in response to Hurricane showed association with the abundance in these categories and thus validate predictions about strategies recovery, achieved by analyzing the traits measured. Subsequently, multivariate statistical techniques demonstrated an association between the functional groups of response and abundance in different size categories and that was the reason to validate the predictions made about the abundance of different functional groups in response to Hurricane in the categories of seedlings, saplings, upper-stem and resprout. The unestablished regeneration (seedlings and saplings) was more abundant than the upper-stem, and found that the sprouts are located in certain species and in certain individuals.

3.1 Introducción

La incidencia de huracanes en el Caribe y el Atlántico centroamericano es un fenómeno recurrente en escalas de tiempo reducidas y esta es la razón por la que se han convertido en permanentes motores de cambio en los ecosistemas boscosos de la región (Acosta *et al.*, 2001). El 4 de septiembre de 2007 el huracán Félix, de categoría 5, impactó la costa Caribe nicaragüense a 51 km al norte de Bilwi, capital de la Región Autónoma del Atlántico Norte (Miranda, 2009), alterando fuertemente la estructura de los bosques de la región y generando intensas y particulares dinámicas de recuperación.

Como algunos autores lo manifiestan (Boucher, 1990; Lugo *et al.*, 1983; Yih *et al.*, 1991), los ecosistemas tropicales se han adaptado a las perturbaciones por huracanes y la recuperación de los mismos es mucho más rápida que con otros eventos catastróficos; según Luna (2009), 20 años después del paso del huracán Joan por tierras nicaragüenses, la composición y estructura del bosque impactado son muy similares a las que se presentaban antes de la perturbación. Sin embargo es importante conocer el proceso de recuperación de los ecosistemas, la composición de especies en distintos intervalos de tiempo y los cambios progresivos generados por el proceso de sucesión después del huracán, ya que el conocimiento de la dinámica del bosque es esencial para planificar su manejo, sobre todo en zonas huracanadas, donde pueden existir profundas secuelas en la abundancia de especies (Ferrando *et al.*, 2001).

Según Díaz y Cabido (2001) los valores de rasgos funcionales de las plantas permiten hacer inferencia de procesos ecosistémicos, debido a que son fuertes indicadores de los mismos (Walker y Langridge, 2002); así la resiliencia y la resistencia de un ecosistema están fuertemente influenciadas por los rasgos funcionales de sus plantas (Díaz y Cabido, 2001). No obstante, los rasgos son indicadores que deben de ser validados (Poorter *et al.*, 2008). En el presente estudio se seleccionaron los rasgos capacidad de rebrote, tamaño del árbol adulto, densidad de madera, relación altura/diámetro y masa de semilla, para inferir acerca de la respuesta de 26 especies forestales ante el huracán y posteriormente se realizó un conteo de brinzales, latizales, fustales y rebrotes para conocer la abundancia de los grupos funcionales de respuesta al huracán en estas categorías.

El tamaño del árbol adulto es equivalente a la altura de la planta adulta y se refiere a la distancia más corta entre el límite superior de los tejidos fotosintéticos de la planta (altura hasta la que llega el follaje, sin contar ramas excepcionales, inflorescencias, frutos o semillas) y el nivel del suelo, expresada en metros. La altura de la planta está asociada con el vigor competitivo, la fecundidad y con los intervalos de tiempo que las especies utilizan para crecer entre perturbaciones (Cornelissen *et al.*, 2003).

La densidad de maderas es la relación de peso seco de una sección del fuste del árbol dividido entre el volumen verde de dicha sección. Un fuste denso provee la fortaleza estructural que el árbol necesita para mantenerse erguido y la durabilidad que necesita para vivir el tiempo suficiente (Cornelissen *et al.*, 2003).

La relación altura/diámetro es un indicador de la resistencia del árbol ante daños provocados por fuerzas mecánicas como el viento y es la determinante más importante de la seguridad mecánica de un árbol (Van Gelder *et al.*, 2006). Según Arias (2005), valores bajos de la relación altura/diámetro están relacionados con árboles que puedan ser más resistentes al efecto de fuertes vientos.

La masa de semilla es el peso seco de una semilla promedio de la especie, expresado en miligramos. Las semillas pequeñas tienden a ser dispersadas lejos de la planta madre, mientras que los recursos almacenados en las semillas grandes ayudan a la plántula a sobrevivir cerca de la planta madre y a establecerse ante los riesgos ambientales (Cornelissen *et al.*, 2003).

Cornelissen *et al.* (2003) definen la capacidad de rebrote como la capacidad relativa de una especie para formar nuevos retoños luego de la destrucción de la mayoría de su biomasa aérea, usando reservas de las partes basales o las que están bajo tierra y afirman que la capacidad de rebrotar de la planta luego de la destrucción de la mayoría de su biomasa aérea, es un rasgo importante para su persistencia en ecosistemas con perturbaciones mayores.

La investigación intentó determinar patrones de respuesta al huracán de las especies forestales y mostrar un panorama general de la regeneración poshuracán en la zona de estudio. Apoyados en el enfoque de la ecología funcional se hicieron inferencias sobre los tipos de vegetación más abundantes actualmente en el bosque huracanado y el proceso de sucesión desarrollado después de la perturbación. Mediante el estudio de abundancia, se determinaron

las especies y grupos de especies más abundantes en las distintas categorías de tamaño y se validaron las predicciones realizadas respecto a las estrategias de recuperación de las especies.

3.2 Metodología

3.2.1 Descripción del área de estudio

La Región Autónoma del Atlántico Norte (RAAN) se sitúa en la parte este de Nicaragua con una extensión territorial de 33.105,98 km². Comprende los municipios de Waspam, Puerto Cabezas, Rosita, Bonanza, Waslala (adscrito administrativamente a Matagalpa), Siuna, Prinzapolka y Mulukukú (Figura 1). La principal ciudad de la RAAN es Bilwi, cabecera del municipio de Puerto Cabezas y sede del Consejo y Gobierno Regional Autónomo. El número de habitantes de la región es de 314.130, con una densidad poblacional de 9,5 habitantes por km². Esta población es multicultural, constituida así: 42% mestizos, 40% miskitos, 10% creoles y 8% en los sumu-mayangna (McClellan y Williamson, 2010).

El proyecto Corredor Biológico del Atlántico (2003) en su plan de desarrollo comunitario de Awastigni, una de las zonas más afectadas por el huracán, expone que en el área los suelos son en su totalidad de vocación forestal y que se distinguen básicamente dos tipos de formaciones vegetales: el área de pinares con suelos no aptos para la agricultura; y el área de bosque húmedo tropical, zona en la que las comunidades desarrollan sus actividades agrícolas de subsistencia. La zona corresponde a la de trópico húmedo con precipitaciones que oscilan entre los 2.500 y 3.500 mm anuales, con dos períodos estacionales poco definidos, siendo los meses más lluviosos julio, septiembre y octubre y los meses menos lluviosos febrero y marzo (Proyecto corredor biológico del Atlántico, 2003) y registra una temperatura



Figura 1. Ubicación de la Región Autónoma del Atlántico Norte (Nicaragua).FUENTE: Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales INETER.

media anual de 23,2 °C, siendo el mes más cálido abril con 25,2 °C (MASANGNI, 2010). La zona en su mayoría es plana con elevaciones de 0 a 500 m (Miranda, 2009). Su posición geográfica, su geomorfología y su hidrología, sumados a la situación socioeconómica de los habitantes, convierten a la RAAN en una de las zonas más vulnerables a huracanes y tormentas tropicales de Nicaragua (Kreimann, 2010). Los bosques latifoliados de la zona se encuentran constantemente afectados por extracción maderera, incendios forestales, agricultura migratoria y el avance de la frontera agrícola desde los municipios de Bonanza y Rosita (Proyecto corredor biológico del Atlántico, 2003).

Según la evaluación de daños al ecosistema forestal ocasionados por el Huracán Félix, de octubre de 2007, en la RAAN fueron afectadas 1.166.579 ha, y se identificó como área de alta afectación una superficie de 512.165 ha, de las cuales se afectó de forma directa 951 ha de bosque de pinares y 509.813 ha de bosque latifoliado.

3.2.2 *Caracterización de suelos*

Se realizó la caracterización de suelos en tres fases: caracterización del paisaje (tipo de paisaje, pendiente, topografía drenaje); caracterización morfológica del suelo (color en condición húmeda, textura, fragmentos de roca, estructura, consistencia), para lo cual se tomaron muestras en una profundidad de hasta 30 cm en 12 parcelas distribuidas por el área de estudio (Figura 2); y caracterización química (pH, acidez, calcio, magnesio, potasio, fósforo y carbono), para lo cual se analizaron las muestras de los primeros 30 cm de suelo colectadas en las parcelas, en el laboratorio de suelos del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

La topografía de la zona de estudio es casi plana, con pendientes menores del 2%. Los suelos se formaron en depósitos aluviales y generalmente presentan el nivel freático a una profundidad de aproximadamente 30 cm durante la época de lluvias. Por lo tanto, se encuentran saturados por agua durante períodos prolongados. El grado de estructura de los suelos en su capa superficial varía de débil a fuerte, con agregados en bloques angulares y subangulares, encontrando suelos macizo-porosos. La consistencia, en mojado, en algunos sectores es adherente y plástica (lo cual indica problemas de drenaje). La textura más común es franco arcillo limosa y según la tabla Munsell, la mayoría de estos suelos presenta colores en la gama 10YR con algunos moteados grises y anaranjados, indicadores de problemas de drenaje, y algunas manchas rojas indicadoras de concreciones de hierro. El análisis químico de los 30 cm superficiales de suelo indica que son suelos muy ácidos, con bastante aluminio, pobres en bases y fósforo. El Cuadro 2 muestra los valores de las variables, obtenidos mediante los análisis químicos de suelos realizados en el laboratorio de CATIE.

Cuadro 2. Valores de las variables de suelo para la zona de estudio. Los números de identificación 1 a 8 corresponden a las 12 parcelas muestreadas (en algunos casos las muestras fueron mezcladas debido a su homogeneidad)

No.		Identificación	Prof.	pH	Acidez	Ca	Mg	K	P	C
Lab.			(cm)	H ₂ O	-----cmol(+)/l-----				mg/l	%
LS11-	1947	1	0-30	4,84	1,80	2,08	1,18	0,25	2,6	2,56
LS11-	1948	2	0-30	4,92	2,52	0,49	0,87	0,26	2,2	2,28
LS11-	1949	3	0-30	4,70	2,70	1,01	1,08	0,13	1,4	2,90
LS11-	1950	4	0-30	5,23	0,59	1,56	2,31	0,16	1,4	2,02
LS11-	1951	5	0-30	4,61	2,81	0,26	0,49	0,12	1,5	2,07
LS11-	1952	6	0-30	5,23	1,08	4,41	2,10	0,22	1,1	1,89
LS11-	1953	7	0-30	4,90	4,25	0,44	1,03	0,27	2,1	1,90
LS11-	1954	8	0-30	4,98	0,91	1,88	1,68	0,28	1,9	3,22

3.2.3 Medición de Rasgos

3.2.3.1 Selección de Especies

Dado que el objetivo del estudio fue caracterizar la resiliencia ante la perturbación y no procesos ecosistémicos continuos como captura de carbono y/o ciclaje de nutrientes, no se utilizó la hipótesis de razón de biomasa (Cornelissen *et al.*, 2003) para seleccionar las especies del estudio sino que se seleccionaron especies representativas de los gremios ecológicos presentes en los bosques de referencia de la zona. Según Pérez (2000) los principales gremios identificados en bosques de la zona de trabajo son heliófitas de vida corta, heliófitas durables, esciófitas y especies de tolerancia intermedia a la sombra. Se midieron rasgos en 26 de las especies más representativas en la zona de estudio, incluyendo aquellas que presentan mayor importancia para las comunidades indígenas y para las empresas madereras de la zona (Anexo 2).

3.2.3.2 Selección de Individuos

Siguiendo el protocolo para la medición de rasgos funcionales de Cornelissen *et al.* (2003), los rasgos funcionales de interés fueron medidos en árboles robustos y bien desarrollados, localizados en ambientes bien iluminados, preferiblemente sin sombra. Fueron excluidos del muestreo los individuos fuertemente afectados por herbívoros o patógenos.

Los individuos medidos se seleccionaron de áreas aledañas e independientes a las parcelas que se delimitaron para el estudio de regeneración en la comunidad de Santa Clara. Se hizo necesario seleccionar otro sector huracanado para el muestreo de rasgos pues en Santa Clara no se encontraron los individuos suficientes con características deseables para la medición de los mismos. Así, el sitio adicional seleccionado fue el bosque huracanado de la comunidad de Moss, localidad distanciada 10 km de Santa Clara y que presenta características topográficas y edáficas similares.

3.2.3.3 Selección y Medición de Rasgos

Se definieron previamente los caracteres funcionales de las especies forestales que más puedan relacionarse con su respuesta a la perturbación por huracanes. Así, los rasgos funcionales seleccionados y métodos (Cornelissen *et al.*, 2003) para medir en los individuos muestreados son:

3.2.3.3.1 Tamaño del árbol adulto

De cada especie seleccionada se estimó la altura total de 3 árboles adultos y se promediaron para obtener el dato de la especie. Previamente se realizaron mediciones con clinómetro para ajustar la estimación del observador. Inicialmente se realizó la medición de árboles completos en el bosque (5 especies). En los casos en los que no se encontraron individuos completos (la mayoría fueron partidos por el huracán) se consultó bibliografía especializada (Wright *et al.*, 2010 para 9 especies; Jiménez *et al.*, 2011 para 9 especies; Chan, 2010 para 2 especies; Barrance *et al.*, 2003 para 1 especie).

3.2.3.3.2 Densidad de madera

Se seleccionaron tres individuos por especie que fueron barrenados a 1,3 m de altura con barreno de 5,15 mm de diámetro, se obtuvieron muestras de aproximadamente 10 cm de largo, a excepción de las especies muy duras como *Tabebuia guayacan* y *Dialium guianense*, en las cuales se extrajeron muestras de 4 centímetros de largo aproximadamente. Los individuos que presentaron gambas de gran tamaño u otro tipo de adaptaciones morfológicas que impidieran tomar la muestra a 1,3 m de altura fueron barrenados en una sección del fuste libre de estas. Las muestras fueron almacenadas en pajillas y bolsas plásticas herméticamente selladas y debidamente codificadas.

El volumen verde fue calculado con el método dimensional de desplazamiento de agua (Williamson y Wiemann, 2010). Según Chain (2011), este método requiere la inmersión de la muestra fresca de madera en un recipiente con agua colocado sobre una balanza electrónica de precisión 0,01 gr. La muestra de madera fue sumergida en el agua con la ayuda de una aguja o aguja de disección de volumen prácticamente cero. El volumen de la madera fue leído de manera exacta en la balanza como la masa del agua desplazada. Posteriormente las muestras se secaron en horno a 100 °C por 48 horas y se obtuvo su peso seco.

3.2.3.3.3 *Relación altura diámetro*

Se utilizó el rasgo ya medido de tamaño del árbol adulto, razón por la que se trabajó en muchos casos (árboles completos), con los mismos individuos utilizados para la medición de ese rasgo. Posteriormente se realizó la medición del diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada árbol con cinta diamétrica y se hizo la relación entre las dos variables en sus unidades originales de medida (m/cm).

3.2.3.3.4 *Masa de semillas*

Inicialmente se recolectaron semillas de tres especies en el bosque de estudio. Debido al escaso número de especies con semilla, encontradas en la zona de estudio se recurrió a varias fuentes: en primera instancia al Banco de semillas de INAFOR en Puerto Cabezas, que suministró semillas de cuatro especies. En Wright *et al.* (2010) se consultó el peso de semillas de ocho especies. En CATIE (2000) se consultó el peso de semilla de tres especies. En Barrance *et al.* (2003) se consultó el peso de semilla de tres especies. En Durigan *et al.* (1997), Martínez (2006), Jiménez *et al.* (2011), Centro de mejoramiento genético y banco de semillas forestales de Nicaragua (1992) y Rodríguez *et al.* (2009) se consultaron datos de una especie en cada referencia.

Para la medición se removieron todos los accesorios de la semilla (alas, pulpa del fruto y otros), teniendo cuidado de no remover parte de la semilla. Posteriormente se secaron las semillas a 100 °C por 48 horas, verificando que no conservaran humedad al momento de ser pesadas.

3.2.3.3.5 *Capacidad de Rebrote*

Basados en la metodología de *Cornelissen et al.* (2003), que sugiere aplicar el protocolo dentro de los cinco años siguientes a la perturbación, este bosque se encuentra en un período apropiado para evaluar la capacidad de rebrote. Para cada especie se ubicaron cinco árboles adultos, de los cuales, la mayoría posible (al menos el 75%) de la biomasa aérea viva fue destruida, incluida la totalidad de la copa. Se estimó el porcentaje promedio de biomasa aérea destruida entre estas plantas comparándolas con plantas adultas no dañadas de las mismas especies. Se multiplicó este porcentaje por el porcentaje de plantas rebrotadas dentro de los cinco individuos seleccionados y se dividió en 100 para obtener la “capacidad de rebrote” (medida en un rango de 0 a 100). En los casos en que no se pudo encontrar al menos 5 árboles de una especie con el nivel de daño requerido se le dio a la especie un valor de 50 si era observado algún rebrote. Para *Tabebuia guayacan*, *Cecropia insignis*, *Schefflera morototoni* y *Byrsonima crassifolia*, especies en las que no fue observado rebrote, se recurrió a revisión de literatura (*Zimmerman et al.*, 1994) para confirmar si en realidad la especie no rebrota o simplemente no había sido suficientemente afectada. La revisión de esta fuente bibliográfica confirmó que todas estas especies cuentan con capacidad de rebrote, aunque en algunos casos sea muy baja.

