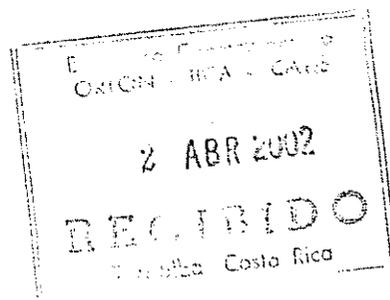


**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**



**CARACTERIZACION DE LA VEGETACION Y EFECTOS DE BORDE EN LA COMUNIDAD DE
ÁRBOLES Y LIANAS DE REMANENTES DE BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL REGION
HUETAR NORTE, COSTA RICA**

POR

LUZ ANGELA FORERO MOLINA

CATIE

Turrialba, Costa Rica
2001

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO

**CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACION Y EFECTOS DE BORDE EN LA
COMUNIDAD DE ÁRBOLES Y LIANAS DE REMANENTES DE BOSQUE MUY
HUMEDO TROPICAL REGION HUETAR NORTE, COSTA RICA**

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

Magíster Scientiae

Por

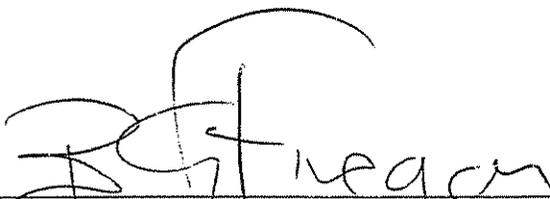
✓
LUZ ANGELA FORERO

Turrialba, Costa Rica
2001

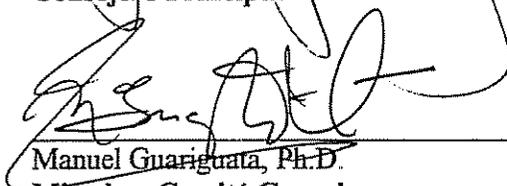
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

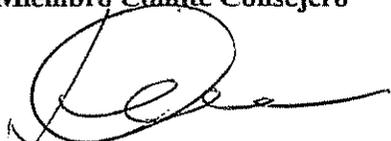
FIRMANTES:



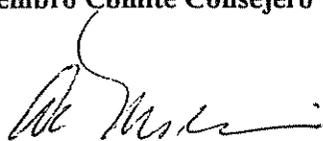
Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



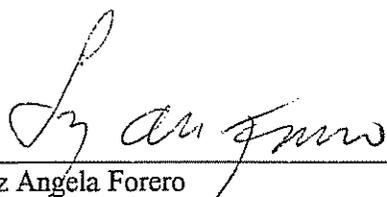
Manuel Guariguata, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Ali Moslemi, Ph.D.
Director Escuela de Posgrado



Luz Angela Forero
Candidata



Dedicatoria

A mis más fervientes y amorosos admiradores

Papá y Mamá , porque siempre han creído en mi y me han dado todo su apoyo.

A mis queridos hermanos y mis adorados sobrinos.

A Oscar por permanecer siempre durante esta hermosa época como mi compañero incondicional.

Agradecimientos

A la OEA, por su apoyo financiero, que hicieron posible mi permanencia en CATIE.

A la Fundación WWF Costa Rica, que con su apoyo financiero facilitaron la realización del trabajo de tesis.

A FUNDECOR, por su apoyo logístico y financiero para el desarrollo de mi tesis en el área de estudio.

A mi consejero principal, Bryan Finegan por la orientación, su paciencia, el apoyo moral, su compromiso y lo mas importante...por su amistad.

A Diego Delgado, por su orientación, el apoyo e interés en esta investigación.

A Sergio Velásquez, por su amistad, sus enseñanzas y su vocación de servicio.

A todos los amigos y compañeros de Prosi bona, Edwin Pereira, Vicente Herra, Lidieth Marin, y Hugo Brenes, además de Over Herrera; quines siempre tuvieron la buena disposición de ayudarme.

A mis grandes amigos, Marquito, Karlita, Perlita, Jaimito, Tañita, Karencita y su retoñito Sarita que me brindaron su noble corazón y llenaron de felicidad mi vida en CATIE.

A todos los funcionarios de CATIE, desde postgrado, administración, transporte, contabilidad....porque siempre hicieron mas fácil y agradable mi estadía en CATIE.

A mis padres otra vez porque se aguantaron dos años sin mi.

A mi adorado Oscar que tuvo que soportar los altibajos en mi ánimo.

Y ni mas faltaba....A la nenita, mi mascota temporal que me dio la posibilidad de tener además de mi misma..alguien a quien cuidar.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivo General.....	3
1.2 Objetivos Específicos	3
Con respecto a la caracterización florística y estructural de los fragmentos	3
Con respecto a la variación florística y estructural por efecto de la distancia al borde	4
1.3 Hipótesis.....	4
2. REVISION DE LITERATURA	6
2.1 Deforestación y fragmentación	6
2.2 Bosques manejados para la producción de madera y la búsqueda de su sostenibilidad ecológica	15
3. METODOLOGÍA.....	18
3.1 Descripción del área de estudio.....	18
3.2 Población y muestreo	23
3.3 Análisis de los datos.....	25
4. RESULTADOS	30
4.1 Caracterización general.....	30
4.2 Caracterización florística y estructural de los fragmentos	30
4.2.1 Composición.....	30
4.2.1.1 Comparación de los fragmentos para la vegetación ≥ 10 cm d.a.p.....	30
4.2.1.2 Comparación de los fragmentos para la vegetación $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm.....	34
4.2.1.3 Caracterización fitosociológica de los fragmentos.....	34
4.2.1.3.1 Ordenación por Decorana.....	34
4.2.1.3.2 Análisis de conglomerado.....	36
4.2.2 Riqueza y Diversidad.....	38
4.2.3 Estructura.....	40
4.3 Variación florística y estructural con respecto a la distancia al borde.....	43
4.3.1 Composición de la vegetación ≥ 10 cm d.a.p.....	43
4.3.2 Composición de la vegetación $\leq 2.5 \geq 9.9$ cm d.a.p.....	47
4.3.3 Riqueza y diversidad	49
4.3.4 Estructura.....	52
5. DISCUSION	56
5.1 Caracterización florística y estructural de los fragmentos	56
5.1.1 Generalidades.....	56
5.1.2 Composición y diversidad	56
5.1.3 Estructura	63
5.2 Variación florística y estructural con respecto a la distancia al borde.....	63
5.2.1 Generalidades.....	63
5.2.2 Composición y diversidad.....	64
5.3 Estructura.....	66
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	68
7. BIBLIOGRAFIA.....	69
7. Anexos	76
Anexo 2: Características de los fragmentos respecto a las 10 especies con mayor IVI para cada uno de los fragmentos	77
Anexo 3: Abundancia relativa y absoluta de todas las especies y sus respectivas familias.....	78

Anexo 4: Familias reportadas para cada uno de los fragmentos (individuos ≥ 10 cm d.a.p.). 1.8 ha en Rojomaca, Paniagua y Ladrillera3; 1.0 ha en Ladrillera1; 0.8 has en Selva Verde 87

Forero M., Luz A. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical en la región Huetar Norte de Costa Rica.

Palabras clave: Fragmentación, borde, composición florística, riqueza florística, diversidad florística, estructura horizontal, bosques fragmentados Huetar Norte, bosque muy húmedo tropical, tipos de bosque, bosque terraza aluvial, bosque de topografía ondulada

Resumen

El desconocimiento de la tolerancia de las especies arbóreas a las perturbaciones por el aprovechamiento, sumadas a los efectos por la fragmentación, genera la necesidad de conocimiento acerca de la sostenibilidad de los fragmentos de bosques productores de madera. Con el fin de evaluar el efecto de borde sobre la composición, estructura y diversidad vegetal en remanentes de bosque muy húmedo tropical, y los efectos de la fragmentación sobre la presencia de las especies arbóreas en los parches, considerando las diferencias en la distribución de las especies por preferencias de sitio, se realizó un estudio en cinco fragmentos de bosque muy húmedo, ubicados dentro del Cantón de Sarapiquí, Distrito de Heredia, Costa Rica.

Se establecieron 36 PPM (parcelas permanentes de muestreo) de 20 m x 100 m y se procuró el establecimiento de 9 parcelas en cada fragmento, distribuidas de acuerdo con la distancia al borde en tres categorías: borde, a 150 m del borde y ≥ 300 m del borde. Para el estudio se seleccionaron bordes con una edad desde la formación de al menos 20 años, con una matriz de potreros. En un primer muestreo se midieron, registraron e identificaron todas las especies de árboles, palmas y lianas con diámetros a la altura del pecho (d.a.p.) ≥ 10 cm. En un segundo muestreo se midieron y registraron todas las lianas y 13 especies arbóreas entre $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm d.a.p. Dichas especies fueron seleccionadas bajo criterios de agrupación por gremios forestales de acuerdo con las necesidades de luz y la historia de vida, en generalistas, intermedias y heliófitas durables. También se midieron variables asociadas a perturbación como: árboles muertos, ocupación de copa por lianas, forma de la copa

Se efectuaron Análisis Multivariado, DECORANA y de Conglomerados para la caracterización fitosociológica de los fragmentos como parte del análisis de composición florística. Además, se hicieron análisis de varianza, covarianza, pruebas de comparación múltiple y regresión lineal bajo el modelo de "Bloques Generalizados Completos al Azar", con el fin de buscar patrones de composición, estructura y diversidad con respecto a la distancia al borde.

Las pruebas de análisis multivariado indicaron diferencias en composición entre fragmentos, identificando dos tipos de bosque, con diferencias además en diversidad y riqueza. Las diferencias en composición entre tipos de bosque parecen estar ligadas a las condiciones de sustrato, como tipos de suelo – Ultisoles e Inceptisoles- y topografía. Con relación al borde, la abundancia de especies familia Euphorbiaceae, una menor población de palmas, una mayor acumulación de área basal y la dominancia relativa de heliófitas durables y generalistas en la clases diamétricas 20-29 y 30-39 cm d.a.p. fueron comunes en las parcelas de borde. Patrones de riqueza y diversidad con respecto a la distancia al borde no fueron evidentes, como tampoco en las variables consideradas como indicadores de perturbación -árboles muertos, ocupación de copa por lianas y forma de la copa-.

Se concluye que los efectos de borde en fragmentos de edades de formación cercanas a los 20 años, son evidentes a nivel de estructura de la vegetación, pero sus efectos son menos marcados sobre la composición y ausentes en términos de diversidad. No se encontró ninguna evidencia de un mayor grado de perturbación natural en los bordes de los fragmentos en comparación con sitios alejados de los bordes. Así mismo se concluye que la fragmentación puede ser determinante en la presencia de algunas especies dentro del paisaje debido a los efectos de barrera que cumple la matriz, aunado a las diferencias en la distribución espacial por preferencias de sitio de las especies.

Forero M., Luz A. 2002. Characterization of vegetation and edge effects on trees and lianas community in forest remnants of tropical wet forests in Huetar Norte region, Costa Rica.

Key words: Fragmentation, edge effects, floristic composition, floristic richness, plant diversity, horizontal structure, fragmented forest, Huetar Norte region, tropical wet forests, vegetation types, alluvial terraces forest, rolling terrain.

Abstract

Lack of knowledge of the tolerance of tree species to the disturbances of timber harvesting, combined with the effects of fragmentation, creates a need for studies of the sustainability of forest fragments managed for timber production. With the aim of evaluating edge effects on the composition, structure and diversity of the vegetation of tropical wet forest fragments, as well as fragmentation effects on the presence of tree species in isolated patches (while considering the effects of site preferences on species distributions), a study of five tropical wet forest fragments was carried out in Sarapiquí Canton, La Virgen District, Heredia Province, Costa Rica.

36 permanent plots of 2000 m² (20 m x 100 m) were established, attempting the establishment of 9 plots in each fragment, distributed at 3 distances to edge: edge, at 150 m to edge and at ≥ 300 m to edge. Edges of at least 20 years since formation, with a matrix of pasture, were selected for the study. All species of trees, palms and lianas ≥ 10 cm d.b.h. were measured, recorded and identified. Also, all species of lianas and 13 species of trees $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm d.b.h. were measured and recorded; the latter tree species were selected following the criteria of ecological species groups for tropical wet lowland forests (based on light requirements and life history), and were grouped as generalists, intermediate species and long lived-pioneer species. Variables associated with disturbance were also included in the measurements: dead trees, crown cover by lianas, and crown shape.

Multivariate Analysis - DECORANA and Cluster Analysis - were used for the phytosociological characterization of the fragments. Additionally, ANOVA, ANCOVA, multiple comparison tests, and linear regression were applied in the framework of a "General Randomized Block Design" model in order to look for patterns in composition,

structure and diversity related to edge distance. Multivariate analysis results showed differences in composition, plant diversity and plant richness between fragments, evidencing two types of forests. Some individual families and species of tree showed statistically significant variations of abundance and basal area related to edge distances, and there was significantly greater relative dominance of both long-lived pioneers and generalists in the 20-29 y 30-39 cm d.b.h. classes. On the other hand, there were no statistically significant differences in plant diversity and richness between interior and edge plots, neither was there evidence of increased disturbance at fragment edges, on the basis of the variables dead trees, liana cover in tree crowns and crown form.

We conclude that edge effects are evident in relation to vegetation structure in fragments of at least 20 years of age following formation, but are less evident for forest composition, and are absent in relation to plant diversity. No evidence was found of increased natural disturbance rates at edges in these fragments, in comparison with sites at some distance from edges. Moreover, it is concluded that fragmentation can define the distribution of some species within the landscape, especially by matrix barrier effects, in addition to differences linked to species site preferences and historical disturbances of both natural and human origin.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1: Características de los cinco fragmentos de bosque, Sarapiquí, Costa Rica. Abreviaturas: (A) bosque aprovechado, (S) bosque aun sin aprovechamiento, (MF) con manejo forestal, (C) bajo conservación.....	21
Cuadro 2: Especies arbóreas tomadas en cuenta para el estudio del sotobosque caracterizadas por la historia de vida y necesidades de regeneración en bosque húmedo tropical. A excepción de <i>Croton schiedeanus</i> , todas las especies son de dosel superior.	24
Cuadro 3: Calificación para ocupación de copa y condición de mortalidad de árboles.....	24
Cuadro 4: IVI y abundancia promedio (desviación estándar) a nivel de familias, especies y gremios forestales. Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P > F = 0.05$).....	33
Cuadro 5: Medias (desviaciones estándar) abundancia (N) de especies $\geq 2.5 \leq 9.9$	34
Cuadro 6: Distribución de las promedios de IVI de las especies que marcaron la diferencia entre los dos tipos de bosque separados por el análisis de Conglomerados.....	37
Cuadro 7: Promedios, (desviación estándar entre paréntesis) del número de familias, géneros y especies en 0.2 ha.....	38
Cuadro 8: Medias (desviaciones estándar) de los índices de diversidad α - Fisher, H' Shannon, D' Simpson, evaluados para cada uno de los fragmentos.....	39
Cuadro 9: Medias (desviación estándar) de la abundancia y el área basal evaluada por fragmento.....	41
Cuadro 10: Distribución de medias de abundancia por clase diamétrica para, N: población total, HD:Heliófitas durables, GEN: Generalistas, HE: Heliófitas efímeras (solo para la clase diamétrica 30-39 cm d.a.p).....	42
Cuadro 11: Medias (desviación estándar) para cada uno de los fragmentos, de abundancia de lianas y árboles muertos (desraizados, quebrados y cortados) ≥ 10 cm d.a.p; además de la proporción de ocupación de copa de árboles por lianas para 0.2 ha.	43
Cuadro 12 : Abundancia promedio (desviación estándar) de familias de importancia ecológica para las tres categorías 1) borde 2) 150 m borde 3) ≥ 300 m de distancia al borde en todos los fragmentos.....	44
Cuadro 13: Medias IVI especies (desviación estándar). Gremio forestal: G-eneralistas, I-ntermedias HD-Heliófitas durables, HE-Heliófitas efímeras. Distancias al borde: 1-borde, 2-150 m, 3) ≥ 300 m.....	45
Cuadro 14: Variables medidas en individuos ≥ 10 cm d.a.p que se relacionaron significativamente con las covariables identificadas como indicadoras de perturbación por aprovechamiento de madera.....	46

Cuadro 15: Promedio de IVI's (desviación estándar) de los gremios forestales respecto a las tres categorías 1) borde 2)150 m borde 3) ≥ 300 m de distancia al borde en todos los fragmentos.	47
Cuadro 16: Medias de abundancia (desviación estándar) para algunas especies ($\leq 2.5 \geq 9.9$ cm d.a.p) y gremios forestales, respecto a la distancia al borde: 1- borde, 2-150 m, 3- ≥ 300 m.	48
Cuadro 17: Variables medidas en individuos $\leq 2.5 \geq 9.9$ cm d.a.p que se relacionaron significativamente con la covariable área de caminos, originados por aprovechamiento de madera.	48
Cuadro 18: Medias (desviación estándar) de índices de diversidad de acuerdo con la distancia al borde: 1-borde, 2- 150 m, 3- ≥ 300 m para cada uno de los fragmentos.	49
Cuadro 19: Medias (desviación estándar) de abundancia y área basal de acuerdo con la distancia al borde: 1-borde, 2-150 m, 3- ≥ 300 m para cada uno de los fragmentos.	52
Cuadro 20: Abundancia (desviación estándar) de árboles y gremio forestal por clase diamétrica, de acuerdo con la distancia al borde: 1-borde, 2- 150 m, 3- ≥ 300 m, para todos los fragmentos. Letras distintas entre categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P > F = 0.05$).	54
Cuadro 21: Abundancia de heliófitas durables y efímeras prevalecientes en los bordes en las clases diamétricas 20-29 y 30-39 cm d.a.p.	55
Cuadro 22: Media (desviación estándar) del número de árboles muertos de acuerdo con la distancia al borde: 1-borde, 2- 150 m 3- ≥ 300 m, en todos los fragmentos.	55