3.2.4 *Grupos funcionales*

Para la definición de grupos funcionales de respuesta al huracán se procesaron los registros de los rasgos funcionales por especie en el software estadístico InfoStat versión 2011 (*Di Rienzo et al.*, 2011). Se utilizaron diversas técnicas de Análisis multivariado para interpretar el comportamiento de las especies estudiadas ante la perturbación causada por el huracán Félix.

Mediante la técnica de análisis de conglomerados, utilizando el método de Ward y la distancia euclídea (para variables cuantitativas) se definieron los grupos funcionales de respuesta ante el huracán, conformados por las especies estudiadas. Los 7 grupos funcionales quedaron discriminados a un cuarto de la distancia euclídea total (3,75). Posteriormente se realizó una Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) mediante la prueba de comparación de vectores medios de Hotelling, para confirmar que los grupos funcionales eran estadísticamente diferentes con un nivel de significación de 0,05.

Se realizó un Análisis de componentes principales (ACP) con datos estandarizados que permitió examinar las relaciones de los rasgos medidos con las especies y grupos funcionales de estudio. Fueron evaluadas las correlaciones entre rasgos funcionales mediante los coeficientes de correlación de Spearman. Posteriormente se utilizó la técnica de Análisis discriminante (AD) para establecer cuáles fueron las variables que determinaron el comportamiento de los grupos y poder pronosticar a qué grupo se asignarán otras especies del bosque huracanado no incluidas en el estudio.

3.2.5 Abundancia

Se cuantificó mediante conteos en parcelas, la abundancia de brinzales, latizales, fustales y rebrotes de las especies forestales seleccionadas. Fueron establecidas entonces 12 parcelas en dos transectos (Anexo 6), cada una con dimensiones de 20 m × 50 m (0,1 ha). Para contribuir a la independencia de las observaciones las parcelas estuvieron separadas entre 250 m y 300 m, según las condiciones topográficas del punto de ubicación.

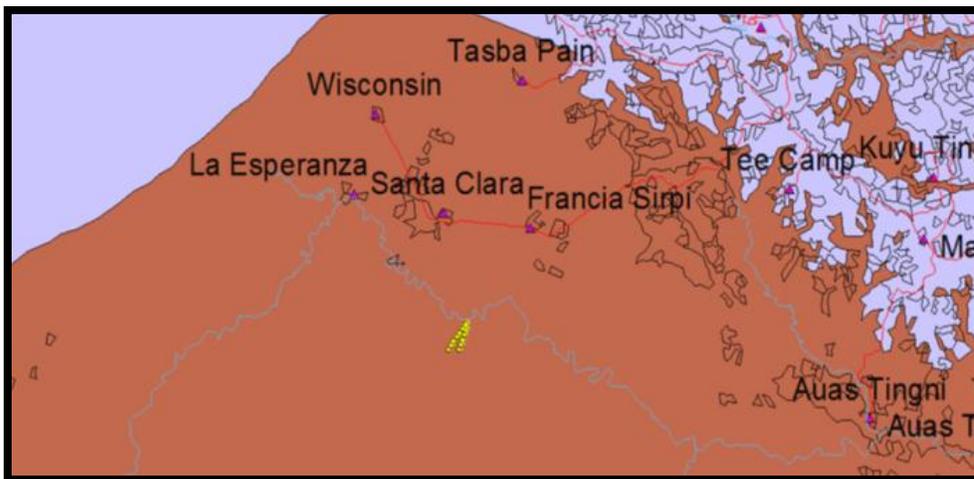


Figura 2. Ubicación de las parcelas. El color marrón representa alta afectación por el huracán y el color lila baja afectación. Los puntos amarillos representan las 12 parcelas establecidas en el bosque huracanado (comunidad de Santa Clara) Adaptado de Plan General de Manejo Forestal Santa Clara, MASANGNI 2010.

La definición de las categorías de tamaño fue una adaptación de la propuesta por Pinelo (2000, 2004):

Fustales: individuos arbóreos con dap (diámetro a la altura del pecho, 1,3 m) igual o superior a 10 cm

Latizales: individuos arbóreos con dap superiores a 5 cm e inferiores a 10 cm

Brinzales: individuos arbóreos con dap inferiores a 5 cm y altura entre 0,3 y 1,5 m

Rebrotos: individuos que se regeneraron a partir de ramas de árboles caídos.

La abundancia de fustales y rebrotos se cuantificó en toda la parcela, mientras que la abundancia de brinzales y latizales se cuantificó en la mitad de la parcela, es decir, en una subparcela de 20 m × 25 m. En los formularios de campo se registraron las variables altura, dap, y si el individuo era planta de semilla o rebrote, para cada uno de los individuos presentes de las especies seleccionadas.

3.2.5.1 Identificación Botánica

Se colectaron muestras de las especies estudiadas que posteriormente fueron enviadas al herbario de la Universidad de León (HULE) para su correspondiente identificación taxonómica.

3.2.6 Relaciones entre abundancia de especies y grupos funcionales

Inicialmente se graficó, mediante un diagrama de dispersión, la abundancia de las especies para cada categoría de tamaño (brinzales, latizales, fustales, rebrotos), en relación con su posición en el espacio multivariado de los distintos rasgos funcionales, en el cual los ejes X y Y son las componentes principales 1 y 2 respectivamente, y el tamaño del punto representa la abundancia de la especie (Figura 6). Se determinaron y graficaron correlaciones significativas ($p < 0,05$) entre los rasgos medidos y la abundancia en las distintas categorías, mediante el coeficiente de correlación de Spearman (las variables dependientes no presentaron normalidad). Finalmente, para explorar y probar la hipótesis del estudio, según la cual los grupos funcionales están relacionados con la abundancia en diferentes categorías se realizó un Análisis de correspondencia y su Tabla de contingencia respectiva con los grupos y las categorías de tamaño como criterios de clasificación y la abundancia expresada como frecuencia. Mediante gráficos de barras se ilustró la abundancia de cada grupo funcional en las distintas categorías de tamaño.

3.3 Resultados

3.3.1 Rasgos

El Análisis de la varianza multivariado realizado para comprobar la diferencia estadística de los grupos funcionales, también permitió observar los valores medios de los rasgos para cada uno de ellos. El valor del rasgo masa de semilla presenta un valor muy alto en el grupo 7 (Especie *Carapa guianensis*) respecto a los demás. Los grupos funcionales de especies adquisitivas presentan bajos valores de densidad de madera y capacidad de rebrote respecto a los otros grupos, razón que hace suponer que los grupos *Especies esbeltas*, *Especies Robustas*, *Especies que rebrota con maderas semiduras*, *Especies que rebrotan con maderas duras* y *Especie de semillas muy grande* son de tipo conservador, es decir especies que perduran por mucho más tiempo en el bosque, toleran la sombra y tienen tasas de crecimiento más lentas que las adquisitivas.

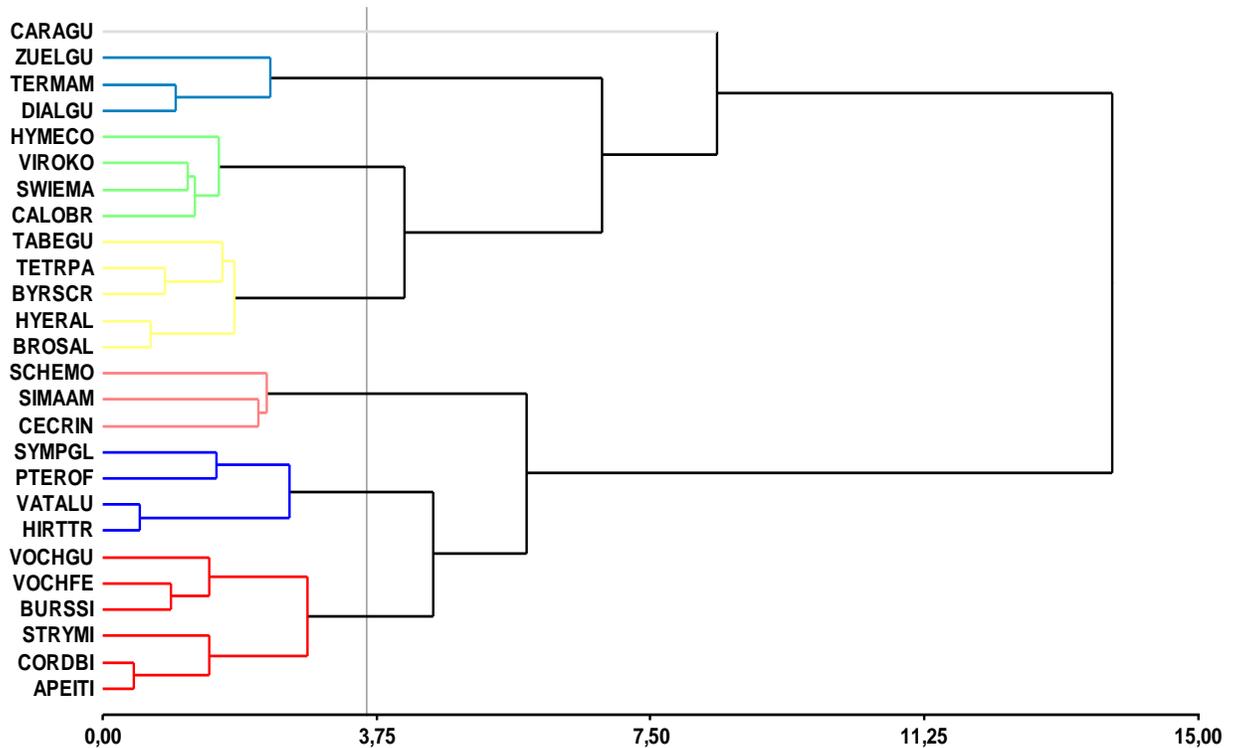
Cuadro 3. Valores medios de los rasgos para cada tipo funcional definido. DM: Densidad de madera, H/D: Relación altura/diámetro, Hmax: Tamaño del árbol adulto, MS: masa de semilla, CR: Capacidad de rebrote

Grupo Funcional	DM	H/D	Hmax	MS	CR	n
Adq. Longevas	0,38	0,66	29,50	0,06	0,50	6
Adq. v. corta	0,31	1,02	25,40	0,05	0,32	3
Esbeltas	0,53	0,84	25,68	0,70	0,55	4
Robustas	0,62	0,61	33,86	0,26	0,60	5
Rebrotan m. semiduras	0,53	0,72	40,00	1,99	0,78	4
Rebrotan m. duras	0,60	1,01	40,00	0,14	0,92	3
Semilla muy grande	0,54	0,73	50,00	24,34	1,00	1

3.3.2 Grupos funcionales

El agrupamiento mediante el método de Ward presenta una correlación cofenética de 0,467, valor que en este caso describe un buen agrupamiento de las especies, comparado con otros métodos como Encadenamiento promedio o Encadenamiento simple (Balzarini *et al.*, 2008). Las especies del bosque huracanado se conglomeraron en 7 grupos funcionales (Figura 3). En el orden del dendrograma, el primer grupo está conformado únicamente por la especie *Carapa guianensis*, que se caracteriza principalmente por ser un árbol de dosel, típico de bosques húmedos de la zona Atlántica y posee semillas muy grandes, alta capacidad de rebrote y gran tamaño del árbol adulto (altura máxima). El segundo grupo funcional está formado por

las especies *Zuelania guidonia*, *Terminalia amazonia* y *Dialium guianense*, especies cuyas características principales son sus maderas moderadamente pesadas y su alta capacidad de rebrote, lo que las posiciona como especies aventajadas para enfrentar un huracán mediante la estrategia del rebrote. El tercer grupo funcional está conformado por las especies *Hymenaea courbaril*, *Virola koschnyi*, *Swietenia macrophylla* y *Calophyllum brasiliense*, especies que poseen maderas semiduras, alturas considerables y buena capacidad de rebrote. El cuarto grupo funcional está conformado por las especies, *Tabebuia guayacan*, *Tetragastris panamensis*, *Byrsonima crassifolia*, *Hyeronima alchorneoides* y *Brosimum alicastrum*, especies que poseen maderas duras, alturas y diámetros considerables, lo que las presenta como especies que pueden resistir las fuerzas mecánicas del viento y sobrevivir en pie al huracán sin mayores daños. El quinto grupo funcional está conformado por las especies *Schefflera morototoni*, *Simarouba amara* y *Cecropia insignis*, que son especies adquisitivas de vida corta que posiblemente aprovecharon con rapidez los claros generados por el huracán para desarrollarse (Ferrando et al., 2001), pero que poco a poco irán perdiendo su vigor competitivo dentro del nuevo bosque, dando lugar al desarrollo de especies longevas tolerantes a la sombra, además son especies de escaso valor comercial. El sexto grupo funcional está conformado por las especies *Symphonia globulifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Vatairea lundellii*, *Hirtella triandra*, que son especies tolerantes a la sombra, de maderas moderadamente duras, semillas relativamente grandes, que en su mayoría resisten al huracán en pie, pero con un moderado daño en sus copas. Finalmente el séptimo grupo funcional está formado por las especies *Vochysia guatemalensis*, *Vochysia ferruginea*, *Bursera simaruba*, *Stryphnodendron microstachyum*, *Cordia bicolor* y *Apeiba tibourbou*, que son especies adquisitivas longevas, de madera moderadamente suave, semillas pequeñas que responden al huracán mayormente por reclutamiento de sus individuos juveniles y germinación de sus semillas en estado de latencia. Los grupos que no presentan capacidad de rebrote que les ayude a recuperarse ante el huracán son el quinto y el séptimo (Figura 3).



CARAGU *Carapa guianensis*, *ZUELGU* *Zuelania guidonia*, *TERMAM* *Terminalia amazonia*, *DIALGU* *Dialium guianense*, *HYMECO* *Hymenaea courbaril*, *VIROKO* *Viola koschnyi*, *SWIEMA* *Swietenoa macrophylla*, *CALOBR* *Calophyllum brasiliense*, *TABEGU* *Tabebuia guayacan*, *TETRPA* *Tetragastris panamensis*, *BYRSCR* *Byrsonima crassifolia*, *HYERAL* *Hyeronima alchorneoides*, *BROSAL* *Brosimum alicastrum*, *SCHEMO* *Schefflera morototoni*, *SIMAAM* *Simarouba amara*, *CECRIN* *Cecropia insignis*, *SYMPGL* *Symphonia globulifera*, *PTEROF* *Pterocarpus officinalis*, *VATALU* *Vatairea lundellii*, *HIRTRR* *Hirtella triandra*, *VOCHGU* *Vochysia guatemalensis*, *VOCHF* *Vochysia ferruginea*, *BURSSI* *Bursera simaruba*, *STRYMI* *Stryphnodendron microstachyum*, *CORDBI* *Cordia bicolor*, *APEITI* *Apeiba tibourbou*.

Figura 3. Análisis de Conglomerados diferenciando siete grupos funcionales de respuesta al huracán.

El análisis de la varianza multivariado (Anexo 3) muestra que los siete tipos funcionales son estadísticamente diferentes, razón por la cual se asume que presentan una respuesta diferente ante el huracán, determinada por la combinación de sus atributos funcionales.

Cuadro 4. Definición y composición de especies de cada grupo funcional

CONGLOMERADO	NOMBRE	COMPOSICIÓN
Tipo Funcional 1	Especies adquisitivas longevas que se recuperan principalmente por liberación de la regeneración avanzada	<i>Vochysia guatemalensis</i> , <i>Vochysia ferruginea</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>Stryphnodendron microstachyum</i> , <i>Cordia bicolor</i> , <i>Apeiba tibourbou</i>
Tipo Funcional 2	Especies adquisitivas de vida corta que se regeneran por semilla, aprovechando los claros generados por el huracán	<i>Schefflera morototoni</i> , <i>Simarouba amara</i> y <i>Cecropia insignis</i>
Tipo Funcional 3	Especies esbeltas que resisten al huracán, con maderas moderadamente duras y semillas grandes	<i>Symphonia globulifera</i> , <i>Pterocarpus officinalis</i> , <i>Vatairea lundellii</i> , <i>Hirtella triandra</i>
Tipo Funcional 4	Especies robustas que resisten al huracán, con maderas duras y semillas medianas y pequeñas	<i>Tabebuia guayacan</i> , <i>Tetragastris panamensis</i> , <i>Byrsonima crassifolia</i> , <i>Hyeronima alchorneoides</i> y <i>Brosimum alicastrum</i>
Tipo Funcional 5	Especies de madera semidura que rebrotan a partir de sus fustes quebrados	<i>Hymenaea courbaril</i> , <i>Viola koschnyi</i> , <i>Swietenia macrophylla</i> y <i>Calophyllum brasiliense</i>
Tipo Funcional 6	Especies que utilizan el rebrote como estrategia de recuperación, poseen maderas duras	<i>Zuelania guidonia</i> , <i>Terminalia amazonia</i> y <i>Dialium guianense</i>
Tipo Funcional 7	Especie que presenta altos valores de masa de semilla, capacidad de rebrote y altura máxima	<i>Carapa guianensis</i>

El Análisis de Componentes Principales mostró, mediante el gráfico biplot (Figura 4), la ubicación de las especies en el espacio de los rasgos, para así explorar las asociaciones existentes entre ellos. Este Análisis de Componentes Principales explicó una variabilidad del 68% con las dos primeras componentes. Sumado a esto, y teniendo en cuenta que se trabajó con datos estandarizados, el autovalor de la tercera componente fue menor que uno, lo que confirma la conveniencia de trabajar con las dos primeras (Balzarini *et al.*, 2008). Los rasgos que más variabilidad explicaron en la primera componente fueron capacidad de rebrote, altura máxima, masa de semillas y densidad de madera, por tal razón representa un espectro ecológico entre especies de gran altura máxima, semillas grandes, alta densidad de madera y alta capacidad de rebrote (*Especies que rebrotan*) y especies con valores bajos para estos rasgos (*Especies Adquisitivas de vida corta*). El rasgo relación altura/diámetro explica casi la totalidad de la variabilidad en la segunda componente y muestra un espectro entre especies esbeltas y especies robustas.