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Ubicación de la zona de estudio.....	19
Figura 2: Órdenes de suelo predominantes en la zona de estudio.....	22
Figura 3: Análisis de Correspondencia de especies y parcelas en un gradiente de composición.....	35
Figura 4: Dendrograma de clasificación de los tipos de bosque por similitud en la composición florística.....	37
Figura 5: Curvas aleatorizadas de acumulación A) área, especies B) Individuos, especies en los fragmentos.....	39
Figura 6: Medias y coeficientes de variación de los índices de diversidad para cada uno de los fragmentos: A) α' (α -Fisher) B) H' (Shannon) C) D' (Simpson).....	40
Figura 7: Tendencias de A) diversidad α , B) H' , C) D' en un gradiente de intensidad de perturbación 3-Borde, 2-Intermedio 3-Interior para cada uno de los fragmentos.....	50
Figura 8 Curvas de acumulación especies-área para A) Rojomaca B) Paniagua C) Ladrillera 3 D) Ladrillera 1- Selva Verde de acuerdo con la distancia al borde.....	51
Figura 9: Curvas de acumulación especies-individuos de acuerdo con la distancia al borde para A) Ladrillera3 B) Paniagua C) Rojomaca D) Ladrillera1-Selva Verde.....	52

1. INTRODUCCIÓN

Hasta hoy se conoce muy poco sobre las consecuencias de la fragmentación del bosque húmedo tropical en aspectos como la distribución de especies vegetales dentro y entre fragmentos y en el paisaje (diversidad α y β). Muchos de los posibles efectos que se asume podrían ocurrir a raíz de la fragmentación se basan en supuestos, y los resultados de muchos trabajos de investigación en este campo han sido contradictorios (por ejemplo: Laurance & Bierregaard 1996, Margules 1996; Davies & Margules 1998; Margules *et al.* 1998); debido a la dependencia de los cambios asociados a la fragmentación con muchas variables o características particulares del entorno tales como la perturbación histórica a la que hayan sido sometidos los fragmentos, el clima predominante, las condiciones de sitio, la riqueza y composición del bosque, el tamaño y la forma del fragmento, el tipo de matriz que lo rodea, el tiempo de fragmentación, el efecto de borde, la distancia con respecto a otros fragmentos, la capacidad de respuesta de las especies a la presión antrópica, entre muchas otras, las cuales hacen difícil poder hacer predicciones generalizadas de los cambios y la evolución de las comunidades vegetales en los remanentes boscosos.

Conocer la magnitud y dirección de las alteraciones producidas por la fragmentación, en remanentes de bosques perturbados y no perturbados, en un área o paisaje delimitado, nos permitirá hacer predicciones sobre la sostenibilidad y la viabilidad de las poblaciones de especies vegetales presentes; es decir, valorar si la dinámica natural en estos fragmentos ha sido modificada con respecto a bosques sin interferencia humana (Viana & Tabanes, 1996; citado por Tabanes 1997). Asimismo, permitirá inferir sobre las especies vegetales o grupos de especies que se ven favorecidas y desfavorecidas ó se han adaptado a las condiciones de perturbación provocadas por la fragmentación. Existe interés además, en generar conocimiento acerca de la sostenibilidad de los fragmentos de bosques productores de madera, puesto que se desconoce la tolerancia de las especies arbóreas a las perturbaciones por el aprovechamiento, sumadas a los efectos por la fragmentación; de esta manera se podrían considerar pautas de manejo que garanticen la sostenibilidad de los bosques fragmentados

Muchos estudios sobre fragmentación se han realizado en fragmentos de bosque natural sin ninguna perturbación por extracción de madera. Este es el caso del Proyecto de

"Dinámica biológica" de los Bosques Fragmentados en Brasil (BDFFP, siglas en inglés) ubicado a 70 km de Manaus en la Amazonía Central; con un diseño experimental de fragmentos de bosque húmedo tropical creados artificialmente entre 1980 y 1984 y rodeados por una matriz de pasturas (descrito por Lovejoy 1986). Los estudios llevados a cabo en este proyecto han brindado información relevante acerca de los cambios ocurridos en la dinámica de estos bosques; sin embargo, la problemática del fenómeno de la fragmentación de los bosques en Costa Rica tiene otro contexto. Durante un periodo de cinco años (1986-1991) la tasa de deforestación estimada fue de 4,2 % anual (450 Km²) de tal forma que para 1991 el país tenía una cobertura forestal de bosque perennifolio del 29 % (14.000 Km²) (Sánchez-Azofeifa 2001). Considerando solamente los bosques primarios productivos, en 1992 estos comprendían 218.374 ha (Centro Científico tropical 1991) y para 1997 según Muller y Solís (citado por Gallo 1999) el bosque primario productivo se había reducido a 200.000 ha por efectos de la deforestación. Como resultado de la deforestación se tiene actualmente un paisaje boscoso fragmentado, principalmente en la región Huetar Norte (Gallo 1999), siendo esta una de las zonas productoras de madera más importantes del país.

Esta extensión de bosques fragmentados aprovechados y/o con potencial para extracción de madera, se está reduciendo poco a poco y es indispensable generar conocimientos para evaluar y llegar a predecir la incidencia de la fragmentación en los patrones de composición y distribución de las especies vegetales en estos bosques; así como determinar si las perturbaciones por la actividad maderera están acelerando algún cambio dentro del bosque fragmentado. De hecho la fragmentación y el aprovechamiento de estos bosques pueden estar modificando la distribución de algunas especies arbóreas dentro del fragmento o en el paisaje.

Es probable que se pueda detectar variaciones más notables en la composición y diversidad vegetal en fragmentos con bordes no tan recientes, por ejemplo con edades de formación cercanas o superiores a los 20 años. En estos fragmentos esperaríamos encontrar evidencias de la sucesión de los procesos de adaptación del bosque a los cambios en la dinámica ecológica.

En la medida que las investigaciones arrojen información confiable acerca de la composición y la dinámica ecológica de estos bosques, y se puedan hacer predicciones

sobre los cambios provocados en la vegetación arbórea por la fragmentación, entonces las estrategias de manejo se harán más sostenibles, enfocadas hacia el control de estos factores para mitigar los impactos sobre los recursos del bosque y garantizar la sostenibilidad de los procesos ecológicos en ellos

Este estudio se concibió inicialmente como una evaluación de los efectos de borde en la composición, diversidad y estructura de la vegetación de algunos fragmentos de bosque situados en la ecoregión de bosque húmedo del Atlántico de Centro América. Sin embargo, la evidente diferencia en la vegetación de uno de los fragmentos con respecto de los demás, los datos obtenidos y los resultados de los análisis, permitieron presentar dos enfoques de este estudio. El primer enfoque, plantea la caracterización de cada fragmento y trata de explicar las diferencias entre ellos en una gradiente de composición, por patrones de distribución de algunas familias, especies y gremios forestales; relacionándolos con las características topográficas y la información geológica de cada fragmento. El segundo enfoque, enfatiza en los efectos del borde sobre la vegetación dentro de los fragmentos.

1.1 Objetivo General

Contribuir a los conocimientos sobre los efectos de la fragmentación y los efectos de borde en las características de la comunidad de árboles y lianas, en fragmentos de bosques muy húmedo tropical de tierras bajas con y sin aprovechamiento de madera.

1.2 Objetivos Específicos

Con respecto a la caracterización florística y estructural de los fragmentos

1.- Identificar patrones de composición y distribución de la comunidad arbórea ≥ 10 cm y entre 2.5 – 9.9 cm d.a.p. entre los fragmentos, ligados a las características geológicas y topográficas de los mismos; a nivel de algunas familias, especies y gremios forestales.

2.- Identificar diferencias entre los fragmentos en composición, estructura, riqueza, diversidad, de la comunidad arbórea ≥ 10 cm y entre 2.5 – 9.9 cm d.a.p.; además de indicadores de perturbación tales como población de lianas, condición de árboles muertos y quebrados por causa natural.

Con respecto a la variación florística y estructural por efecto de la distancia al borde

- 1.- Identificar el efecto del borde con matriz de pasturas, con una edad de formación aproximada de 20 años, sobre la estructura, riqueza, composición y diversidad de la comunidad arbórea ≥ 10 cm y entre 2.5 – 9.9 cm d.a.p. a nivel de familias, especies, gremios forestales y lianas.
- 2.- Determinar si el aprovechamiento de madera está incrementando los efectos de borde sobre la estructura, riqueza, composición y diversidad de la comunidad arbórea ≥ 10 cm y entre 2.5 – 9.9 cm d.a.p. a nivel de gremios forestales y lianas.
- 3.- Verificar si en los bordes con matriz de pasturas, con una edad de formación aproximada de 20 años, sucede una simplificación en la composición, riqueza y diversidad de la comunidad arbórea ≥ 10 cm d.a.p. a nivel de familias y especies.
- 4.- Evaluar el efecto del borde con matriz de pasturas, con una edad de formación aproximada de 20 años, sobre las proporciones de árboles dañados, muertos en pie y en el suelo a partir de 10 cm d.a.p.
- 5.- Determinar el efecto del borde con matriz de pasturas, con una edad de formación aproximada de 20 años, sobre la abundancia de lianas presentes y la proporción de ocupación de la copa de los árboles por las mismas, como indicadores de perturbación.
- 6.- Plantear prioridades de acción y criterios para propósitos de manejo y conservación que garanticen la sostenibilidad de los procesos ecológicos en remanentes de bosque muy húmedo tropical, con base en los resultados obtenidos

1.3 Hipótesis

Existen patrones de composición y distribución de algunas familias, especies y gremios forestales entre los fragmentos, ligados a las características geológicas y topográficas predominantes en los mismos.

Los fragmentos en estudio son diferentes en composición, estructura, riqueza, diversidad arbórea, e indicadores de perturbación tales como población de lianas, condición de árboles muertos y quebrados por causa natural.