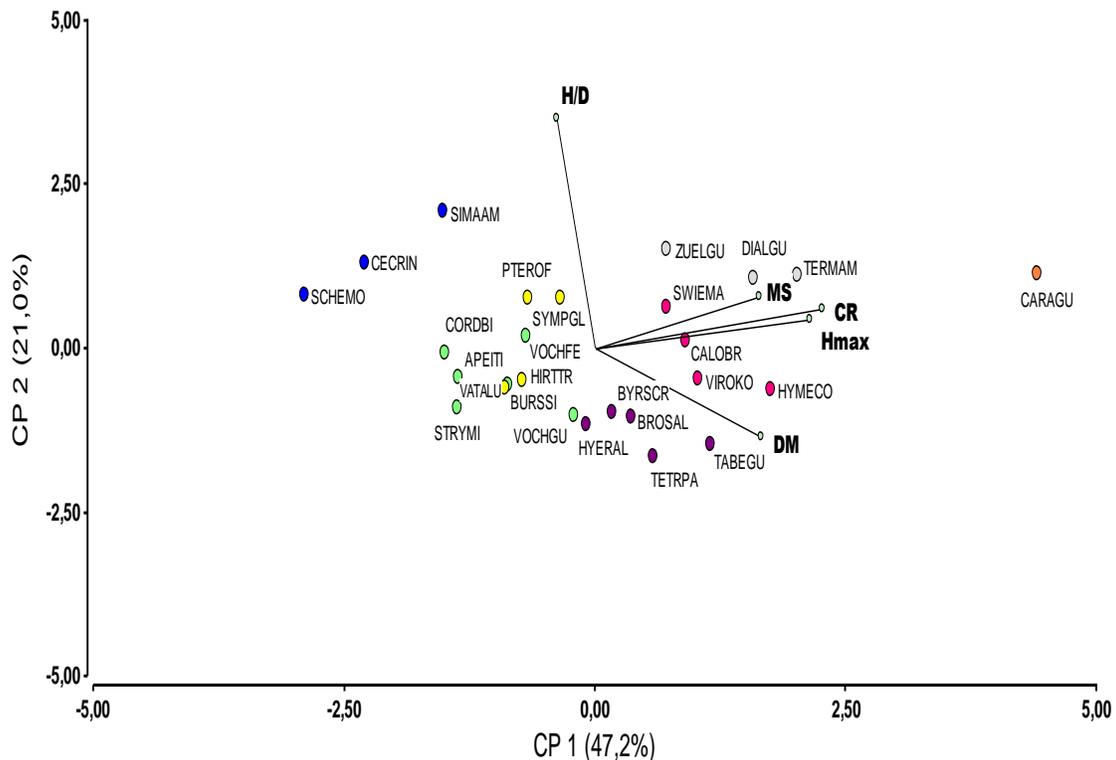


Figura 4. Componentes Principales. Biplot muestra las relaciones entre especies y rasgos funcionales. Los grupos funcionales están indicados con diferente color del punto. Azul: adquisitivas vida corta; Verde: adquisitivas longevas; Amarillo: esbeltas; Morado: robustas; Rosado: Rebrotan maderas semiduras; Gris: rebrotan maderas duras; Naranja: semilla muy grande

Cuadro 5. Autovalores para cada una de las variables en el Análisis de Componentes principales

Datos estandarizados

Autovalores

Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum
1	2,36	0,47	0,47
2	1,05	0,21	0,68
3	0,88	0,18	0,86
4	0,47	0,09	0,95
5	0,25	0,05	1,00

Autovectores

Variables	e1	e2
DM	0,42	-0,34
H/D	-0,10	0,90
Hmax	0,55	0,11
MS	0,42	0,20
CR	0,58	0,16

Correlación cofenética= 0,939

La Figura 4 muestra que *Carapa guianensis* presentó, con gran diferencia, los mayores valores para el rasgo masa de semillas, por esta razón no estuvo asociada con ninguna otra especie. Gráficamente se exploró la estrecha relación entre los rasgos altura máxima, capacidad de rebrote y masa de semillas, y a su vez la independencia de estos con el rasgo relación altura/diámetro, lo que se comprobó con el coeficiente de correlación de Spearman para estos pares de rasgos (Anexo 4). Existió una relación inversa entre el rasgo densidad de madera y el rasgo relación altura/diámetro; posiblemente las especies con maderas más pesadas desarrollan un mayor diámetro por su longevidad y demás características, lo que induce bajos valores en la relación altura/diámetro, definiendo así las tipologías de esbeltas (alta relación H/D) y robustas (baja relación H/D). Como es natural, se observó también la agrupación de las especies de un mismo tipo funcional, sin embargo, en la mayoría de los casos, estos grupos presentaron continuidad en el espacio multivariado, haciendo complicado determinar límites claros entre ellos y diferenciarlos completamente.

Respecto a las asociaciones de los tipos funcionales de respuesta al huracán con los rasgos, se observa la relación de los tipos funcionales de especies que rebrotan con los rasgos capacidad de rebrote, masa de semillas y altura máxima. Se observa la asociación de los grupos adquisitivas a valores bajos de densidad de madera, capacidad de rebrote y altura máxima y a valores intermedios y altos en la relación altura/diámetro.

Para realizar el Análisis Discriminante Canónico (Figura 5, Cuadro 6) no se tuvo en cuenta el grupo funcional conformado por una sola especie. Se generaron 4 funciones discriminantes o ejes canónicos, debido a que hay cinco rasgos funcionales (variables) de estudio. Sin embargo, se observa que los dos primeros ejes canónicos explicaron el 88,94% de la variación entre grupos, razón por la cual se realizó la discriminación con las funciones correspondientes a estos ejes.

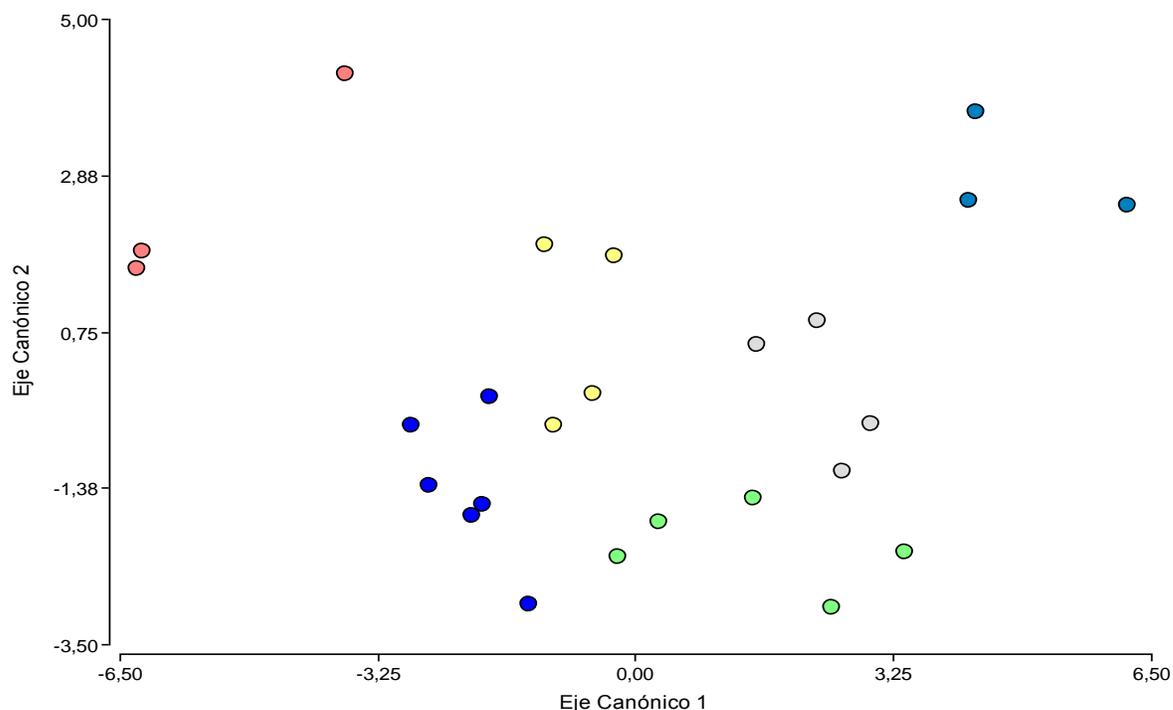


Figura 5. Representación de observaciones multivariadas en seis grupos (el grupo 7 no hizo parte del análisis por tener una sola observación), en el espacio discriminante conformado por los ejes canónicos 1 y 2 del Análisis discriminante. Puntos rojos: especies adquisitivas de vida corta; Puntos azul oscuros: especies adquisitivas longevas; Puntos amarillos: especies esbeltas; Puntos verdes: especies robustas; Puntos grises: especies que rebotan, maderas semiduras; Puntos azul claros: especies que rebotan, maderas duras.

La primera función discriminante es

$$F = -12,32 + 9,33(DM) - 0,99(H/D) + 0,05(Hmax) - 0,27(MS) + 11,43(CR)$$

Según la primera función discriminante estandarizada por las varianzas comunes, el rasgo funcional más importante en la discriminación sobre este eje canónico es capacidad de rebrote.

La segunda función discriminante es

$$F = -8,98 - 1,47(DM) + 11,5(H/D) - 0,01(Hmax) + 0,24(MS) + 1,65(CR)$$

De acuerdo a la segunda función discriminante estandarizada por las varianzas comunes, el rasgo funcional más importante en la discriminación sobre este eje canónico es la relación altura/diámetro. La tabla de clasificación cruzada (Cuadro 6) señaló que las 25 especies estuvieron bien clasificadas en los grupos funcionales definidos mediante el Análisis de Conglomerados, por lo que no se presenton tasas de error de clasificación en ningún grupo.

Cuadro 6. Autovalores y coeficientes obtenidos mediante análisis discriminante canónico

Autovalores de Inv(E)H

Autovalores	%	% acumulado
11,61	64,65	64,65
4,36	24,29	88,94
1,19	6,61	95,55
0,65	3,62	99,17
0,15	0,83	100,00

Funciones discriminantes canónicas

	1	2	3	4
Constante	-12,32	-8,98	-2,48	-1,48
DM	9,33	-1,47	9,52	6,43
H/D	-0,99	11,50	1,65	1,61
Hmax	0,05	-0,01	-0,05	-0,03
MS	-0,27	0,24	-0,81	1,03
CR	11,43	1,65	-2,62	-4,35

Funciones discriminantes - datos estandarizados con las varianzas comunes

	1	2	3	4
DM	0,64	-0,10	0,66	0,44
H/D	-0,09	0,99	0,14	0,14
Hmax	0,33	-0,06	-0,28	-0,16
MS	-0,21	0,18	-0,64	0,81
CR	0,87	0,13	-0,20	-0,33

Tabla de clasificación cruzada

Grupo	1	2	3	4	6	7	Total	Error(%)
1	6	0	0	0	0	0	6	0,00
2	0	4	0	0	0	0	4	0,00
3	0	0	5	0	0	0	5	0,00
4	0	0	0	4	0	0	4	0,00
6	0	0	0	0	3	0	3	0,00
7	0	0	0	0	0	3	3	0,00
Total	6	4	5	4	3	3	25	0,00

3.3.3 Abundancia

Los diagramas de dispersión (Figura 6) muestran las especies más abundantes para cada categoría de tamaño en el espacio multivariado de los rasgos (componentes principales). Las especies más abundantes en las categorías de brinzales y latizales fueron *Symphonia globulifera*, *Calophyllum brasiliense*, *Vochysia guatemalensis* y *Vochysia ferruginea*, las cuales presentan un comportamiento funcional similar respecto a la primera componente; mientras que las especies más abundantes como fustales (*Zuelania guidonia*, *Hirtella triandra* y *Carapa guianensis*) y como rebrotes (*Terminalia amazonia* y *Zuelania guidonia*) presentan un comportamiento funcional similar respecto a la segunda componente. La especie *V. ferruginea* presentó las mayores abundancias en brinzales y latizales, lo que pudo ser resultado de la liberación de su regeneración avanzada después del paso del huracán.

De acuerdo a los resultados obtenidos, la respuesta de las especies ante el huracán puede ser diferenciada, en términos generales, en tres clases: grupos que reclutan su regeneración avanzada y nuevos individuos (especies adquisitivas), grupos que resisten al huracán (*Esbeltas* y *Robustas*) y grupos que rebrotan (con maderas semiduras y duras). Dados sus rasgos funcionales, la respuesta funcional de la especie *Carapa guianensis* podría ser similar a la de las especies que rebotan, con madera semidura.

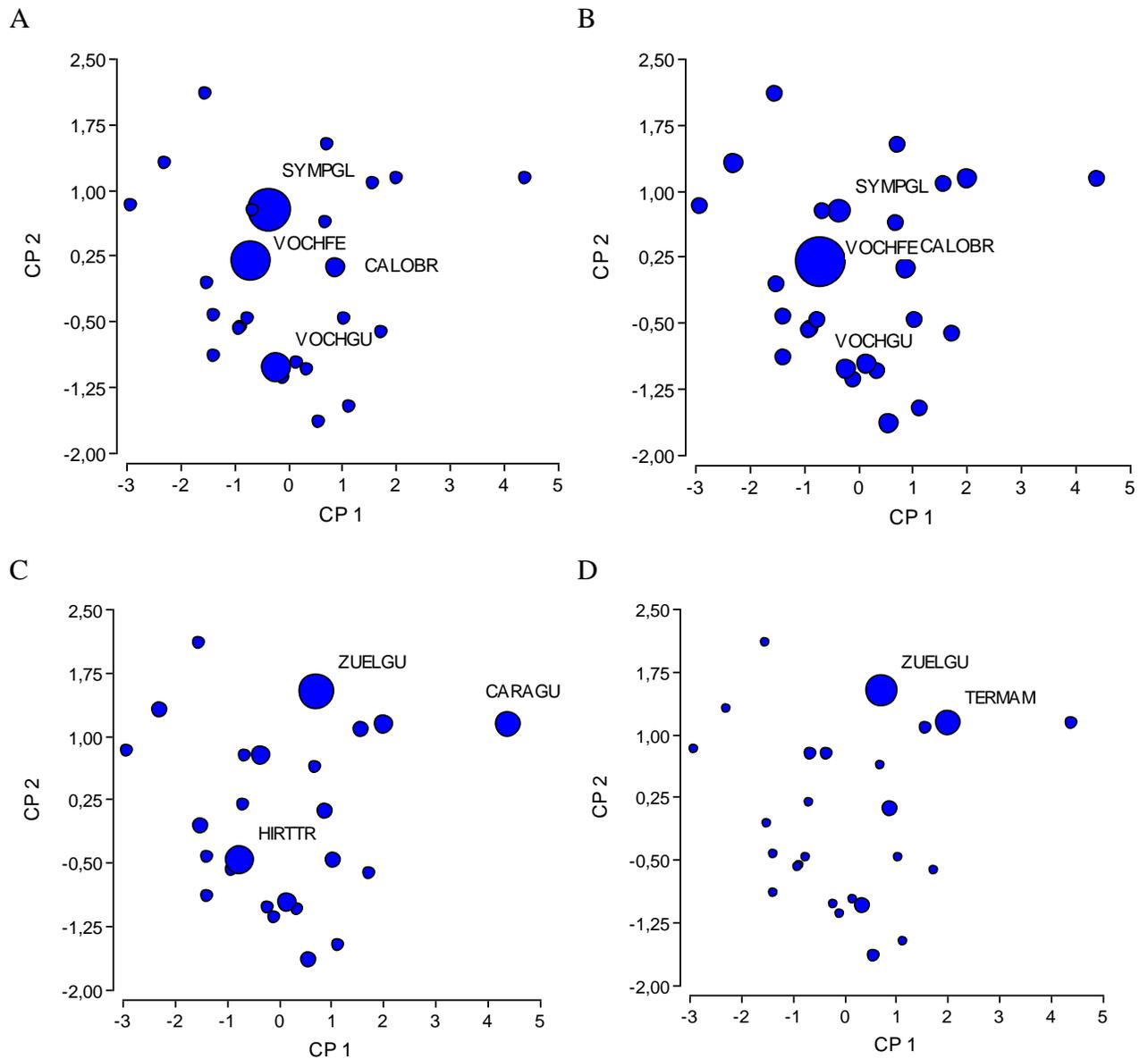


Figura 6. Diagramas de dispersión que relacionan la coordenada de cada especie en el espacio multivariado de los rasgos (Componentes principales) y la abundancia en cada categoría de tamaño (tamaño del punto). A) Brizales B) Latizales C) Fustales D) Rebrotos. Las especies indicadas son las más abundantes en cada categoría de tamaño.

Las correlaciones entre rasgos y abundancias en las distintas categorías de tamaño, obtenidas mediante el coeficiente de correlación de Spearman (Anexo 4) son de especial interés en este trabajo. Las correlaciones significativas ($p < 0,05$) se presentaron entre el rasgo capacidad de rebrote y las abundancias de fustales y rebrotos (Figura 7), lo que sugiere similitud en el comportamiento ecológico de las especies abundantes en estas categorías de tamaño.