Existen alteraciones en la estructura, composición, y riqueza de la comunidad vegetal ≥ 10 cm y entre 2.5 – 9.9 cm d.a.p. a nivel de familias, especies, gremios forestales y lianas, por efecto de borde pasto-bosque, de 20 años de formación aproximadamente.

Los efectos por el aprovechamiento de madera incrementan las alteraciones que produce el efecto del borde pasto-bosque, de 20 años de formación aproximadamente sobre la estructura, composición, riqueza, y distribución de la comunidad vegetal ≥ 10 cm y entre 2.5 – 9.9 cm d.a.p. y de las lianas.

En el borde pasto-bosque con una edad de 20 años de formación aproximadamente, la composición, diversidad y riqueza de la comunidad vegetal a nivel de familias y especies ≥ 10 cm d.a.p. se simplifica.

Hay un incremento en la población de lianas y la proporción de ocupación de la copa de árboles por las mismas, por efecto de borde pasto-bosque con una edad de 20 años de formación aproximadamente.

El efecto de borde pasto-bosque con una edad de 20 años de formación aproximadamente, produce un incremento en la proporción de árboles muertos y quebrados por causa natural.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Deforestación y fragmentación

Actualmente los bosques tropicales están siendo sustituidos por otro tipo de ecosistemas - pastos, agricultura, entre otros - y las tasas de producción de madera de los bosques naturales maduros con vocación forestal están comenzando a bajar de manera más acelerada que los esfuerzos de reforestación llevados a cabo. Estos cambios están produciendo impactos erosivos sobre el suelo y la biodiversidad, como también favoreciendo la sedimentación de acuíferos, y la pérdida del valor escénico (Sánchez 1996). El proceso de deforestación, además, ha conducido inevitablemente a la creación de bosque remanentes que cada vez más se están reduciendo en número y extensión; estos fragmentos naturales van desde grandes parches que se han constituido como reservas naturales hasta pequeños remanentes rodeados por usos intensivos de la tierra (Bennett 1998).

El aislamiento de áreas de bosque remanente por la tala implica consecuencias importantes para la biota, lo que se espera es que estas áreas sufran variaciones en el transcurso del tiempo que dependerá de la reducción del tamaño, la distancia entre remanentes y el grado de conectividad entre ellos. La magnitud de los cambios físicos y biogeográficos dependerá del tamaño, la forma y la posición del bosque remanente en el paisaje. La dinámica de la comunidad arbórea dentro de estos remanentes dependerá de una variedad de factores que surgen, entre otras cosas, por el tipo de matriz que rodea al fragmento (Saunders *et al.* 1991).

Las consecuencias de la fragmentación progresiva incluyen la disminución del hábitat para algunas especies vegetales y animales, creación de nuevos hábitat, disminución en la conectividad de la vegetación remanente, disminución del tamaño de parches, incremento de la distancia entre parches, incremento de la expansión del borde al interior del hábitat y cambios en los componentes bióticos y abióticos del paisaje, entre otros (Reed, *et al.* 1996).

Aunque no se pueden establecer generalidades sólidas acerca de los efectos de la fragmentación de los bosques húmedos tropicales sobre su dinámica, composición y

estructura, algunos estudios sugieren efectos sobre los procesos y el ambiente físico que suelen ser comúnmente esperados, tales como los cambios en el ciclo de nutrientes y flujos de energía (Hobbs 1993, citado por Reed *et al.* 1996), en el microclima a lo largo del borde (Lovejoy *et al.* 1986, Matlack 1993, citado por Reed *et al.* 1996), disminución en la riqueza de especies (Van Dorp & Opran 1987, citado por Reed *et al.* 1996), cambios en la composición y abundancia de las especies (Bierregand *et al.* 1992, Yahmer 1992, citado por Reed *et al.* 1996), incremento de enfermedades (Ronald 1993, citado por Reed *et al.* 1996) y disminución de la viabilidad y cambios genéticos en la estructura genética de ciertas poblaciones (Lamberson *et al.* 1992, Merian & Wegner 1992, Opdan *et al.* 1993, Young *et al.*, 1993, citado por Reed *et al.* 1996).

Una de las más evidentes características del paisaje fragmentado es el incremento en el área de borde del bosque. En un bosque continuo, el hábitat de borde es poco frecuente y casi siempre limitado por pequeños claros internos, deslizamientos de tierra, meandros de ríos o cualquier disturbio de orden natural; en paisajes fragmentados el borde es mayor, dominante y usualmente abrupto, delineado por una súbita transición de bosque a pastura, cultivos u otro hábitat modificado (Laurance & Bierregard, 1997). El efecto de borde es definido como la influencia del medio externo sobre el área boscosa en la parte más marginal, causando alteración físicas y estructurales (Laurance & Bierregard 1997). Forman y Gordon (1996) citado por Tabanes (1997), por otro lado definen el efecto de borde como la alteración relativa de las especies en la parte marginal del fragmento.

Se cree entonces que perturbaciones naturales dentro del fragmento pueden incrementar la dinámica natural del bosque por efecto del borde, debido a que una mayor exposición a vientos y una serie de cambios climáticos causan una mayor mortalidad y daño de los árboles. Resultados de un estudio llevado a cabo durante los años 1980-1997 en fragmentos de 1ha, 10 ha y 100 ha, de bosque lluvioso de la Amazonía Central por el BDFFP, donde se establecieron parcelas permanentes de muestreo (PPM) de acuerdo a 4 categorías de distancia al borde (≤ 60 m, 61-100, 101-500 m y >500 m); mostraron que la mortalidad en los fragmentos fue significativamente mayor dentro de los 100 m del borde con respecto del bosque continuo. Además la tasa de árboles dañados y la mortalidad, también fue significativamente mas alta dentro de los 60 m del borde (4,01 y 4,10 % anual respectivamente), que entre los 101-500 m del borde (2,40 y 1,96% anual respectivamente). Por el contrario, y como era lo esperado, las parcelas ubicadas a 300

m y más del borde presentaron cambios menos pronunciados (1.27 y 1.48% anual respectivamente) (Laurance *et al.* 1998).

Otros estudios en PPM del BDFFP mostraron que en los bosques de la Amazonía Central la fragmentación está afectando de igual forma la biomasa arriba del suelo. Los resultados mostraron que la tasa de pérdida de biomasa estuvo relacionada significativamente con la distancia al borde. En promedio, hasta los 100 metros del borde se perdieron 3.5 ± 4.1 ton/ha año, durante los primeros 10 a 17 años después de la fragmentación algunas parcelas perdieron por encima del 36% de su biomasa seca arriba del suelo, el reclutamiento de árboles nuevos ≥ 10 de d.a.p. no compensaron la mortalidad de los árboles (Laurance & Laurance 1997). La investigación del BDFFP reveló que la dinámica y la biomasa en bosques fragmentados están siendo alterados y que la pérdida de biomasa se debe a que muchos árboles en el borde están propensos de forma recurrente al daño y a una mayor probabilidad de morir. A futuro para este caso predicen que los bosques maduros podrían ser reemplazados por pequeños bosques enmalezados con relativamente poca biomasa.

Las especies arbóreas también pueden responder de manera diferente a los efectos de borde por fragmentación, y esto tendría que ver con la adaptabilidad de las especies a los cambios. Una investigación llevada a cabo por Laurance y Ferreira (1997) en los fragmentos del BDFFP, evaluó el efecto de borde, área y edad del fragmento de hasta 7 años de aislamiento, midiendo la frecuencia de mortalidad y daño en árboles de la familia Myrtaceae. Los resultados mostraron que la tasa de mortalidad y daño de árboles de esta familia fue 7 a 8 veces mayor dentro de los 100 metros de borde que en las parcelas del interior; más no existieron diferencias estadísticamente significativas con respecto a al tiempo de fragmentación y el tamaño de los fragmentos.

Otros estudios en los mismos fragmentos del BDFFP, evaluaron la relación de la intensidad de los efectos de borde con el tipo de matriz o frontera que rodea al fragmento. Mesquita *et al.* (1999), relacionó la mortalidad de los árboles con tres tipos de matrices con diferencias estructurales: regeneración de *Cecropia*, de *Vismia* y pasturas para ganado. *Cecropia* es de crecimiento rápido, con copas parejas que producen poca sombra; *Vismia sp.* es de lento crecimiento con copa abundante y que frecuentemente resulta en densos tallos; la matriz de tipo pastura para ganado era dominado por pasto africano con pocos

arbustos. Los resultados mostraron que la mayor tasa de mortalidad de árboles se presentó en los primeros 20 m de borde con pasturas (4.8% anual); seguido por la tasa de mortalidad en el borde con *Cecropia* (3,25% anual) y menor en los bordes con *Vismia* (2,31% anual). Entre *Vismia* y *Cecropia* las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Mesquita *et al.* 1999). Estos resultados sugieren que efectivamente el tipo de matriz puede influir sobre la tasa de mortalidad de los árboles que se encuentran en la margen del fragmento; probablemente las condiciones microclimáticas de una matriz de hábitat abierto como las pasturas sean extremas -temperaturas altas, baja humedad y un déficit de humedad relativa- para ser toleradas por la vegetación arbórea ya establecida.