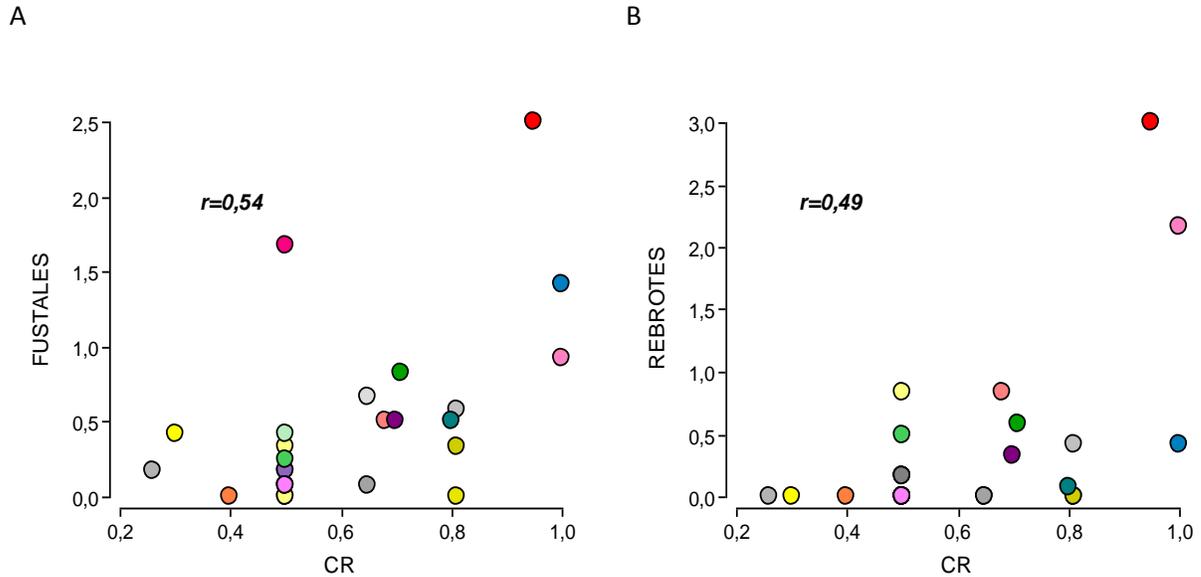


Figura 7. Gráficos de correlaciones significativas de Spearman ($p < 0,05$) entre los rasgos funcionales y la abundancia en distintas categorías de tamaño. A) Correlación Capacidad de rebrote – Abundancia de fustales; B) Correlación Capacidad de rebrote – Abundancia de rebrotes. Cada punto representa una especie.

También existieron correlaciones significativas (Anexo 4) entre los rasgos funcionales rasgos (densidad de madera-capacidad de rebrote; altura máxima-capacidad de rebrote; masa de semillas-capacidad de rebrote) y entre abundancias (abundancia de brinzales-abundancia de latizales; abundancia de fustales-abundancia de rebrotes). La capacidad de rebrote fue uno de los rasgos más importantes respecto a la respuesta de las especies al huracán pues estuvo relacionada con todos los demás rasgos, a excepción de la relación altura/diámetro, y con la abundancia de dos categorías de tamaño (fustales y rebrotes). Estas correlaciones significativas permitieron inferir que las especies abundantes como fustales y rebrotes (especies de bosque maduro) presentaron comportamientos similares entre sí, determinados por el rasgo capacidad de rebrote y otros asociados a este.

Las asociaciones existentes entre los tipos funcionales de respuesta al huracán y la abundancia en las diferentes categorías de tamaño se ilustran en la Figura 8. Se observa que el tipo funcional *Especies que rebrotan, con maderas duras* está estrechamente asociado con la abundancia de rebrotes; el tipo funcional *Semillas muy grandes* (especie *Carapa guianensis*) se encuentra asociado a la abundancia de fustales; los tipos funcionales de especies adquisitivas (longevas y de vida corta) están asociados a la abundancia de latizales y el tipo funcional *Especies esbeltas* se encuentra asociado a la abundancia de brinzales. Los tipos

funcionales *Especies robustas* y *Especies que rebrotan*, con maderas semiduras no muestran asociaciones fuertes con la abundancia de ninguna de las categorías de tamaño.

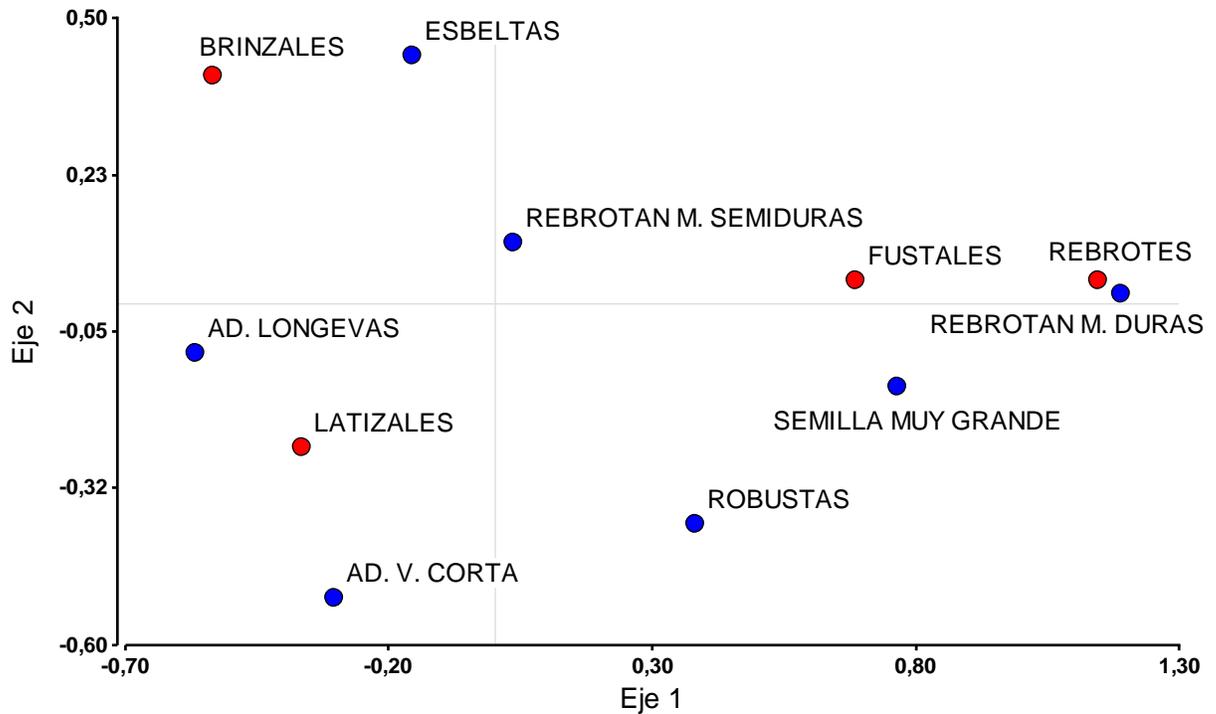


Figura 8. Análisis de correspondencia entre los grupos funcionales y la abundancia en las distintas categorías de tamaño.

En el Cuadro 7, el estadístico G2 máximo verosímil indica una probabilidad de 0,0055; lo que implica el rechazo de la hipótesis nula, según la cual no existiría asociación entre los tipos funcionales y las abundancias de las distintas categorías de tamaño, lo que valida las asociaciones anteriormente descartadas.

Cuadro 7. Tablas de contingencia para tipos funcionales y abundancia de categorías de tamaño.

Estadístico	Valor	gl	p
Chi Cuadrado Pearson	34,54	18	0,0108
Chi Cuadrado MV-G2	36,84	18	0,0055
Coef.Conting.Cramer	0,35		
Coef.Conting.Pearson	0,58		

Las Figuras 9 y 10 ilustran la abundancia de cada grupo funcional en brinzales, latizales, fustales y rebrotes, y confirman las relaciones establecidas mediante el Análisis de

Correspondencias. Los grupos funcionales de especies que reclutan (adquisitivas) fueron abundantes en latizales y brinzales; los grupos funcionales de especies que rebrotan fueron abundantes en rebrotes y latizales y los grupos de especies que resisten al huracán, aunque tienen individuos juveniles presentaron alta abundancia como fustales. Lo anterior sugiere que algunos grupos funcionales presentaron más de una estrategia de recuperación ante el huracán.

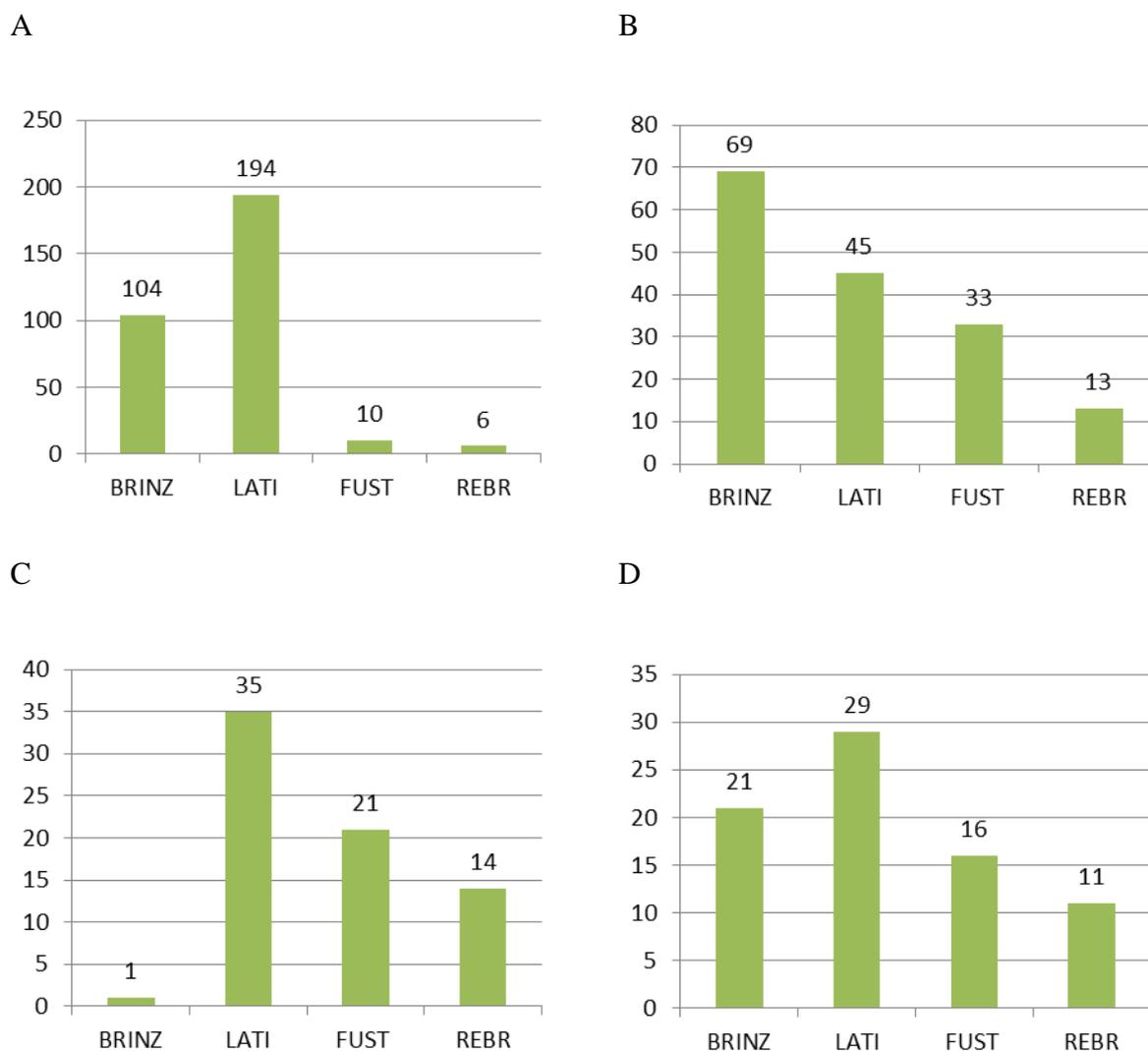
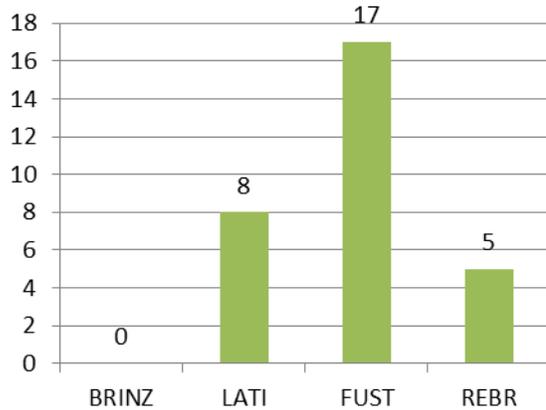
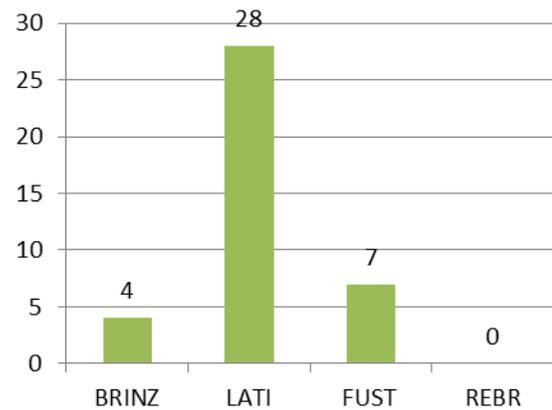


Figura 9. Abundancia de las distintas categorías de tamaño en cada grupo funcional. A) Adquisitivas longevas; B) Esbeltas; C) Robustas; D) Rebrotan, madera semidura.

A



B



C

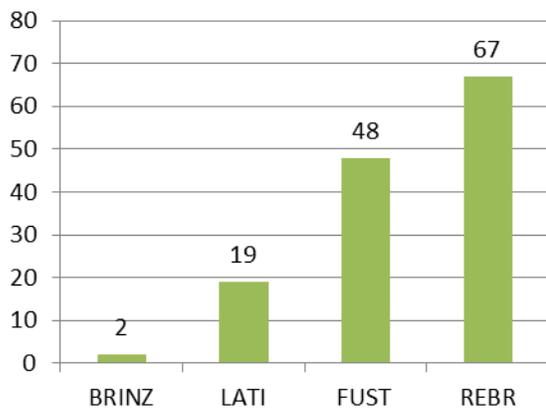


Figura 10. Abundancia de las distintas categorías de tamaño en cada grupo funcional. A) Semilla muy grande; B) Adquisitivas de vida corta; C) Rebrotan, madera dura.

3.4 Discusión

Los grupos funcionales definidos presentaron, en términos generales, tres tipos de respuesta ante el huracán: grupos que reclutan individuos juveniles, grupos que resisten en pie al huracán y grupos que rebrotan después de la destrucción de su biomasa aérea. Se esperaba que los grupos que reclutan fueran abundantes en brinzales y latizales, los grupos que resisten en pie fueran abundantes en fustales y los grupos que rebrotan fueran abundantes en rebrotes. Sin embargo, estas tendencias no son siempre tan evidentes, debido posiblemente a que

muchas especies presentan más de una estrategia de recuperación ante el huracán. En contraste Luna (2009) propone tres mecanismos de respuesta de la vegetación ante el huracán: regeneración de plántulas y vástagos que habían quedado, rebrotes de árboles partidos y árboles derribados, de los cuales cada rama se proyectó como un nuevo árbol. Everham y Brokaw (1996) afirman que el rebrote y la liberación de regeneración avanzada del sotobosque son los métodos de recuperación más comunes ante los huracanes.

Las asociaciones entre grupos funcionales y abundancia permiten inferir acerca del comportamiento sucesional que se ha presentado en el bosque después del huracán. Los tipos funcionales *Especies esbeltas* y *Especies robustas* resistieron en pie al huracán posiblemente debido a la flexibilidad de sus fustes en los primeros y a la dureza de su madera en los segundos. El tipo funcional *Especies que rebrotan, maderas duras* aunque sufrió afectaciones fuertes, pues sus individuos fueron partidos o desramados, se han recuperado mediante rebrotes y tendrán la oportunidad de seguir dominando el dosel del bosque. El tipo funcional *Especies adquisitivas de vida corta*, aunque seguramente no presentaba alta abundancia antes del huracán, pues las condiciones del bosque maduro no permitían su establecimiento y desarrollo más que en claros generados por la caída de árboles, después de este, posiblemente presentó alta abundancia de brinzales, que con el paso del tiempo han llegado a ser latizales pero han perdido vigor competitivo (Vandermeer *et al.*, 1997). Las especies del tipo funcional *Adquisitivas longevas*, que posiblemente tampoco presentaban alta abundancia antes del disturbio, ahora presentan la regeneración más abundante, posiblemente debido a que el huracán generó las condiciones ideales para el establecimiento, crecimiento y desarrollo de esta especie, lo que hace que algunas de ellas se perfilen como especies dominantes del bosque (Boucher, 1997).

La capacidad de rebrote se relacionó positivamente con los rasgos densidad de madera (Cornelissen *et al.*, 2003), altura máxima, masa de semillas y con las abundancias de fustales y rebrotes por lo que resultó ser uno de los rasgos funcionales que más importancia tiene para enfrentar un evento de destrucción de la biomasa aérea. Vandermeer *et al.* (1997), Ferrando *et al.* (2001), Everham y Brokaw (1996) y Yih *et al.* (1991) consideran que la estrategia de rebrote es muy importante en los bosques tropicales después de un huracán, pues permite al bosque no sufrir alteraciones sustanciales en su composición y así conservar su diversidad y riqueza de especies. Sin embargo, aunque el rebrote es una característica de gran importancia,

hay evidencias suficientes para considerar que son múltiples las estrategias de recuperación de las especies forestales (incluyendo especies pioneras como *Cecropia insignis* y *Schefflera morototoni*) en bosques tropicales luego de un huracán, lo que contrasta con la teoría de la *regeneración directa* propuesta por Boucher (1990) y Yih *et al.* (1991).