Unos de los aspectos más importantes de la fragmentación es su influencia en la composición, estructura y diversidad florística. En Planalto de Piracicaba en Brasil, en un fragmento de bosque de 10 ha aproximadamente, se realizó un estudio de la vegetación florística ≥ 5 cm d.a.p. el cual reportó una dominancia de especies pioneras entre los 80 a 100 m de borde; estas especies conformaban el 52% del IVI total (Tabanes, 1997). En el borde de este fragmento también se observó una menor estratificación y diversidad que en el interior del fragmento y la mayoría de las especies no pioneras estuvieron presentes en muy baja densidad. Este trabajo también utilizó la variable de cobertura de copa por lianas como indicadora de perturbación. Aunque las lianas pueden clasificarse como pioneras y no pioneras, muchas de ellas son generalmente heliófitas que se benefician de las perturbaciones naturales y antrópicas (Jansen 1980) un incremento de cobertura de copa podría interpretarse como una señal de degradación del bosque (Pelañalozza 1985, citado por Tabanes 1997). Para este estudio esta variable presentó un valor alto en el interior del fragmento y suponen que en su mayor parte eran pioneras, perjudicando la vegetación arbórea, particularmente en sectores donde la cobertura foliar representa el 60% o más de su cobertura total (Tabanes 1997). Los resultados de una segunda medición del mismo fragmento cuatro años después, mostraron un incremento en la proporción de especies oportunistas pioneras y un menor número de individuos por especie; las especies tolerantes a la sombra fueron poco representadas tanto en especies como en número de individuos. La evaluación de la dinámica resultó en una mortalidad de 41.8 árboles / año ≥ 5 cm d.a.p. aunque el número de reclutas ≥ 5 cm d.a.p. fue dos veces mayor a la mortalidad, las pioneras fueron responsables del 67 % del total de individuos reclutados, las oportunistas del 24.3% y las tolerantes a la sombra del 9% (Tabanes 1999).

Otra investigación en los fragmentos del BDFFP evaluó los efectos de borde y fragmentación en el tiempo, sobre la distribución de algunas especies de dosel relacionándolas con factores medioambientales (temperatura, déficit de presión de vapor [VPD] y humedad del suelo). El estudio se realizó con datos tomados preliminarmente por Kapos en 1984 después de seis meses de formado el borde y posteriores mediciones entre 1988-1990, en el mismo fragmento bajo el diseño de tres transectos de 20x200 m, con muestreo a diferentes distancias a un borde con pasturas; comparado con áreas control de 20x60 a 500 m del borde. Los resultados preliminares mostraron valores de VPD más alto en los primeros 60 m del borde que se estabilizaron a partir de los 100 m; cinco años después aunque más bajo los valores de VPD igual se estabilizaron a los 100 m, sin embargo las segundas mediciones tomaron en cuenta los registros de VPD a cinco diferentes alturas del suelo (1.5, 3,5,7.5,10 m); y el VPD aumento conforme aumento la altura del registro (Kapos et al 1997).

La variable humedad del suelo registrada después de 6 meses de formación del borde mostró una marcada reducción en los primeros 20 m del borde (Kapos 1989), cuatro años después la humedad del suelo aun era afectada por la distancia al borde, pero con patrones de variabilidad en la estación seca. En la estación lluviosa y seca la humedad del suelo en el borde fue igual que en el interior excepto en el mismo borde y entre los 40-80 m, donde esta fue muy variable y mucho menor. Durante la estación seca especialmente la humedad del suelo fue mucho menor en los 30 m del borde. (Kapos et al 1997). Para evaluar los posibles efectos de borde en el tiempo sobre la distribución de algunas plantas de dosel, se seleccionaron dos especies comunes, *Astrocaryum sociale*. (Palmaceae) y *Duguetia* aff. *flagelleris* (Annonaceae). Los resultados mostraron una menor abundancia de *A. sociale*, cerca del borde que en las áreas control de bosque continuo. *D. flagelleris*, tuvo una distribución similar en el borde y en el interior. Aparentemente estas especies son de larga vida y no se puede descartar que la distribución des estas especies existiera antes de la formación el borde (Kapos et al 1997).

Los resultados de estos estudios no confirmaron si las plantas en el borde sufren un déficit de agua severo, sin embargo las modificaciones micro ambientales propiciadas por los efectos de borde pueden desaparecer o tornarse más complejos. Una mayor mortalidad de árboles en el borde influidos por cambios en el micro ambiente resulta en

mayores aperturas del dosel, perturbaciones las cuales pueden modificar los patrones de ocurrencia de muchas especies, tal como *A sociale* que parece ocurrir menos frecuente en claros de dosel; tal vez porque es intolerante a esas condiciones que puede generar un stress fisiológico en respuesta a los cambios ambientales, ó debido a la caída de árboles que puede ocasionar daños en las partes terminales responsables de su desarrollo. Sería recomendable decisiones de manejo basados en los efectos de borde sobre especies particulares incorporando mecanismos de monitoreo y control de estos efectos en el tiempo para poder detectar cambios (Kapos *et al* 1997).

La fragmentación también trae consecuencias en las extinciones locales de especies de plantas, sin embargo las razones de esto no están del todo entendidas, aunque es conocida la influencia de la fragmentación en los procesos de muerte y reclutamiento, podría ser particularmente importante conocer la alteración en la reproducción de las plantas, especialmente en la polinización y producción de semilla (Bruna 1999). Se tenía referencia que las semillas plantadas en fragmentos de bosque tienen menos probabilidad para germinar que en bosque continuo, así que se experimentó con la siembra de semillas de *Heliconia acuminata* en bosque fragmentado y continuo. Se encontró que estas fueron entre 3 y 7 veces más propensas a la germinación en bosque continuo que en el fragmentado, presumiblemente por los efectos de mayor calentamiento, sequía y penetración de la luz; otra razón pudo haber sido la acumulación de hojarasca en fragmentos (resultado de una lenta descomposición) que impidió la germinación de la semilla sepultada por la hojarasca (Bruna 1999). Además las poblaciones de estas plantas en fragmentos tienen pocas floraciones individuales (EMB y W.J. Kess) de tal forma que muchas semillas para estas poblaciones probablemente vienen de otros fragmentos.

La reducción en la heterocigocidad sumada a una menor probabilidad para germinar de especies arbóreas reproduciéndose en bosques fragmentados puede ser una de las causas de extinción. Estos efectos genéticos podrían fomentar la reducción de producción de semillas dentro de poblaciones en fragmentos de bosque, ayudando a explicar porque las poblaciones de plantas en hábitat fragmentados frecuentemente disminuyen en su persistencia a largo plazo (Bruna 1999). La temperatura del suelo puede ser también un importante parámetro ecológico a tomar en cuenta puesto que en los bordes producidos por los claros, la incidencia directa de luz incrementa la

temperatura del suelo, y esto influye sobre la germinación de la semilla, el crecimiento de raíces, y otras variables más (Buckman & Brady, 1969, Jeffay 1987, citado por Laurance & Yensen 1991).

Los patrones de regeneración también son importantes a considerar pues ellos contribuyen a la determinación de la composición florística del remanente. Para demostrar esto se evaluaron con datos colectados durante 13 años (1980 a 1993), patrones de reclutamiento en 5 familias sucesionales importantes (Annonaceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae) y 4 familias de crecimiento lento (Burseraceae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae) en fragmentos de la Amazonía Central. Los resultados mostraron una tasa promedio de reclutamiento más alta en bosques fragmentados que en bosques continuos sobre todo en fragmentos de 1 ha y moderadamente en fragmentos de 10 y 100 ha, principalmente en las parcelas del borde donde la tasa de reclutamiento anual fue de 2 al 7%, mientras que las parcelas del interior censadas no excedieron el 2%. La tasa de reclutamiento también se incrementó con la edad del fragmento. Fragmento de más de 5 años tuvieron un reclutamiento más alto (68%) que en los bosques continuos, mientras que en fragmentos jóvenes (< 5 años) hubo un moderado reclutamiento (27%) (Laurance *et al* 1998).

De otro lado, la proporción de especies sucesionales fueron significativamente más altos en los fragmentos de 1 ha, en fragmentos viejos (> 5 años) y en los sitios menores a 60 m del borde con respecto al bosque continuo. Para árboles de crecimiento lento, el tamaño y la proximidad al borde tuvieron efectos negativos significativos; los fragmentos con menos de 5 años tuvieron significativamente bajas proporciones de árboles de crecimiento lento con respecto a los fragmentos jóvenes y al bosque continuo; o sea, hay un incremento de árboles sucesionales en fragmentos viejos y pequeños en parcelas cerca al borde. Mientras árboles de crecimiento lento declinan en fragmentos viejos (Laurance *et al* 1998).

Benítez-Malvido (1998), con el objetivo de comprender el efecto de la fragmentación sobre especies tolerantes a la sombra importantes para la conservación del bosque lluvioso tropical; realizó una evaluación en fragmentos de bosque de la Amazonía central (proyecto BDFFP) sobre la abundancia de plántulas tolerantes a la sombra, a partir de 5 cm hasta 100 cm de altura, en diferentes tamaños de fragmentos, en diferentes

posiciones dentro de los fragmentos (esquina, borde, centro) y a diferentes distancias del borde; comparando también contra un sitio control de bosque continuo, excluyendo las zonas con claros y reubicando de forma aleatoria las parcelas. Hay que recalcar que en el diseño experimental de este trabajo, la autora, marcó el supuesto que todas las especies que crecieran bajo sombra se consideraban tolerantes, sin tomar en cuenta que de igual manera bajo dosel pueden estar creciendo en ese rango de altura, plantas tolerantes e intolerantes a la sombra. De igual forma que en los claros producidos por la caída o la muerte de árboles, las plantas tolerantes e intolerantes a la sombra utilizan el recurso de la radiación solar de la misma manera; la diferencia está en la capacidad fotosintética y para esto la autora debió considerar una clasificación por gremios -heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas- sin excluir los claros.