El comportamiento de la especie *Carapa guianensis* es particular pues en la representación gráfica se alejó de todas las otras especies y conformó un tipo funcional diferente, debido principalmente a sus semillas muy pesadas. La especie presentó un valor moderadamente alto de densidad de madera (0,54 gr/cm³) y valores altos de altura máxima y de capacidad de rebrote, lo que induce a pensar que funcionalmente podría ubicarse en el grupo *Especies que rebrotan, maderas semiduras*. Sin embargo, ante la disminución de poblaciones de mamíferos dispersores, el tamaño y peso de sus semillas, puede ser un atributo que no favorezca su recuperación después de un huracán, pues según Jiménez *et al.* (2011) sus grandes semillas son dispersadas por mamíferos como guatusas (*Dasyprocta punctata*) y tepezcuintles (*Agouti paca*); además fue una especie fuertemente afectada por los vientos, pues, según las observaciones en campo, la mayoría de individuos fueron partidos aproximadamente a 10 m de altura. Con estas características, su alta capacidad de rebrote se convierte en su rasgo más importante para responder ante un huracán.

Según Boucher (1990) existe un grupo de especies de lento crecimiento que parecen resistir a fuertes vientos debido a sus maderas muy densas. Este es el caso de los tipos funcionales *Especies Robustas* y *Especies que rebrotan, con maderas duras*, que comparten características como sus maderas pesadas, su tolerancia a la sombra y sus semillas pequeñas. Se asume que, aunque la ubicación en grupos funcionales es excluyente, el comportamiento ecológico de las especies no, y por ello una especie puede presentar más de una estrategia de recuperación, tal como el caso de *Zuelania guidonia* (resistió al huracán y rebrotó), lo que se demuestra por la abundancia de la especie en las categorías de fustales y rebrotes.

El grupo funcional *Especies adquisitivas de vida corta*, denominadas por otros autores como pioneras o heliófitas de rápido crecimiento, que regeneran por semilla y encuentran la oportunidad de regenerar en claros (Ferrando *et al.*, 2001) mostró a sus especies en rangos intermedios de abundancia de latizales, lo cual sugiere que las especies se regeneraron después del huracán y ahora, tres años y medio después, han tenido tiempo para pasar a ser latizales y

en algunos casos desaparecer por el rigor competitivo. Luna (2009) afirma que las especies pioneras se toman un tiempo después del paso del huracán para iniciar su establecimiento en el bosque y no presentan un patrón de colonización inmediata después de la perturbación. Vandermeer *et al.* (1997) exponen a las especies heliófitas de rápido crecimiento como uno de los dos principales nichos de regeneración poshuracán. Ferrando *et al.* (2001) exponen que las especies pioneras pueden no lograr una colonización de zonas huracanadas pues existe competencia por parte de la regeneración avanzada de especies de bosque primario, contrario a los que sucede en zonas de agricultura abandonada, con claros que le brindan la oportunidad de germinar a sus pequeñas semillas. La presencia de las especies de este grupo en el bosque estudiado contrasta con los trabajos de Yih *et al.* (1991), que mediante el enfoque de la *regeneración directa* desestima la capacidad de las especies pioneras para hacer presencia en bosques huracanados.

El grupo funcional *Especies adquisitivas longevas*, que según exponen algunos estudios (Vandermeer *et al.*, 1997; Boucher, 1997) para el caso de la especie *Vochysia ferruginea*, se presume se recuperan por la liberación de su regeneración avanzada y en algunos casos también resistieron al huracán, y que por tal razón se esperaba que en el bosque huracanado fuesen abundantes como brinzales y latizales, correspondió con esta expectativa. Dos de las especies de mayor abundancia en brinzales y latizales (*Vochysia guatemalensis* y *Vochysia ferruginea*) se encontraron ubicadas en este grupo funcional. Según Ferrando *et al.* (2001) la liberación de individuos suprimidos del sotobosque es una de las principales estrategias de un bosque en recuperación después del paso de un huracán.

Las especies *Vochysia guatemalensis*, *Vochysia ferruginea*, *Symphonia globulifera* y *Calophyllum brasiliense*, que dominan a nivel de regeneración no establecida (brinzales y latizales) pertenecen a dos familias taxonómicas contrastantes; mientras que *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* son *vochysiaceas* con maderas suaves, intolerantes a la sombra y poseen semillas pequeñas, *C. brasiliense* y *S. globulifera* son *clusiaceas*, tolerantes a la sombra, con maderas relativamente densas y semillas más pesadas (Jiménez *et al.*, 2011).

Boucher (1997) y Vandermeer *et al.* (1997) estudiando el comportamiento de *Vochysia ferruginea*, después del paso del huracán Juana por la costa atlántica de Nicaragua, encontraron que la especie presentó gran abundancia, y crecimiento y desarrollo rápidos, a

pesar de que la mayoría de sus individuos adultos murieron después del disturbio por su limitada capacidad de rebrote, y que la vía principal de esa recuperación fue la liberación de regeneración avanzada del sotobosque, lo que la puede convertir en una especie dominante del bosque poshuracán.

Los grupos de respuesta propuestos por Luna (2009), individuos que rebrotan e individuos derribados de los cuales cada rama se está convirtiendo en un nuevo árbol, permiten diferenciar las estrategias de rebrote de los árboles partidos de las de los árboles caídos, pues mientras los primeros presentan menos cantidad de rebrotes, permanecen con su sistema radicular completamente anclado al suelo y rebrotan a alturas intermedias, generando un dosel más alto en períodos de tiempo más cortos, los otros están con sus raíces al aire o solamente una parte anclada al suelo con mayor cantidad de rebrotes a menor altura (sotobosque) y pocas probabilidades de alcanzar recursos lumínicos y nutricionales que garanticen su supervivencia. En el grupo funcional *Especies que rebrotan, con maderas duras* de este trabajo se presentan especies que ejemplifican los dos casos: *Terminalia amazonia* es una especie que generalmente fue derribada, por ello presenta rebrotes basales; y en contraste *Zuelania guidonia*, especie que resistió en pie al huracán y presenta rebrotes de altura.

3.5 Conclusiones

Los resultados de este estudio sugieren que las especies arbóreas principales de bosques húmedos tropicales recién impactados por huracanes forman un espectro de estrategias de regeneración, entre extremos de alta capacidad de rebrote, maderas duras, semillas grandes, posiblemente de dosel superior y crecimiento lento por una parte y por la otra, especies con escasa capacidad de rebrote, maderas suaves, semillas pequeñas, probablemente de alturas intermedias y rápido crecimiento. Este espectro puede ser dividido en siete tipos funcionales de especies, determinados por la interrelación de sus rasgos funcionales, en el que uno de estos grupos está compuesto por una sola especie (*Carapa guianensis*), que, respecto a su respuesta funcional, puede ser agrupado con las *Especies que rebrotan, con maderas semiduras*. La situación de esta especie se debe a que su masa de semillas es más de 20 veces mayor que el promedio de las demás especies. Aunque los rasgos más importantes para la determinación y discriminación de grupos funcionales fueron capacidad de rebrote, densidad de madera y

relación altura/diámetro, fue la capacidad de rebrote la que presentó correlaciones significativas con otros rasgos funcionales (densidad de madera, altura máxima y masa de semilla), y con las abundancias de categorías de tamaño (fustales y rebrotes), lo que la convierte en el rasgo funcional más importante que determina la respuesta de las especies en un bosque húmedo tropical tras el paso de un huracán. Las especies con alta capacidad de rebrote son especies de dosel, con maderas duras, de lento crecimiento, de bosques primarios, con semillas grandes generalmente dispersadas por mamíferos, mientras que las especies con escasa capacidad de rebrote son especies adquisitivas de alturas intermedias, con maderas suaves, rápido crecimiento y semillas pequeñas generalmente dispersadas por viento.

Los grupos funcionales presentaron, en general, tres tipos de respuesta al huracán: Reclutamiento de individuos juveniles (de regeneración avanzada o semillas en latencia), Resistencia de árboles en pie y Rebrote a partir de árboles quebrados o derribados. Los primeros se asocian con las especies adquisitivas, los segundos con las especies esbeltas y robustas y los terceros con los grupos de especies que rebrotan. Aunque se esperaba que los grupos de especies que resisten fueran los más abundantes como fustales y los de especies que rebrotan fueran los más abundantes en rebrotes, no siempre fue así, debido a que en algunos casos las especies presentan más de una estrategia de recuperación ante el huracán. Sin embargo, los grupos funcionales definidos fueron adecuadas herramientas de predicción de la abundancia de regeneración en los casos de *Especies adquisitivas longevas*, *Especies adquisitivas de vida corta* y *Especies que rebrotan, con maderas duras*.

Los resultados obtenidos ayudan a entender la dinámica de recuperación del bosque tras el paso del huracán Félix en la RAAN y pueden ser implementados como herramientas para la planificación del manejo forestal de estos bosques latifoliados.

4 ARTÍCULO 2

El manejo de la regeneración del bosque huracanado y sus implicaciones para el desarrollo de las comunidades indígenas de la Región Autónoma del Atlántico Norte, Nicaragua

Palabras Clave: Manejo forestal, Región Autónoma del Atlántico Norte, regeneración, bosque huracanado, huracán Félix, comunidades miskitas, capitales de la comunidad.

Resumen

En el primer semestre de 2011 se realizó una caracterización ecológica y funcional del bosque impactado por el huracán Félix en la Región Autónoma del Atlántico Norte (RAAN) Nicaragua. Se describieron los capitales de las comunidades miskitas según el enfoque de medios de vida y se compiló información sobre el manejo forestal de la zona de estudio. Los resultados fueron socializados con la comunidad local y con el ente consultivo forestal de la región (CCF-A). Con base en este estudio se pretendió formular lineamientos de manejo del bosque, principalmente de su regeneración, que permitan a las poblaciones indígenas locales desarrollar capacidades y aprovechar potencialidades para la obtención de beneficios del mismo. Durante el período del estudio se convivió con las comunidades miskitas de Santa Clara y Miguel Bikan, conociendo sus condiciones socioeconómicas y sus estrategias de vida. Se colectó información sobre recursos, capitales y expectativas de las comunidades mediante conversaciones y talleres.

Los resultados del trabajo mostraron, desde la perspectiva ecológica, un bosque en recuperación con abundante regeneración de especies aprovechables como *Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*, *Terminalia amazonia*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis* y *Carapa guianensis*; y desde la perspectiva social, comunidades con fortaleza en los capitales natural, social y humano, representados por sus bosques en recuperación, sus estructuras organizativas y las capacidades y especializaciones laborales de sus integrantes, respectivamente.

Partiendo de la base de la recuperación del bosque y sus condiciones ambientales, y teniendo en cuenta los recursos de la comunidad, se propusieron tratamientos silviculturales como liberación de especies e individuos deseables, manejo de rebrotes, producción de semilla y enriquecimiento de claros con especies de interés comercial, para manejar el bosque y obtener una composición de especies deseada, que cumpla las expectativas de los comunitarios.

Summary

In the first half of 2011 it was made an ecological and functional characterization of forest impacted by Hurricane Felix in the Región Autónoma del Atlántico Norte (RAAN), Nicaragua. Resources of miskito community were described as the livelihoods approach and information on forest management in the area of study was compiled. The results were socialized with the local community and the forestry advisory body of the region (CCF-A). Based on this study we tried to develop guidelines for forest management, mainly for regeneration, to enable local indigenous people develop skills and potential leverage for obtaining benefits. During the period of the study we lived with the Miskito community of Santa Clara, knowing their socioeconomic status and their livelihoods. Information on resources, capital and expectations of communities was collected through talks and workshops.

The results of the study show, from an ecological perspective, a recovering forest with abundant regeneration of useful species as *Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*, *Terminalia amazonia*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis* and *Carapa guianensis*, and from a social perspective, communities with a strong natural, social and human resources, social and human, represented by their recovering forests, their organizational structures and work skills and specializations of its members, respectively.

On the basis of the recovery of forest and environmental conditions, and taking into account the resources of the community, silvicultural treatments have been proposed as a release of species and desirable individuals, sprout management, seed production and enrichment of gaps with species of commercial interests, to manage the forest and get a desired species composition that meets community expectations.

4.1 Introducción

La incidencia de huracanes en el Caribe y el Atlántico centroamericano es un fenómeno recurrente en escalas de tiempo reducidas y esta es la razón por la que se han convertido en permanentes motores de cambio en los ecosistemas boscosos de la región (Acosta *et al.*, 2001). El 4 de septiembre de 2007 el huracán Félix, de categoría 5, impactó la costa Caribe nicaragüense a 51 km al norte de Bilwi, capital de la Región Autónoma del Atlántico Norte (Miranda, 2009), alterando fuertemente la estructura de los bosques de la región y generando intensas y particulares dinámicas de recuperación.

Ferrando *et al.* (2001) afirman que los huracanes cambian la dinámica del bosque, y es preciso conocer estos cambios para realizar un adecuado manejo forestal sostenible, ya que junto con las falencias en la parte gerencial y empresarial, otro de los fundamentos que explica por qué el manejo forestal no ha logrado la sostenibilidad, es la falta de conocimiento acerca de la dinámica del bosque, más aún cuando existe evidencia de que ciertas especies dependen de las perturbaciones para incrementar su regeneración.

El adecuado manejo forestal sostenible de los bosques de la zona de estudio iniciará en su dimensión ecológica-silvicultural por indagar sobre la situación del bosque después del huracán, las especies presentes, sus abundancias y tasas de crecimiento, para posteriormente priorizar los objetivos del manejo, las especies deseables y las acciones a implementar, teniendo en cuenta los requerimientos y capitales (recursos) de las comunidades.

El escenario poshuracán es de cuantioso daño, sin embargo, se convierte en un escenario susceptible de manejo y modelamiento que responda a intereses concretos por parte de los actores involucrados con el manejo del bosque. Así, la situación actual del bosque debe entenderse como una oportunidad particular en el marco de la dinámica natural del mismo y que puede ser aprovechada para la generación de beneficios para las comunidades locales a largo plazo.

En el año 2010, la comunidad de Santa Clara, con el apoyo de la Asociación de profesionales MASANGNI elaboró su Plan General de Manejo Forestal (PGMF) para un área de 7.500 has, de las cuales hace parte la zona de estudio; sin embargo, este PGMF no tuvo en cuenta la regeneración y recuperación del bosque tras el paso del huracán.

El presente artículo pretende exponer la situación actual de recuperación del bosque y las estrategias de recuperación de las especies forestales de los bosques comunitarios de la comunidad de Santa Clara, Waspam (Nicaragua), identificar los requerimientos, recursos y potencialidades comunales respecto al manejo de sus bosques, definir objetivos de manejo, priorizar especies deseables y proponer tratamientos silviculturales para las especies abundantes en estados juveniles, adultos y para los árboles afectados fuertemente afectados por el huracán, así como para las especies deseables que actualmente se encuentran con muy poca regeneración en el bosque.

Mediante el Enfoque de Medios de Vida (Chambers y Conway, 1991) se caracterizaron los capitales de la comunidad, definidos así:

- **Capital Humano**, atributos y capacidades de los habitantes de las comunidades.
- **Capital Social**, formas de relación horizontal dentro de la comunidad
- **Capital natural**, dotación de recursos naturales y servicios derivados de ellos
- **Capital financiero**, todas las actividades que generen ingresos en dinero
- **Capital Físico**, infraestructura construida a la que se tiene acceso

4.2 Metodología

4.2.1 Descripción del área de estudio

La Región Autónoma del Atlántico Norte (RAAN) se sitúa en la parte este de Nicaragua con una extensión territorial de 33.105,98 km². Comprende los municipios de Waspam, Puerto Cabezas, Rosita, Bonanza, Waslala (adscrito administrativamente a Matagalpa), Siuna, Prinzapolka y Mulukukú. La principal ciudad de la RAAN es Bilwi, cabecera del municipio de Puerto Cabezas y sede del Consejo y Gobierno Regional Autónomo. El número de habitantes de la región es de 314.130, con una densidad poblacional de 9,5 habitantes por km². Esta población es multicultural, constituida así: 42% mestizos, 40% miskitus, 10% creoles y 8% en los sumu-mayangna (McClellan y Williamson, 2010).

La RAAN es una zona de influencia de huracanes y de tormentas tropicales, su posición geográfica, su geomorfología y su hidrología, sumados a la situación socioeconómica de los habitantes, la convierten en una de las zonas más vulnerables de Nicaragua. Los habitantes de la región en años anteriores han sufrido daños provocados por la ocurrencia de fenómenos naturales, sin embargo, en las últimas cinco décadas la zona no había sido impactada de forma directa por un huracán de categoría cinco (Kreimann, 2010).

El proyecto Corredor Biológico del Atlántico (2003) en su plan de manejo de Awastigni, una de las zonas más afectadas por el huracán, expone que en el área los suelos son en su totalidad de vocación forestal y que se distinguen básicamente dos tipos de formaciones vegetales: el área de pinares con suelos no aptos para la agricultura; y el área de bosque húmedo tropical, zona en la que las comunidades desarrollan sus actividades agrícolas de subsistencia. La zona corresponde a la de trópico húmedo con precipitaciones que oscilan entre los 2.500 y 3.500 mm anuales, con dos períodos estacionales definidos, siendo los meses más lluviosos julio, septiembre y octubre y los meses menos lluviosos febrero y marzo.

Respecto al modelo de forestería comunitaria y manejo forestal por parte de las comunidades de la RAAN, Kreimann (2010) menciona que en épocas recientes se han desarrollado varias iniciativas de forestería comunitaria que buscan que las comunidades puedan extraer y vender su madera sin necesidad de intermediarios, para mejorar sus ingresos, los cuales han sido tradicionalmente precarios y claramente insuficientes para satisfacer sus necesidades básicas. Según la evaluación de daños al ecosistema forestal ocasionados por el Huracán Félix, de octubre de 2007, en la RAAN fueron afectadas 1.166.579 ha, y se identificó como área de alta afectación una superficie de 512.165 ha, de las cuales se afectó de forma directa 951 ha de bosque de pinares y 509.813 ha de bosque latifoliado.



Figura 11. Ubicación de la Región Autónoma del Atlántico Norte (Nicaragua).FUENTE: Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales INETER

El área de estudio ha presentado una serie de querellas legales por la posesión de su territorio. Como se afirma en el Plan general de manejo forestal (MASANGNI, 2010) el territorio estuvo en disputa con la comunidad mayangna de Awastigni, y actualmente, luego de recibir el reconocimiento de la Comisión Nacional de Demarcación y Titulación, el área ha sido invadida por colonos mestizos allegados desde el Pacífico de Nicaragua. Sin embargo, aunque en la actualidad, la comunidad de Santa Clara no posee un título de propiedad del territorio, la ley de régimen de propiedad de las comunidades indígenas valida la actuación de la comunidad sobre el territorio.

Respecto a los antecedentes de aprovechamiento de estos territorios, el Plan general de manejo forestal (MASANGNI, 2010) menciona que el bosque ha sido sometido a extracción selectiva por parte de la comunidad de Awastigni y más recientemente por la compañía AMERINICA; y en la década de los 70's se realizó extracción de látex de tuno (*Castilla tunu*).

4.2.2 Medición de la abundancia y caracterización de la respuesta ante el huracán

Se seleccionaron para el estudio 26 especies de interés (por sus características ecológicas y por su importancia para las comunidades), de las cuales fue cuantificada mediante conteos, la abundancia de brinzales, latizales, fustales y rebrotes. Se determinó mediante el análisis de sus características ecológicas y la medición de algunos atributos el tipo de respuesta de las especies ante el huracán.

Para los conteos de abundancia se establecieron 12 parcelas de 20 m × 50 m distanciadas como mínimo 250 m, distribuidas a lo largo de dos transectos (Figura 10). Cada parcela se subdividió en 2 parcelas de igual tamaño, para contabilizar brinzales y latizales en la mitad (subparcela de 25 x 20 m) y fustales y rebrotes en toda la parcela. Las definiciones de estas categorías son:

- **Fustales**, individuos arbóreos con dap (diámetro a la altura del pecho, 1.3 m) igual o superior a 10 cm
- **Latizales**, individuos arbóreos con dap superiores a 5 cm e inferiores a 10 cm
- **Brinzales**, individuos arbóreos con dap inferiores a 5 cm y altura entre 0,3 y 1,5 m
- **Rebrotes**, individuos que se regeneraron a partir de ramas de árboles caídos.

Para caracterizar el comportamiento de las especies ante el huracán se midieron las variables densidad de madera, masa de semilla, capacidad de rebrote, altura máxima y relación altura/diámetro para cada especie estudiada.

4.2.3 Captura y socialización de información en la comunidad

Se realizó un taller con los comunitarios con tres propósitos: 1. Reconocer su visión respecto a la regeneración del bosque después del huracán; 2. Identificar los capitales natural, financiero, físico, humano y social (Chambers y Conway, 1991) con los que cuentan para implementar actividades de manejo de la regeneración; 3. Socializar los resultados del estudio ecológico. Para captar la percepción de la comunidad respecto al bosque huracanado, los

comunitarios realizaron ilustraciones en la que mostraban cómo veían al bosque antes de huracán y cómo lo han visto después de este.

4.2.4 *Socialización de información con los organismos tomadores de decisiones*

Se presentaron los resultados del trabajo al Consejo Consultivo Forestal y Ambiental (CCF-A) de la RAAN, integrado por los diferentes estamentos de carácter forestal de la región, y liderado por el Gobierno Regional, con el fin de lograr un impacto en las decisiones que se tomen en adelante respecto al manejo de los bosques comunitarios huracanados y se incluya a todos los actores relacionados con el manejo de los bosques de la región en los Planes de Manejo que se formulen para estos bosques.

4.3 Resultados

4.3.1 *Abundancia y comportamiento de las especies*

El Anexo 2 muestra los usos e importancia comercial de las 26 especies estudiadas. El estudio de abundancia mostró que las especies más abundantes por categoría de tamaño son (Figura 11):

- **Brinzales y latizales**, *Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*, *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis*. La especie *Vochysia ferruginea* se proyecta como una de las especies dominantes del bosque, dada su elevada cantidad de brinzales y latizales, lo que potencialmente la convierte en una especie objeto de manejo.
- **Fustales**, *Carapa guianensis*, *Hirtella triandra* y *Zuelania guidonia*.
- **Rebrotos**, *Zuelania guidonia* y *Terminalia amazonia*.

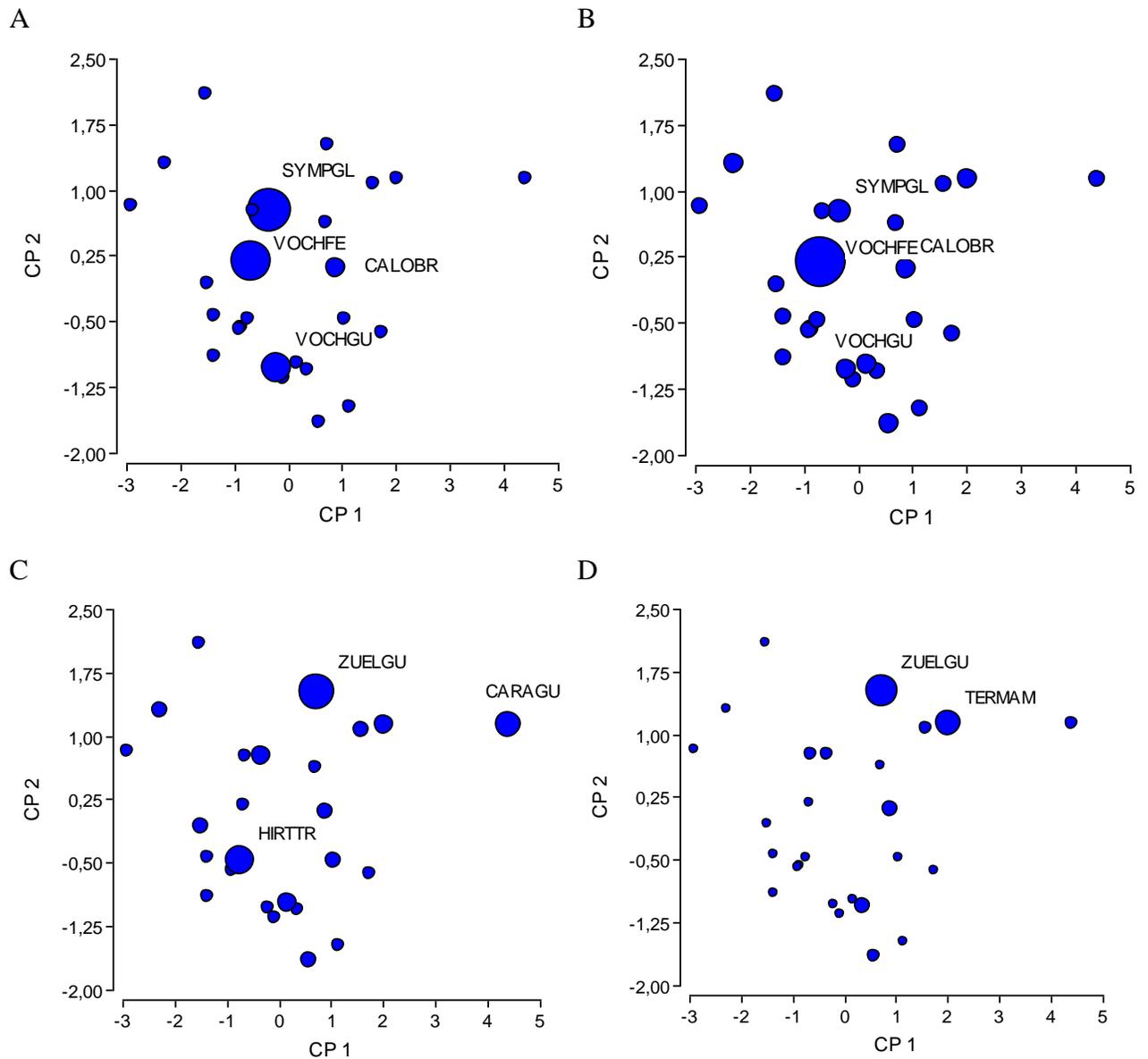


Figura 12. Diagramas de dispersión que relacionan la similitud en la respuesta funcional de cada especie (ubicación de las especies en el plano de los ejes X y Y) y la abundancia en cada categoría de tamaño (tamaño del punto). A) Brinzales B) Latizales C) Fustales D) Rebrotos. Las especies indicadas son las más abundantes en cada categoría de tamaño.

Los resultados de la caracterización funcional mostraron que, en términos generales, son tres los comportamientos que presentan las especies ante el huracán: resistencia en pie, reclutamiento de regeneración (avanzada o semillas en latencia) y rebrote.

4.3.2 Perspectivas de la comunidad acerca del bosque huracanado

El taller realizado con los comunitarios contó con la participación de 21 personas, de las cuales 5 eran mujeres y 16 hombres; 4 menores de 30 años y 17 mayores. Dentro de los 21

participantes se contaba con 5 líderes comunitarios (incluyendo 1 miembro del consejo de ancianos), 1 maestro y 15 comunitarios, que en su mayoría se dedican a la agricultura de consumo.

Los comunitarios identificaron como abundantes ciertas especies en el bosque antes del huracán: *Vochysia guatemalensis*, *Swietenia macrophylla*, *Cordia bicolor*, *Calophyllum brasiliense*, *Hymenaea courbaril* y *Ficus werckleana*; sin embargo, identificaron solamente especies que tiene alguna utilidad para ellos. En la situación prehuracán, identificaron también importantes elementos tradicionales de sus bosques como los ríos en los que siempre pescan y que también utilizan para movilizarse, animales abundantes como dantos, armadillos, tepezcuintles, monos y aves. Sin embargo, dentro de sus representaciones no tomaron en cuenta la presencia del ser humano dentro del bosque, ni tampoco de las pequeñas parcelas agrícolas que tienen en él y que son la fuente de su sustento alimenticio. El río Wawa, principal vía fluvial de las comunidades miskitas de la zona, ha sido un elemento fundamental en la vida de los comunitarios pues allí se movilizan y consiguen alimento. El río podría ser un importante canal de movilización para adelantar actividades de manejo forestal. Los comunitarios reconocieron el bosque como fuente de diferentes usos y beneficios, además de ser productores de bienes comerciales (madera), también son reconocidos como productores de materias primas para construcción, como fuente de alimentación y hospedaje para los animales del bosque, como productores de cortezas, frutos, semillas, leña, carbón, medicinas y otros no maderables de uso local y como espacios adecuados en los cuales establecer sus parcelas agrícolas, dadas las condiciones de sus suelos. Según su visión, estos deberían ser bosques en los cuales puedan desarrollar sus actividades agrícolas de subsistencia y caza, y contar con la presencia de animales dispersores de semilla para sus especies forestales de interés.

Respecto a la forma de ver el bosque luego del huracán, la comunidad es consciente que actualmente y por procesos de extracción selectiva realizados en el pasado existe escasa regeneración de especies valiosas como *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* o *Carapa guianensis*, por lo que les inquieta el futuro de estas especies en sus bosques y la forma en que pueden llegar a tenerlas de nuevo. Existen algunas confusiones respecto a la abundancia de ciertas especies importantes para la comunidad como *Terminalia amazonia* y *Vochysia ferruginea*, de las cuales no conocían su gran abundancia. En contraste, los comunitarios

suponían que las especies *Virola koschnyi*, *Brosimum alicastrum*, *Hymenaea courbaril* y *Hyeronima alchorneoides* tenían gran abundancia después del huracán, pero la abundancia de estas especies fue baja en el bosque en recuperación. De las especies en recuperación, los comunitarios afirmaron preferir un bosque con abundancia de *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia* y *Symphonia globulifera*, básicamente por la importancia que representan para la construcción de sus viviendas. Sin embargo manifestaron también su deseo de contar con abundancia de especies forestales de gran valor comercial, como *Swietenia macrophylla*.

Partiendo de la base de regeneración existente en el bosque y del interés de la comunidad en tener un bosque con mayor valor comercial del que había antes del huracán se priorizaron conjuntamente seis especies como objetivos de manejo: *Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*, *Vochysia ferruginea*, *Terminalia amazonia*, *Carapa guianensis* y *Swietenia macrophylla*; de las cuales, las tres primeras poseen un importante valor de uso por parte de los comunitarios, pero actualmente no son especies muy valiosas a nivel comercial; sin embargo, existen mercados potenciales que podrían ser aprovechados para estas especies. Las tres últimas son especies maderables (Anexo 2) de alto valor comercial, que representan importantes oportunidades de comercialización y de generación directa de ingresos para las comunidades.

4.3.3 Capitales de la comunidad

Los comunitarios identificaron sus recursos financieros, sociales, humanos, físicos y naturales y reconocieron su importancia para las actividades de manejo del bosque y su regeneración. Según Louman y de Camino (2002), el deseo de que el manejo del bosque contribuya al desarrollo rural sustentable se relaciona con el Enfoque de Medios de Vida (Chambers y Conway, 1991), puesto que puede tener impactos sobre la población rural y contribuir a aliviar la pobreza, si en la planificación se consideran las necesidades de los pobladores y se abren espacios para su participación en la planificación, implementación y monitoreo de las actividades forestales.

El capital financiero de la comunidad es muy reducido y se limita a los ingresos que obtienen por la venta de sus cosechas, carne de monte y animales domésticos. Los ingresos

generados por estos recursos recirculan internamente en la comunidad, aunque los productos agrícolas son vendidos en los mercados de Puerto Cabezas y Waspam. También son fuente de ingresos los trabajos que algunos comunitarios desempeñan en la comunidad como maestros, maestros de construcción, cocineras y otros.

La comunidad posee un importante capital humano que favorecería actividades de manejo forestal en el área de 7.000 ha en que quieren implementar su PGMF, pues cuenta con personal capacitado para labores de este tipo. Posee 10 motosierristas, 4 choferes, 10 albañiles, 2 radiotécnicos, carpinteros, 1 operador de aserrío, 1 reconocedor de especies, 10 brujuleros, 6 vaquianos expertos, 6 maestros de cayuco, 4 escaladores y 10 cazadores expertos.

El capital social, fuertemente arraigado en esta comunidad, está representado por la organización de la comunidad y sus relaciones con organizaciones externas. Estas comunidades tienen sólidas estructuras organizacionales que con el paso del tiempo han robustecido y afianzado sus vínculos organizacionales al interior y hacia el exterior, por tal razón son capaces de captar recursos de proyectos de apoyo provenientes del Gobierno Regional de la RAAN, del Gobierno Central de Nicaragua o de entidades cooperantes internacionales y poseen una estructura jerárquica y organizacional que les permite que un sector específico de la comunidad se responsabilice de cada proyecto. Muestra de esto son sus tres líderes principales: el síndigo, encargado de los recursos naturales; el juez, encargado de la justicia y el coordinador, que se encarga de los proyectos que llegan a la comunidad. Estos tres personajes interactúan permanentemente, incluso presentándose en algunos casos superposición de funciones. La comunidad también posee un comité de ancianos, que sirve como grupo consultivo para asuntos importantes, médicos tradicionales (curanderos), líder de salud, organización de mujeres, 25 maestros, pastores, comité deportivo y comité cultural. La comunidad, en su afán por proyectarse y enlazarse con el exterior ha establecido convenios y alianzas con organizaciones externas con el fin de desarrollar proyectos de índole ambiental y productivo. A nivel social también es muy importante el rol de las mujeres, pues tienen un papel incluyente en la dinámica y relaciones comunitarias y son escuchadas para la toma de decisiones del grupo; igualmente a nivel laboral, representan una fuerza de trabajo importante dedicada a labores variadas que van desde la preparación de alimentos para cuadrillas de trabajadores hasta siembra, mantenimiento y cosecha de cultivos agrícolas. Un aspecto esencial en la vida comunitaria es la religión, ya que con la colonización, los miskitos

adoptaron radicalmente costumbres religiosas del hombre blanco. La más importante en la comunidad es la religión morava (de origen alemán), aunque también hay católicos y otras con menos seguidores.

Producto de la organización (capital social) de la comunidad, esta posee recursos de infraestructura (capital físico) que le proporcionan ventajas comparativas en el momento de emprender actividades tendientes al desarrollo, como el manejo forestal. El capital físico de la comunidad que coadyuvaría al manejo forestal está representado por una carretera transitable en todo tiempo, 4 casas destinadas temporalmente a casas base, campamentos y patios de acopio, 10 motosierras, 2 equipos para escalada de árboles, 12 cayucos y 15 balsas para transporte por río, panel solar comunitario, escuela, sala de cómputo con 5 computadoras portátiles, 1 proyector y 1 teléfono satelital.