Rescatando los resultados encontrados en este estudio, tenemos que hubo una disminución de número de plántulas por m² en la medida que el tamaño del fragmento también disminuía; así en las parcelas del centro la densidad de plántulas para el fragmento de 100 ha fue de 12.9 ± 2.4 , para el fragmento de 10 ha fue 11.8 ± 3.0 y en el de 1 ha 9.6 ± 2.7 . Estos resultados muestran un significativo decrecimiento de la densidad de las plántulas de bosque continuo a bosque fragmentado. Con respecto a las distancias al borde, la densidad de plántulas se incrementaba significativamente con la distancia al borde dentro de los fragmentos de 10 y 100 has. (Benítez-Malvido 1998).

Otros estudios han enfocado el efecto de la fragmentación sobre la dispersión y depredación de las semillas, evaluando el efecto de especie, tipo de hábitat y distancia al borde, además de la importancia de los insectos y vertebrados. Holl y Lulow (1997), llevaron a cabo estudios con la iniciativa de evaluar estos efectos. Ellos ubicaron semillas (*Ardisia*, *Hyeronima*, *Calophyllum*, *Pseudolmedia*, *Ocotea* y *Sideroxylon*) en tres tipos de hábitat - bosque, pastura y bajo dosel de árboles aislados en pasturas -; además para conocer el efecto de borde sobre la depredación de semillas ubicaron semillas a 25 y 250 m del borde bosque-pastura. En el experimento se observaron altos niveles de depredación (63%, durante 1 mes del estudio). La correlación de la depredación con el tamaño de la semilla mostró una distinción de preferencias de los insectos por las semillas pequeñas y de los mamíferos por semillas grandes y duras. Comparando las proporciones de depredación de semilla entre los tres diferentes tipos de hábitat (pastizal abierto, bosque, y debajo de árboles aislados en pastizales), se encontró una mayor

depredación bajo del dosel de árboles aislados en pasturas (51% del total de semillas fueron consumidas), seguido por hábitat de pastizal (34%) y por el de bosque (28%), sin embargo los resultados no dejan de ser especulativos pues no relacionó el estudio con la presencia de los depredadores (avistamientos de mamíferos, aves o insectos). El efecto de borde sobre la depredación no mostró diferencias consistentes entre los niveles.

Un trabajo realizado recientemente por Jones (2000), evaluando regeneración temprana de dos especies arbóreas (*Dipteryx panamensis* y *Carapa nicaraguensis*) por dispersión biótica en tres bosques fragmentados de la zona Norte de Costa Rica; encontró que había una menor mortalidad de plántulas de estas especies en el bosque continuo (estación La Selva) con respecto de los fragmentos, esto lo relaciona con la presencia de todos los gremios tróficos presentes en éste bosque continuo, a diferencia de los fragmentos en donde solo se observaron directa e indirectamente especies herbívoras de tamaño pequeño y mediano. Jones (2000), recalca que el área de cada uno de los tres fragmentos superaba las 100 ha, esto podría estar influyendo en la composición y regeneración de estas especies. Además se pudo observar una preferencia de los herbívoros por las semillas de *Carapa nicaraguensis* (característica de plántulas con semillas grandes).

Los resultados de Jones (2000) mostraron una mayor regeneración de estas especies en los fragmentos que en el bosque continuo, atribuyendo esta respuesta probablemente a una mayor incidencia de luz, por el efecto de borde más acentuado que favorece la regeneración, más que a los efectos por herbivoría por parte de vertebrados, y a la incidencia de patógenos. Hay que tener en cuenta que aunque las condiciones se presentaron favorables para estas especies en los fragmentos, la regeneración de las especies dispersadas de forma biótica dependen también de la abundancia de los dispersores; por esto Jones (2000) recomienda no concluir acerca del éxito de la regeneración evaluando solamente el proceso a nivel de plántula.

2.2 Bosques manejados para la producción de madera y la búsqueda de su sostenibilidad ecológica

Actualmente existe un amplio consenso acerca de la posibilidad de manejar el bosque tropical para la producción de madera y otros productos (no maderable) logrando el mantenimiento de una considerable diversidad biológica; si embargo, aún no se puede predecir como puede afectarse la biodiversidad por causa de las perturbaciones naturales o humanas en cualquier escala del espacio o del tiempo; por esto es una buena estrategia de conservación el establecimiento de áreas permanentes de bosques manejados que complementan las áreas protegidas, y se sigan planteado estudios que demuestren cómo el manejo del bosque puede contribuir a conservar la biodiversidad (Delgado y Finegan 1999).

Los cambios observados en el bosque por el manejo para fines productivos de madera se da a nivel de las características florísticas y estructurales del bosque, debido a algunas de las operaciones que se pueden considerar como "perturbaciones", es decir, sucesos bien delimitados en el tiempo, que provocan cambios en las características del rodal afectado, ya sea en su estructura, disponibilidad de recursos o ambiente físico (Pickett y White 1985, citado por Delgado y Finegan 1999)

En el bosque natural por ejemplo la caída de los árboles o su muerte en pie forma claros en el dosel que provocan la respuesta de la vegetación, este tipo de perturbación por claros es parte integral de la dinámica del bosque y su frecuencia contribuye a la determinación de la composición florística del mismo. Por el contrario el régimen de perturbación provocado por los efectos de la cosecha de madera y los tratamientos silviculturales por la apertura del dosel generan una serie de cambios a nivel de microclima y en las condiciones del sustrato, siendo mucho más crítico en los caminos, por la compactación del suelo provocado por el paso de la maquinaria (Guariguata y Dupuy 1997). También hay un efecto directo en la reducción del intercambio de reservas de nutrientes por el deslave del suelo en los doseles abiertos y las huellas de la maquinaria (Poels 1987, Brower 1996; citado por Finegan *et al* en prensa). Estas perturbaciones generan una mayor variedad de hábitat, por ejemplo las áreas de camino para arrastre de trozas y propician una mayor regeneración de especies heliófitas que las que podemos encontrar en bosque no aprovechado, de la misma forma representan un hábitat menos

apropiado para la regeneración de especies típicas de los rodales sin perturbación reciente del bosque. Además es muy probable que algunas especies de sotobosque de bosques cerrados puedan aumentar su abundancia después de la apertura del dosel (Delgado y Finegan 1999).

Otros cambios por efecto del maderero y el manejo tiene que ver con la población de polinizadores y dispersores de semilla debido a nuevas condiciones de calidad de hábitat por los nuevos patrones espaciales y temporales de las fuentes disponibles de alimento y una mayor propensión a la cacería (Guariguata y Pinard 1998, Rincón *et al* 1999, citado por Finegan *et al* en prensa) y finalmente hay cambios en el aspecto de competencia cualitativa y cuantitativa por el tratamiento silvicultural (Finegan *et al*. En prensa). A las variaciones espaciales de hábitats –creados por la actividad de manejo- se suman la variaciones propias del sitio (suelo, humedad, topografía), las cuales determinan la diferenciación de las comunidades dentro del bosque (diversidad β) y amplían la posibilidad de respuesta de la vegetación a la intervención. Estas consideraciones deben ser tomadas en cuenta en los estudio de biodiversidad para poder establecer estrategias de manejo en el espacio y en el tiempo (Delgado y Finegan 1999).

Varios estudios acerca de los efectos de la cosecha y el tratamiento silvicultural sobre la biodiversidad, composición y dinámica, de un bosque lluvioso de bajura dominado por *Pentaclethra maculosa*, en la finca experimental La Tirimbina en el noreste de Costa Rica; sugieren que la cosecha de madera y el tratamiento silvicultural puede ser consistente con la conservación de la biodiversidad de las plantas en los bosques de *Pentaclethra*, puesto que los resultados mostraron que aunque las técnicas de manejo incrementan las tasa de mortalidad de los árboles probablemente por la apertura del dosel, después de diez años del primer ciclo de corta y manejo hay un incremento de la densidad de árboles y área basal que indica una recuperación del bosque. Las diferencias detectadas entre los bosque de la Tirimbina y los bosques de viejo desarrollo fueron principalmente, la abundancia relativa de especies pioneras en el sitio manejado y la aparente baja riqueza y abundancia de lianas (Delgado *et al*. 1997).

Para propósitos de un verdadero manejo integrado, que contemple objetivos de producción y conservación es necesario estudiar y comprender la respuesta de los bosques tropicales a la intervención humana a nivel de toda la comunidad vegetal,

incluyendo especies maderables y no maderables (Delgado y Finegan 1999). De otro lado el direccionamiento hacia el manejo sostenible debe de continuar hacia la definición de bases conceptuales, metas, objetivos, metodologías y prácticas de monitoreo, principalmente dirigidos hacia la diversidad de las plantas. Continuar con las investigaciones en este campo podrá suministrar más información sobre la respuesta de las comunidades y las especies a las intervenciones de manejo, de tal forma que se pueda desarrollar y validar un sistema de criterios e indicadores enfocado hacia la diversidad y composición de la vegetación; que se convierta en una herramienta de control útil para redefinir planes de manejo (Finegan *et al* en prensa).