El capital natural de la comunidad, una de sus mayores riquezas, está representado por sus bosques y todos los elementos que estos contienen, actualmente afectados en su mayoría por el huracán; el río Wawa, principal vía fluvial para el transporte de algunos productos del bosque y los caños Arawas, Wasbusu y Kisawas, que en tiempo de lluvias también actúan como vías de transporte y comunicación entre la comunidad y sus alrededores. Los bosques latifoliados en que la comunidad pretende hacer manejo forestal se extienden por 7.500 ha al norte del río Wawa (MASANGNI, 2010).

4.4 Lineamientos de Manejo

En primera instancia, el Plan General de Manejo Forestal de la comunidad de Santa Clara, debe incluir la definición de objetivos de manejo para toda el área, ya que las nuevas tendencias de ordenación y manejo forestal amplían la visión de un bosque productor de madera e incluyen el manejo de valores ambientales y sociales asociados a él. En el caso de esta comunidad, los comunitarios han definido como objetivo de manejo del área de estudio (aproximadamente 60 ha), obtener un bosque con mayor valor comercial del que había antes del huracán, aunque esto signifique la disminución de la cantidad tradicional de especies.

Quiróz *et al.* (2002) sugieren que el manejo de bosques húmedos tropicales debe hacerse mediante un sistema policíclico por la alta diversidad de especies, formas de vida y

fases de desarrollo. Sin embargo, es importante tener en cuenta que el paso del huracán dejó en el bosque rodales coetáneos en los que la mayoría de sus individuos pertenece a la regeneración provocada por la perturbación. Con base en los resultados obtenidos, este artículo propone aplicar un modelo piloto de manejo para el área de estudio (60 ha), que busque fomentar el establecimiento y/o desarrollo de especies de interés, que previamente se han priorizado por su importancia para las comunidades locales. Así, las actividades de manejo estarán enfocadas en las especies *Calophyllum brasiliense*, *Symphonia globulifera*, *Vochysia ferruginea*, *Terminalia amazonia*, *Swietenia macrophylla* y *Carapa guianensis*.

Las primeras tres especies mencionadas anteriormente incluyen especies adquisitivas de rápido y conservadoras de crecimiento lento que, en términos generales presentaron como mecanismo de respuesta ante el huracán el reclutamiento de individuos juveniles, lo que implicó alta abundancia como regeneración no establecida (brinzales y latizales). Por lo anterior, se recomienda seleccionar los mejores individuos y someterlos a tratamientos silviculturales de liberación, teniendo el cuidado de garantizar que ciertos árboles lleguen a convertirse en árboles semilleros. Este tratamiento se debería ejecutar cuando los individuos hayan alcanzado el tamaño de latizales, para poder evaluar su porte y vigor competitivo. *Vochysia ferruginea* se proyecta como una especie dominante del bosque en los próximos años, pues tiene las mayores tasas de regeneración poshuracán. Se podría adaptar un modelo de manejo con dos estratos en el que inicialmente crecerá más la especie intolerante a la sombra (*V. ferruginea*) y posteriormente se desarrollarán las especies tolerantes (*C. brasiliense* y *S. globulifera*).

La especie *Terminalia amazonia*, es abundante en la categoría de rebrotes, pues las ramas de los árboles caídos están creciendo cada una como un nuevo individuo, lo que conduce a suponer que muchos de esos nuevos individuos morirán y solamente un grupo reducido de estos rebrotes podrá alcanzar un estado adulto. Para esta especie se sugiere hacer una revisión periódica de supervivencia de los rebrotes para conocer cuántos de los individuos abundantes como rebrotes alcanzan los posteriores estados de desarrollo, y a su vez saber cómo cambia la abundancia de la especie respecto a la situación prehuracán. La especie es muy importante para la comunidad pues es utilizada comúnmente para construcciones pesadas y hay que asegurar su suministro, puesto que de las especies abundantes, es la única con

madera densa. Las acciones a implementar sobre los individuos (rebrotos) dependerán de los resultados de la revisión periódica de supervivencia.

Es importante implementar acciones para fomentar el establecimiento de especies deseadas que no se presentan actualmente como regeneración en el bosque, tal es el caso de la caoba (*Swietenia machophylla*), especie que aprovecha los claros generados en el bosque para proliferar y crecer, además es una especie valiosa y altamente deseada por los comunitarios para fines de comercialización; por esto, es recomendable hacer enriquecimiento de los claros generados por el huracán con *S.macrophylla*, y posteriormente, implementar tratamientos de liberación que permitan el crecimiento y desarrollo adecuado de los individuos de esta especie. El bosque enriquecido tiene una ventaja adicional pues al estar mezclada con otras especies, la caoba no será tan vulnerable al ataque del barrenador de las meliáceas *Hypsipyla grandella*. Según Berrance *et al.* (2003) la especie se recomienda para ser plantada en combinaciones con otras especies maderables o en líneas de enriquecimiento en bosques o tacotales y se destacan acciones de manejo en el bosque como proporcionar suficiente luz a los individuos juveniles para su crecimiento. Simultáneamente el enriquecimiento se puede complementar con *Hyeronima alchorneoides* que según Berrance *et al.* (2003) se recomienda para reforestación en claros del bosque, pues así se incrementa el valor del mismo y es un sistema ideal para bosques comunales.

De las especies que abundan como fustales, la más importante para los fines de la comunidad es *Carapa guianensis*, especie que muestra una alta capacidad de rebrote. Debido a que es muy escasa la regeneración de esta especie y que la mayoría de sus árboles adultos fueron partidos, se propone conservarlos y permitir que, a partir de sus rebrotos, se desarrollen y vuelvan a ser productores de semillas, aunque para eso haya que esperar un período de tiempo considerable; de lo contrario, si los árboles remanentes se cortaran, la continuidad de la especie en este bosque se vería seriamente afectada. Debido a que algunos árboles de esta especie no sufrieron daños por el huracán y están produciendo abundante semilla, y además existen escasas poblaciones de mamíferos que las dispersen, se sugiere trasladarlas a una distancia considerable del árbol padre y con ellas realizar enriquecimiento en otros sectores del bosque.

Aunque los tratamientos silviculturales planteados puedan ser costosos y de difícil aplicación por parte de pequeñas comunidades, se considera necesario contar con opciones de manejo del bosque para aprovechar la situación y las condiciones generadas por el huracán. La inclusión de diferentes actores en los Planes de Manejo de bosques comunitarios permitiría, por ejemplo, a las compañías madereras de la región invertir recursos en el manejo de estos bosques para posteriormente obtener beneficios compartidos con las comunidades propietarias. Es necesario, luego de la ejecución de estas actividades de manejo, implementar actividades de monitoreo y control sobre el estado de las especies deseadas.

Cuadro 8. Resumen de propuestas de manejo sobre especies priorizadas.

Especies abundantes	Especies de interés	Estrategias de recuperación	Sistema de manejo propuesto
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Reclutamiento	Liberación
<i>Symphonia globulifera</i>	<i>Symphonia globulifera</i>	Reclutamiento	Liberación
<i>Vochysia ferruginea</i>	<i>Vochysia ferruginea</i>	Reclutamiento	Liberación
<i>Vochysia guatemalensis</i>			
<i>Carapa guianensis</i>	<i>Carapa guianensis</i>	Rebrote	Árboles semilleros
<i>Terminalia amazonia</i>	<i>Terminalia amazonia</i>	Rebrote	Manejo de rebrotes
<i>Zuelania guidonia</i>			
	<i>Swietenia macrophylla</i>	Rebrote	Enriquecimiento de claros

4.5 Implicaciones del manejo de la regeneración del bosque huracanado en el desarrollo de las comunidades indígenas de la RAAN

La implementación de las actividades de manejo de la regeneración del bosque huracanado propuestas en este artículo generará, a largo plazo, un bosque de mayor valor comercial que el que se presentaba en esta área antes del huracán, el cual brindará a la comunidad posibilidades de incremento de ingresos (que son casi inexistentes) y de satisfacción de sus necesidades, mayor circulación de efectivo dentro de la comunidad, reconocimiento y valorización del capital de la comunidad que le permita acceder a créditos o subsidios para proyectos de desarrollo, posibilidades de establecer negocios con otras comunidades o con empresas dedicadas al negocio forestal, mayores capacidades laborales y de negociación, mayores posibilidades de acceder a proyectos forestales y ambientales regionales, y tal vez lo más importante de todo, reconocimiento del gobierno regional como una comunidad importante en las decisiones de la región, que le permita interceder por el mejoramiento de las vías de comunicación de la zona, que a su vez, son la limitante principal para el desarrollo de estas comunidades. Sin embargo, se hará necesario implementar acciones de corto plazo para el mejoramiento de las condiciones de vida de esta comunidad, que a futuro se verán complementadas con las posibilidades generadas por los lineamientos de manejo propuestos en este artículo.

Es necesario, para la implementación de los lineamientos propuestos, aprovechar las fortalezas de los capitales o recursos de la comunidad. Así, la capacidad organizativa puede convertirse en un factor clave en el momento de establecer alianzas y buscar apoyo de actores claves en el manejo forestal de estos bosques como las empresas madereras de la región, las cuales podrían aportar los recursos necesarios inicialmente a cambio de retribuciones futuras del aprovechamiento forestal. También es importante contar con el capital humano de la comunidad puesto que, en términos generales, cuenta con especializaciones laborales (mano de obra semicalificada) que le permitirían ejecutar actividades propias del manejo forestal satisfactoriamente, sin tener que recurrir a mano de obra externa. En este mismo sentido, sería pertinente aprovechar ciertos elementos del capital natural para facilitar las actividades de aprovechamiento forestal que en un futuro se realizarán, así los ríos y caños presentes en el

área pueden convertirse en vías efectivas para el transporte de ciertas maderas hasta centros de acopio cercanos a las vías regionales.

4.6 Potencial de los resultados para la formación de políticas

En el actual contexto que afronta la RAAN respecto a sus políticas forestales, este trabajo resulta ser de gran importancia debido a que expone la situación actual del bosque después del Huracán Félix y da pautas para entender la dinámica generada en el mismo por esta perturbación, lo que debe ser el paso principal para que los tomadores de decisión adopten medidas de acción sobre los bosques afectados. En la actualidad los entes nacionales y regionales tomadores de decisiones a nivel forestal se encuentran en procesos de discusión sobre la conveniencia de adoptar nuevas reglamentaciones para el aprovechamiento forestal del bosque afectado por el Huracán Félix y, por lo expuesto anteriormente, este trabajo podría ser una herramienta fundamental para la toma de esas decisiones. Es por ello, que los resultados aquí presentados fueron expuestos a los miembros del Comité Consultivo Forestal y Ambiental de la RAAN (CCF-A), como un aporte para enriquecer la discusión acerca de la continuidad de los Planes de Aprovechamiento Forestal determinados para extraer la madera apeada por el huracán, pero que no tenían en cuenta la regeneración del bosque ni las estrategias de recuperación de las especies ante este tipo de perturbación. Los nuevos modelos de manejo de bosques huracanados podrían incluir a múltiples actores que tradicionalmente han desestimado los modelos basados en el enfoque de Forestería Comunitaria (ampliamente difundido en la región).

Por otra parte, los resultados muestran comunidades con recursos financieros casi inexistentes y necesidades insatisfechas, lo que podría mejorar mediante la implementación de políticas que incentiven iniciativas productivas para la comercialización y no solo para el autoconsumo. Sin embargo, a juicio del autor, es claro que la precaria infraestructura vial es el obstáculo principal para alcanzar un desarrollo en la región, por lo que se considera de importancia estratégica y prioritaria, una iniciativa por parte de los gobiernos regional y nacional para la adecuación de la carretera principal que atraviesa la RAAN comunicándola con el resto del país.

El análisis y las implicaciones de este caso se hacen extensibles a las políticas nacionales de Nicaragua para la mitigación de los efectos de los huracanes y manejo de

bosques huracanados, teniendo en cuenta que los bosques de la Costa Atlántica han estado expuestos tradicionalmente a la influencia de estos eventos.

4.7 Conclusiones

El estado del bosque huracanado tiene que ser entendido como una oportunidad y no como un problema, pues en este momento se pueden empezar a implementar tratamientos silviculturales y así modelar la composición de especies deseada, de acuerdo a los intereses y objetivos definidos para el bosque. La dualidad existente entre los fines de conservación y de producción del bosque tiene que ser superada mediante un manejo adecuado que delimite áreas huracanadas para producción y áreas para conservación. En la zona fuertemente afectada es conveniente implementar modelos piloto de producción de especies forestales seleccionadas, pues aunque según Luna (2009), un bosque huracanado puede recuperar su estructura y composición aproximadamente 20 años después del evento catastrófico, hay que preguntarse si en realidad interesa que el bosque vuelva a ser el mismo, más aún cuando se circunscribe a un contexto como el de las comunidades miskitas, que tradicionalmente han sido las más pobres de uno de los países más pobres de América Latina. Lo anterior sugiere varias interrogantes: ¿por qué no hacerse actores protagonistas en la recuperación de estos bosques y darle una estructura y composición que favorezcan los intereses de unas comunidades carentes de oportunidades de desarrollo?; ¿Cuándo se van a presentar en el bosque unas condiciones como estas, sin influencia antrópica?; ¿Por qué no abrir paso a las oportunidades que supone el manejo sostenible del bosque ante este evento?

Existen diversos métodos y prácticas silviculturales que pueden ser aplicadas a la regeneración de bosques huracanados, sin embargo su implementación depende, en gran medida, de condiciones financieras y humanas adecuadas, para lo cual conviene incluir diferentes actores en la formulación y ejecución de los Planes Generales de Manejo Forestal en bosques comunitarios. Un adecuado manejo forestal del bosque en recuperación puede incluir las siguientes etapas: establecer objetivos de manejo, delimitar áreas, priorizar especies, definir acciones de manejo y hacer monitoreo del estado de la regeneración de interés. Se pueden implementar acciones de manejo sobre las especies existentes, pero también se pueden implementar acciones para fomentar el establecimiento de especies deseadas que no sean

abundantes, y que se adapten a las condiciones actuales del bosque, lo que en conjunto formaría una estrategia de manejo para la regeneración de este bosque huracanado. La comunidad miskita de Santa Clara (Waspam, RAAN, Nicaragua) posee fuertes estructuras organizacionales, variadas capacidades humanas, fuerza de trabajo y características de infraestructura que le dan la opción de participar activamente en las distintas etapas del proceso de manejo de sus bosques huracanados.

Los resultados de este estudio podrían ser asimilados también para otras regiones tropicales con perturbaciones naturales frecuentes y características similares, mediante el muestreo de regeneración posterior a la perturbación y la medición de algunos atributos de respuesta de las especies ante la misma. La particularidad de cada área hace necesario que se realicen estos muestreos en zonas de características edáficas y climáticas homogéneas; así cuanto más variable el área, más intenso tendría que ser el esfuerzo de muestreo de regeneración y de rasgos funcionales de respuesta a la perturbación. La caracterización funcional de respuesta a la perturbación ha demostrado que la medición de los rasgos capacidad de rebrote y densidad de madera son buenos predictores de la estrategia de recuperación que adoptan las especies, y sus posibles tasas de regeneración, lo que consecuentemente está relacionado con el manejo que se le deba dar a cada especie.

5 BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, L; Louman, B; Galloway, G. 2001. Regeneración de especies arbóreas después del huracán Mitch, en bosques manejados de la costa norte de Honduras. *Revista Forestal Centroamericana* (34): 61-65.
- Arias, D. 2005. Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. *Kurú: Revista Forestal* 2 (5): 1-13.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. CR: 377-406.
- Balzarini M.G.; Gonzalez L.; Tablada M.; Casanoves F.; Di Rienzo J.A.; Robledo C.W. (2008). *Infostat. Manual del Usuario*, Editorial Brujas. Córdoba (AR). 336 p.
- Barrance, A; Beer, J; Boshier, DH; Chamberlain, J; Cordero, J; Detlefsen, G; Finegan, B; Galloway, G; Gómez, M; Gordon, J; Hands, M; Hellin, J; Hughes, C; Ibrahim, M; Kass, D; Leakey, R; Mesén, F; Montero, M; Rivas, C; Somarriba, E; Stewart, J; Pennington, T. 2003. *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. CR. CATIE. 1079 p.
- Boucher, D.1990. Growing back after hurricanes. *Bioscience* (40): 163-166.
- Boucher, D; Vandermeer, J; Yih, K; Zamora, N. 1990, Contrasting hurricane damage in tropical rain forest and pine forest. *Ecology* 71 (5): 2022-2024.
- Boucher, D. 1997. Crecimiento del palo de mayo (*Vochysia furruginea*) en el bosque huracanado de Nicaragua. *Revista del Caribe Nicaraguense WANI* (21): 16-20.
- Brokaw, N. 1985. Gap phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66 (3): 682-687.
- Bounce, H; McLean, J. 1990. Hurricane Gilbert's impact on the natural forests and *Pinus caribaea* plantations of Jamaica. *Commonwealth forestry review* 69 (2): 147-155.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CR). 2000. *Manejo de semillas de 100 especies forestales de América Latina*. Turrialba, CR. (Serie Técnica. Manual Técnico no 41).
- Centro de Mejoramiento Genético y Banco de Semillas Forestales. 1992. *Catálogo de semillas forestales*. Managua, NI. 13 p.
- Chain, A. 2011. *Protocolo para la medición de rasgos foliares, de tallo y generales de la planta de especies de árboles y palmas de dosel en bosques neotropicales*. Turrialba, CR.