3. METODOLOGÍA

3.1 Descripción del área de estudio

El estudio se llevó a cabo en cinco fragmentos de bosque muy húmedo tropical (según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge 1967) ubicados dentro del Cantón de Sarapiquí, Distrito de Heredia, Costa Rica. Estos fragmentos de bosque se encuentran en fincas privadas adscritas a Fundecor (Fundación Para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central) bajo convenio para manejo forestal o protección del bosque; estas son, Agrícola Rojomaca, Paniagua, Ladrillera3, Ladrillera1 y Selva Verde (Figura 1).

Estos fragmentos se seleccionaron con la ayuda de la imagen de satélite LANDSAT del año 2000 proporcionada por la Fundecor y fotografías aéreas de la zona que datan de 1981, proporcionadas por el Instituto Geográfico Nacional de Costa Rica. Se tomó como criterio de selección de los fragmentos que presentaran bordes formados por lo menos 20 años atrás y que la causa se debiera por el cambio de uso a pastos para ganadería.

Las condiciones climatológicas predominantes en la zona de estudio están influenciadas por el régimen de precipitación del Atlántico costero. En la zona no predomina una estación seca a lo largo del año, solamente periodos con descenso considerable de la precipitación durante los meses de Febrero-Abril y Septiembre-October, y picos de lluvias entre Junio-Julio y Noviembre-diciembre (Herrera 1985, Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central). Según datos de precipitación registrados durante nueve años por la estación Meteorológica Bridge, para la Estación Biológica La Selva, el promedio anual por precipitación en la zona es de 3,962 mm (Sanford *et al.* 1994).

Los materiales parentales de los suelos pertenecientes a los fragmentos Paniagua y gran parte de Ladrillera1 y Selva Verde tuvieron origen en el periodo plioceno por actividad volcánica, compuestos de coladas de lava de rocas piroclásticas muy alcalinas (Atlas de Costa Rica 1999; Tournon & Alvarado 1997). Estos flujos de lava derivaron posteriormente en suelos residuales (Sancho & Mata 1987 citado por Sollins *et al.* 1994). Los suelos residuales donde están ubicadas las parcelas de estudio en estos dos fragmentos pertenecen al gran grupo de Tropohumults del orden de los Ultisoles (Figura 2)

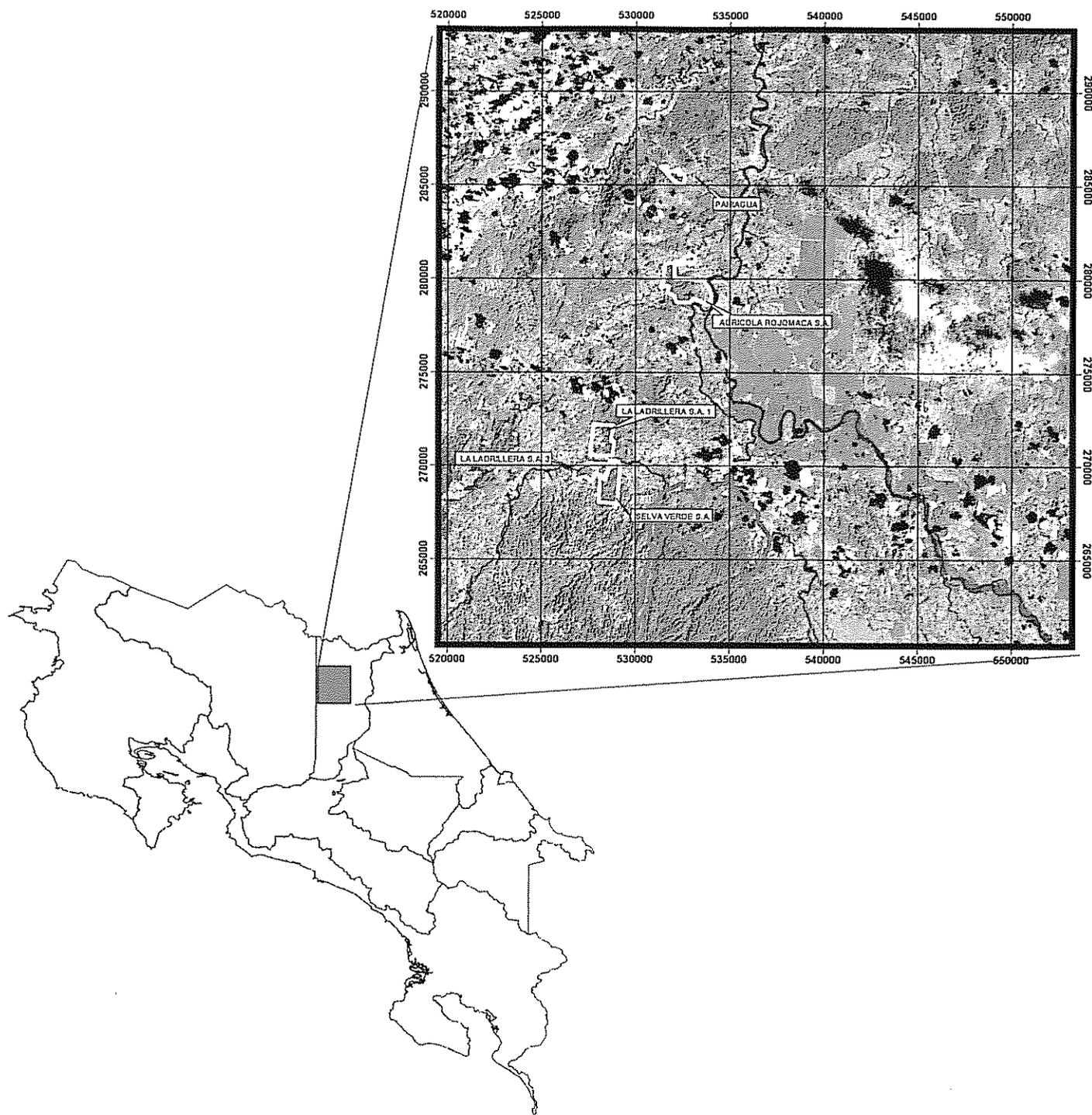
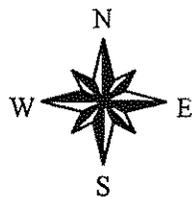


Figura 1. Ubicación de la Zona de Estudio



Fuente de Información:
 Imagen Landsat TM, 2000
 Atlas de Costa Rica, 2001
 Fundecor, 2001

Tesis de Maestría L. A. Forero
 Costa Rica, Diciembre del 2001



En términos generales los suelos Ultisoles se caracterizan por poseer un horizonte argílico, 35 % de saturación de bases, ser casi siempre bien drenados, profundos, de color rojo y amarillo, baja fertilidad, desarrollados sobre viejo sustrato erosionado, con altos contenidos de materia orgánica en tierras altas, con topografía fuertemente ondulada con pendientes mayores a 30% (Atlas de Costa Rica 1999; Sánchez 1981).

Los fragmentos Ladrillera3 y Rojomaca poseen suelos con materiales parentales del cuaternario con depósitos aluviales de origen volcánico (Atlas de Costa Rica, 1999). Este tipo de suelo también es frecuente en Ladrillera1 y Selva Verde en las partes más bajas y con topografía menos ondulada de las fincas, donde actualmente se encuentran establecidas algunas plantaciones forestales y tierras destinadas al pastoreo por ganado. Los suelos de Ladrillera3 pertenecen al gran grupo de los Dystropept, del orden Inceptisoles (Figura 2), caracterizado por ser poco desarrollados, delgados en relieves de llanura y más desarrollados y poco profundos en relieves de colina (Calvo 1997). Además presentan moderados niveles de bases y fertilidad, son superficialmente ácidos, con topografía suavemente ondulada y casi siempre bien drenados. (Sánchez 1981, Hartshorn 1982, Atlas de Costa Rica 1999, Sollins et. al. 1994).

Rojomaca presenta topografía moderadamente ondulada con suelos desde bien drenados hasta anegados, del orden Ultisol en mayor proporción (Figura 2); y en menor proporción suelos pertenecientes al gran orden de los Humitropepts, suborden Tropepts, del orden de los Inceptisoles. Los Humitropepts se caracterizan por ser suelos profundos y poco desarrollados (Calvo 1997, Atlas de Costa Rica 1999).

Un resumen de la información sobre los cinco fragmentos se encuentra en el Cuadro 1. De las 117 ha del bosque de Rojomaca, 33.7 ha son propiedad de Agrícola Rojomaca S.A., actualmente en convenio con FUNDECOR para manejo forestal. Este fragmento está rodeado en su mayor parte por una matriz de pastos, pero también presenta bordes con cultivos de hortalizas, dentro del fragmento hay indicios claros que hubo aprovechamiento de madera con baja intensidad de corta por lo menos hace 10 años atrás. Paniagua también es un bosque primario intervenido y con aprovechamiento de madera en el año 1995, por FUNDECOR. Se observó vegetación de crecimiento secundario dentro del bosque y en algunos bordes, con árboles entre 20 m a 25 m de altura aproximadamente, dominados por especies pioneras como *Croton smithianus*,

Cecropia insignis, y *Hampea apendiculata*, con ausencia de palmas. La mayor parte del fragmento está rodeado de pastos para ganadería, el resto por una plantación de melina (*Gmelina arborea*) de aproximadamente 7 años en lo que antes fue pastos.