- Chambers, R; Conway, G. 1991. Sustainable rural livelihoods: practical concepts for the XXI century. IDS Discussion Paper 296. 33 p.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, S; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Steege, H; Morgan, H; van der Heijden, M; Pausas, J; Poorter, H. 2003. Manual mundial para la medición fácil y estandarizada de rasgos funcionales de plantas. *Australian Journal of Botany* (51): 335-380.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology and evolution* 16 (11): 646-655
- Díaz, S; Gurvich, D; Pérez, N; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37 (1-2): 135-140.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, T. Incorporando los efectos de la diversidad funcional de plantas en la evaluación de servicios ecosistémicos. 2007. *PNAS*. Vol. 104 (52): 20684-20689.
- Di Rienzo, J.A; Casanoves, F; Balzarini, M.G; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C.W. Infostat versión 2011. Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, AR.
- Durigan, G; Figliolia, M; Kawabata, M; Garrido, M; Baitello, J. 1997. Sementes e mudas de árvores tropicais. Sao Paulo, BR. 65 p
- Everham III, E; Brokaw, N. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The botanical review* 62 (2): 113-185.
- FAO. 1977. Guidelines for soil profile description, soil resources management and conservation service, FAO (Land and water division), Rome, Italy.
- Ferrando, J; Louman, B; Finegan, B; Guariguata, M. 2001. Pautas ecológicas para el manejo de Bosques Naturales afectados por huracanes en la costa norte de Honduras. *Revista Forestal Centroamericana* (34): 28-34.
- Finegan, B; Sabogal, C; Reiche, C; Hutchinson, I. 1993. Los bosques húmedos tropicales de América Central: su manejo sostenible es posible y rentable. *Revista Forestal Centroamericana* (6): 17-27.
- Guariguata, M; Kattan, G. comps. 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. CR. 691 p.
- Jiménez, Q; Rojas, F; Rojas, V; Rodríguez, L. 2011. *Árboles maderables de Costa Rica: Ecología y silvicultura*. 2 ed. Santo Domingo de Heredia, CR, INBIO. 360 p.

- Jonson, R. 2008. Intercambio de experiencias en Manejo Forestal Comunitario: Experiencia de la comunidad de Layasiksa RAAN, Nicaragua. Memoria del taller sobre manejo forestal comunitario, políticas forestales e incidencia política. CR. 89 p.
- Kreimann, R. 2010.. Extracción de madera caída posterior al huracán Félix: una sistematización de dos experiencias en la RAAN. Managua. NIC. 85 p.
- López, C. 2009. Comportamiento de la regeneración natural en el bosque húmedo tropical latifoliado año y medio después del paso del huracán Félix. Revista WANI (58): 33-34.
- Louman, B; de Camino, R. 2002. Aspectos Generales. Planificación del Manejo Diversificado de bosques latifoliados húmedos tropicales. Turrialba, CR. CATIE (Serie técnica. Manual técnico no 56): 3-54.
- Luna, G. 2009. Los bosques de la RAAS 20 años después del huracán Juana. Revista WANI (58) pg 47-51.
- Martín, B; González, JA; Díaz, S; Castro, I; García, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. Ecosistemas 16(3): 69-80.
- Martínez, E. 2006. Caracterización morfométrica de frutos y semillas de nance. Revista Chapingo Serie Horticultura 12 (1):11-17.
- MASANGNI. 2010. Plan General de Manejo Forestal comunidad de Santa Clara, municipio de Waspam. 68 p.
- Mcclean, M; Williamson, M. 2010. La lucha por el territorio Amasau por el pueblo indígena mayangna de Awastigni. NIC. 23 p.
- Miranda, M. 2009. Memoria del impacto social y ambiental del huracán Félix. Revista WANI (58): 16-21.
- Osborne P, 2000. Tropical Ecosystems and Ecological concepts. Cambridge, UK. Cambridge University Press. 464 p.
- Pérez, M. 2000. Composición y diversidad de los bosques de la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua: una base para el manejo sostenible. Tesis Maestría. CATIE. Turrialba. CR. 155 p.
- Pérez, M. 2001. Composición y diversidad de los bosques de la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua: una base para el manejo sostenible. Revista Forestal Centroamericana (34): 66-72.

- Petchey, O; Gaston, K. 2006. Functional Diversity: back to the basics and looking forward. *Ecology letters* 9: 741-758.
- Picket, S; White, P. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic press INC, 472 p.
- Pinelo, G. 2000. Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la reserva de la Biósfera Maya, Petén, Guatemala. CR. 52 p.
- Pinelo, G. 2004. Manual de inventario forestal integrado para unidades de manejo. CR. 47 p.
- Poorter, L; Wright, S; Paz, H; Ackerly, D; Condit, R; Ibarra, G; Harms, K; Licona, J; Martínez, M; Mazer, S; Muller, H; Peña, M; Webb, C; Wright, I. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89 (7): 1908-1920.
- Proyecto Corredor Biológico del Atlántico. 2003. Plan de Desarrollo Comunitario de Awastigni. 45 p.
- Quirós, D; Bermúdez, G; Louman, B; de Camino, R. 2002. Los planes de manejo como herramienta para la planificación. *Planificación del Manejo Diversificado de bosques latifoliados húmedos tropicales*. Turrialba, CR. CATIE (Serie técnica. Manual técnico no 56): 213-251.
- Rodríguez, J; Sinaca, P; Jamangapé, G. 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. MX. 109 p.
- Sabogal, C; de Jong, W; Pokorny, B; Louman, B. eds. 2008. *Manejo Forestal Comunitario en América Latina: Experiencias, lecciones aprendidas y retos para el futuro*. ID. 294 p.
- Schwartz, W. 2009. Programa Forestal Nacional desarrollándose en la Región Autónoma del Atlántico Norte. *Revista WANI* (58): 5-15.
- Thompson, J; Brokaw, N; Zimmerman, J; Waide, R; Everham, E; Lodge, D; Taylor, C; García, D; Fluet, M. 2002. Land use history, environment and tree composition in a tropical forest. *Ecol. Appl.* (12): 1344-1363.
- Van Gelder, H.A; Poorter, L; Sterck, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* (171): 367-378.
- Vandermeer, J; Granzow, I; Boucher, D. 1997. Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua. *Biotropica* 29 (2): 151-161.
- Walker, B; Langridge, J. 2002. Measuring Functional Diversity in Plant Communities with Mixed Life Forms: A Problem of Hard and Soft Attributes. *Ecosystems* 5: 529-538.

- Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2: 95–113.
- Walker, L; Lodge, D; Brokaw, N; Waide, R. 1991. An introduction to Hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23(4a): 313-316.
- Weaver, P. 1986. Perturbaciones causadas por huracanes y recuperación del bosque muy húmedo montaña baja de las montañas de Luquillo (Puerto Rico). Actas del primer seminario internacional sobre manejo de bosque tropical húmedo en la región de Centroamérica. HN.
- Williamson, G; Wiemann, M. 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany* 97: 519-524.
- Wright, S; Kitajima, K; Kraft, N; Reich, P; Wright, I; Bunker, D; Condit, R; Dalling, J; Davies, S; Díaz, S; Engelbrecht, B; Harms, K; Hubell, S; Marks, C; Ruiz, M; Salvador, C; Zanne, A. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. 2010. *Ecology* 91 (12): 3664-3674.
- Yih, K; Boucher, D; Vandermeer, J; Zamora, N. 1991. Recovery of the rain forest of southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan. *Biotropica* 23(2): 106-113.
- Zimmerman, J; Covich, A. 2007. Damage and Recovery of riparian sierra palms after hurricane Georges: influence of topography and Biotic Characteristics. *Biotropica* 39 (1): 43-49.
- Zimmerman, J; Everham III, E; Waide, R; Lodge, D; Taylor, C; Brokaw, N. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. 1994. *Journal of ecology* 82 (4): 911-922.

6 ANEXOS

Anexo 1. Especies seleccionadas para el estudio

Nombre científico	Familia	Nombre común	Tipo funcional
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	Indio desnudo	1
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	Burseraceae	Kerosen	4
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	Lechera	4
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Tiliaceae	Peine mico	1
<i>Hymenaea courbaril</i>	Fabaceae	Guapinol	5
<i>Tabebuia guayacan</i>	Bignoniaceae	Cortez	4
<i>Virola koschnyi</i> Warb.	Myristicaceae	Sebo	5
<i>Calophyllum brasiliense</i> var. <i>rekoi</i> (Standl.) Standl.	Clusiaceae	Santa maría	5
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	Clusiaceae	Leche maría	3
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	Palo de agua	1
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Fabaceae	Comenegro	6
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	Chrysobalanaceae	Barazón	3
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	Combretaceae	Guayabo negro	6
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpigiaceae	Nancite	4
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire	Araliaceae	Mano león	2
<i>Cordia bicolor</i> A. DC.	Boraginaceae	Muñeco	1
<i>Vochysia ferruginea</i> Mart.	Vochysiaceae	Zopilote	1
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	Meliaceae	Cedro macho	7
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex record	Fabaceae	Mora	3
<i>Swietenia macrophylla</i> King	Meliaceae	Caoba	5
<i>Stryphnodendron microstachyum</i> Poepp.	Fabaceae	Guanacaste blanco	1
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Simaroubaceae	Aceituno	2
<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	Flacourtiaceae	Plomo	6
<i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq.	Fabaceae	Sangreguero	3
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	Euphorbiaceae	Nancitón	4
<i>Cecropia insignis</i>	Cecropiaceae	Guarumo blanco	2

Anexo 2. Usos de las especies seleccionadas

NOMBRE COMUN	NOMBRE CIENTIFICO	FAMILIA	USOS
Indio desnudo	<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	cercas vivas, medicinal, artículos pequeños y livianos
Kerosen	<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	medicinal, leña, construcción
Lechera	<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	forrajera, comestible, medicinal, leña, carpintería, construcción
Peine mono	<i>Apeiba tibourbou</i>	Tiliaceae	aceite, amarras, artículos livianos
Guapinol	<i>Hymenaea courbaril</i>	Caesalpiniaceae	construcción pesada, ebanistería fina, comestible, resina, medicinal, melífera
Cortez	<i>Tabebuia guayacan</i>	Bignoniaceae	ebanistería fina, construcción pesada, leña, medicinal, ornamental
Sebo	<i>Virola koschnyi</i>	Myristicaceae	contrachapados, carpintería, aceite, medicinal
Santa maria	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Clusiaceae	construcción, carpintería, medicinal
Leche maria	<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	construcción, carpintería, medicinal, resina
Palo de agua	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	carpintería, construcción liviana, colorante, ornamental
Comenegro	<i>Dialium guianense</i>	Caesalpiniaceae	comestible, construcción pesada (maquinaria adecuada)
Barazón	<i>Hirtella triandra</i>	Chrysobalanaceae	construcción pesada
Guayabo negro	<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	construcción pesada, ebanistería fina, carpintería, contrachapados
Nancite	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	comestible, construcción, carpintería, postes, leña, medicinal
Mano león	<i>Schefflera morototoni</i>	Araliaceae	no tiene usos conocidos
Muñeco	<i>Cordia bicolor</i>	Boraginaceae	carpintería, construcción liviana
Zopilote	<i>Vochysia ferruginea</i>	Vochysiaceae	ornamental, construcción interna, artículos livianos, contrachapados
Cedro macho	<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	construcción interna, ebanistería, contrachapados, artesanía, aceite,
Mora	<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	construcción y carpintería en general, postes
Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	ebanistería fina, construcción interna, contrachapados, melífera, medicinal
Guanacaste blanco	<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	Mimosaceae	no tiene usos conocidos
Acetuno	<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	ornamental, medicinal, aceite, construcciones livianas, carpintería, artesanías
Plomo	<i>Zuelania guidonia</i>	Flacourtiaceae	construcción interna, carpintería, cultural
Sangreguero	<i>Pterocarpus officinalis</i>	Fabaceae	medicinal, carpintería, contrachapados, cultivo de mariposas
Nancitón	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	Euphorbiaceae	construcción pesada, postes, ebanistería, taninos
Guarumo blanco	<i>Cecropia insignis</i>	Cecropiaceae	no se conocen usos generalizados

Anexo 3. Análisis de la varianza multivariado para los grupos funcionales

Cuadro de Análisis de la Varianza (Wilks)

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Conglomerado	1,3E-04	17,20	30	62	<0,0001

Cuadro de Análisis de la Varianza (Pillai)

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Conglomerado	3,33	6,29	30	95	<0,0001

Cuadro de Análisis de la Varianza (Lawley-Hotelling)

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Conglomerado	67,12	29,98	30	67	<0,0001

Cuadro de Análisis de la Varianza (Roy)

F.V.	Estadístico	F	gl (num)	gl (den)	p
Conglomerado	50,18	158,90	6	19	<0,0001

Prueba Hotelling Alfa=0,05

Error: Matriz de covarianzas común gl: 19

Conglomerado	DM	H/D	Hmax	MS	CR	n					
7	0,54	0,73	50,00	24,34	1,00	1	A				
2	0,31	1,02	25,40	0,05	0,32	3		B			
6	0,60	1,01	40,00	0,14	0,92	3			C		
5	0,53	0,72	40,00	1,99	0,78	4				D	
1	0,38	0,66	29,50	0,06	0,50	6					E
3	0,53	0,84	25,68	0,70	0,55	4					F
4	0,62	0,61	33,86	0,26	0,60	5					G

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$)

Anexo 4. Coeficientes de correlación de Spearman para rasgos y abundancias

	DM	H/D	Hmax	MS	CR	BRINZALES	LATIZALES	FUSTALES	REBROTE
DM	1,00	0,53	0,09	0,06	4,2E-03	0,46	0,24	0,16	0,18
H/D	-0,13	1,00	0,61	0,95	0,85	0,27	0,39	0,10	0,10
Hmax	0,34	-0,11	1,00	0,15	9,8E-04	0,44	0,76	0,48	0,21
MS	0,38	-0,01	0,29	1,00	0,01	0,19	0,47	0,23	0,18
CR	0,54	0,04	0,61	0,50	1,00	0,38	0,82	4,5E-03	0,01
BRINZALES	-0,15	0,23	0,16	0,27	0,18	1,00	6,2E-04	0,77	0,42
LATIZALES	-0,24	0,18	0,06	0,15	0,05	0,63	1,00	0,08	0,06
FUSTALES	0,28	0,33	0,14	0,24	0,54	0,06	0,35	1,00	2,4E-03
REBROTE	0,27	0,33	0,26	0,27	0,49	0,17	0,38	0,57	1,00

Anexo 5. Valores de los rasgos funcionales para cada especie

ESPECIE	CÓDIGO	DM (gr/cm ³)	H/D (m/cm)	Hmax (m)	MS (gr)	CR (%)
<i>Simarouba amara</i>	SIMAAM	0,39	1,17	30,1	0,11	0,4
<i>Swietenia macrophylla</i>	SWIEMA	0,44	0,82	40	0,4	0,81
<i>Virola koschnyi</i>	VIROKO	0,49	0,64	40	1,18	0,8
<i>Carapa guianensis</i>	CARAGU	0,54	0,73	50	24,34	1
<i>Dialium guianense</i>	DIALGU	0,63	1	45	0,29	0,81
<i>Tabebuia guayacan</i>	TABEGU	0,74	0,62	36,8	0,01	0,65
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	STRYMI	0,46	0,64	19,5	0,1	0,5
<i>Hymenaea courbaril</i>	HYMECO	0,61	0,64	40	4,4	0,81
<i>Cecropia insignis</i>	CECRIN	0,2	0,93	30,6	0	0,3
<i>Terminalia amazonia</i>	TERMAM	0,6	0,97	45	0,01	1
<i>Bursera simaruba</i>	BURSSI	0,37	0,63	32	0,05	0,5
<i>Tetragastris panamensis</i>	TETRPA	0,61	0,52	31,3	0,29	0,7
<i>Symphonia globulifera</i>	SYMPGL	0,41	0,87	28	2,02	0,71
<i>Brosimum alicastrum</i>	BROSAL	0,61	0,64	37,4	0,7	0,5
<i>Schefflera morototoni</i>	SCHEMO	0,35	0,96	15,5	0,04	0,26
<i>Vatairea lundellii</i>	VATALU	0,56	0,74	22	0,4	0,5
<i>Cordia bicolor</i>	CORDBI	0,34	0,73	24,8	0,02	0,5
<i>Byrsonima crassifolia</i>	BYRSCR	0,59	0,65	29,5	0,3	0,65
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	HYERAL	0,55	0,61	34,3	0	0,5
<i>Vochysia guatemalensis</i>	VOCHGU	0,39	0,53	40	0,13	0,5
<i>Apeiba tibourbou</i>	APEITI	0,35	0,66	25,67	0	0,5
<i>Zuelania guidonia</i>	ZUELGU	0,56	1,06	30	0,11	0,95
<i>Pterocarpus officinalis</i>	PTEROF	0,52	0,96	30	0,17	0,5
<i>Calophyllum brasiliense</i>	CALOBR	0,56	0,8	40	1,99	0,68
<i>Hirtella triandra</i>	HIRTTR	0,61	0,79	22,7	0,19	0,5
<i>Vochysia ferruginea</i>	VOCHF	0,39	0,78	35	0,03	0,5

DM. Densidad de madera

H/D. Relación altura/diámetro

Hmax. Tamaño del árbol adulto (altura máxima)

MS. Masa de semillas

CR. Capacidad de rebrote

Anexo 6. Coordenadas planas de las parcelas establecidas.

PARCELA	NORTE	OESTE
P1	14,4233639	-84,1413333
P2	14,4195833	-84,1440278
P3	14,4163056	-84,147
P4	14,4123611	-84,1494444
P5	14,4210833	-84,1410833
P6	14,4168889	-84,14275
P7	14,4126111	-84,1444167
P8	14,4214167	-84,1427222
P9	14,4179722	-84,1455
P10	14,4143056	-84,14825
P11	14,4189722	-84,1419167
P12	14,4146944	-84,1436111