Ladrillera3 es un fragmento de forma casi ovoide, rodeado completamente por una matriz de pastos. Posee 39.18 ha de bosque primario y 3.27 ha de bosque secundario que se localiza en una margen del borde y se extiende hacia dentro del bosque. Este fragmento se encuentra bajo régimen forestal con plan de aprovechamiento de madera para el año 2002; sin embargo hay evidencias de extracción de madera ilegal. Ladrillera1 hace parte de un gran fragmento de bosque, sin embargo hay indicios que fue aislado casi en su totalidad, hace más de 20 años, por la tala del bosque aledaño. Para el año 1989, la propiedad aledaña se constituye como área bajo protección total como parte de la propiedad de Selva Verde, y se inicia el proceso de recuperación de esta área actualmente con desarrollo de bosque secundario.

Selva Verde, es considerado un refugio de vida silvestre desde 1989 y se encuentra bajo protección total. Esta propiedad esta dividida en dos partes por una carretera vial principal. El fragmento de interés para este estudio comprende la parte más grande de la propiedad, con 202.45 ha de bosque primario sin intervención y se encuentra rodeada por una matriz de pastos, contigua a la propiedad Ladrillera3.

Cuadro 1: Características de los cinco fragmentos de bosque, Sarapiquí, Costa Rica. Abreviaturas: (A) bosque aprovechado, (S) bosque aun sin aprovechamiento, (MF) con manejo forestal, (C) bajo conservación.

Fragmento	Tamaño (ha)	Localización (Latitud N, longitud O)	Elevación (m.s.m.)	% Pendiente Minima Media Máxima	Condición bosque	Régimen	Tipo de suelo		
							Orden	Suborden	Gran Grupo
Rojomaca	117	-84° 2' 24" N 10° 31' 48" W	30	0 - 11.5 - 55	A	MF	Inceptisol Ultisol	Tropept Humult	Humitropept Tropohumult
Paniagua	137,28	-84° 2' 22" N 10° 31' 24" W	140	0 - 25 - 120	A	MF	Ultisol	Humult	Tropohumult
Ladrillera3	42,45	-84° 4' 48" N 10° 27' 0" W	80	0 - 2 - 15	S	MF	Inceptisol	Tropept	Dystropept
Ladrillera1	40,71	-84° 4' 48" N 10° 35' 36" W	70	0 - 30 - 120	A	MF	Ultisol	Humult	Tropohumult
Selva Verde	202,45	-84° 4' 12" N 10° 26' 24" W	70	0 - 30 - 120	S	C	Ultisol	Humult	Tropohumult

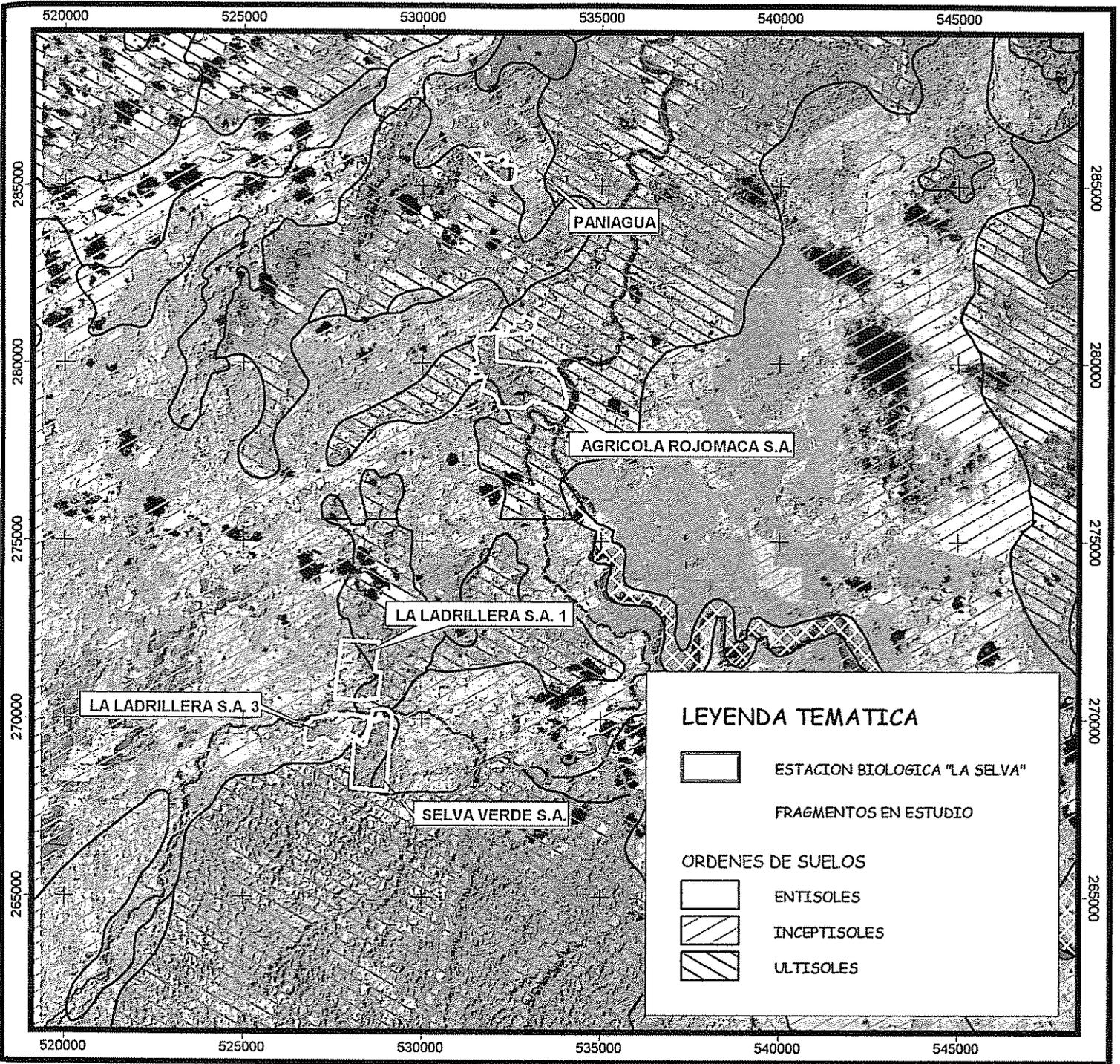


Figura 2. Ordenes de Suelo predominantes en la zona de estudio.

2 0 2 4 Kilometers

Escala Indicada

N
W E
S

Fuente de Información:
 Imagen Landsat TM, 2000
 Atlas de Costa Rica, 2001
 Fundecor, 2001

Tesis de Maestría L. A. Forero
 Costa Rica, Diciembre del 2001

CATIE

3.2 Población y muestreo

Para este estudio se establecieron un total de 36 parcelas permanentes de muestreo de 20 m de ancho por 100 m de largo. Se procuró el establecimiento de 9 parcelas en cada uno de los fragmentos que se distribuyeron de acuerdo con la distancia al borde en tres categorías. La primera categoría se consideró "de borde" con tres parcelas establecidas de manera aleatoria dentro de los primeros 30 m, debido a que los bordes siempre fueron asimétricos. La segunda categoría constó de tres parcelas a una distancia de 150 m del borde y una última categoría con tres parcelas a una distancia de 300 m o más del borde.

En el fragmento Ladrillera1 se dificultó el establecimiento del total de las parcelas, debido a la irregularidad de sus bordes, al tamaño del fragmento, no se pudieron establecer parcelas de interior(>300m); de tal forma que solo se pudieron establecer cinco parcelas, tres distribuidas en la categoría "de borde" y dos en la categoría a 150 m del borde. La necesidad de completar el diseño fue la razón para seleccionar otro fragmento, Selva Verde, con características comunes a Ladrillera1, tales como la vegetación, la topografía y el tipo de suelo, donde se establecieron las parcelas faltantes, una a 150 m del borde y tres a 300 m o más del borde. Para el establecimiento de todas las parcelas en todos los fragmentos se tomaron tres consideraciones generales: 1- evitar áreas anegadas con características de vegetación de pantano. 2- evitar patios de recolección de madera. 3- se procuró una distancia mínima de 100 m para separar las parcelas en cada categoría de distancia al borde, aunque en algunos casos hubo que reducir esta distancia a 80 m por falta de espacio disponible.

En un primer muestreo de toda las parcelas se midieron, registraron e identificaron todos las especies de árboles, palmas y lianas con diámetros a la altura del pecho (d.a.p.) ≥ 10 cm, medidos con una cinta diamétrica con una precisión de 1 mm. En un segundo muestreo se midieron y registraron todas las lianas, además de 13 especies arbóreas entre $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm d a p. las cuales fueron seleccionadas con el objetivo de evaluar patrones de distribución de regeneración de estas especies entre los fragmentos y con respecto a la distancia al borde. Dichas especies fueron seleccionadas bajo criterios de agrupación por gremios forestales para bosques húmedos tropicales de tierras bajas en Generalistas, Intermedias, Heliófitas durables y dependientes de bosque de acuerdo con sus estrategias de vida, y las necesidades de luz (cuadro 2).

Cuadro 2: Especies arbóreas tomadas en cuenta para el estudio del sotobosque caracterizadas por la historia de vida y necesidades de regeneración en bosque húmedo tropical. A excepción de *Croton schiedeanus*, todas las especies son de dosel superior.

Especie	Gremio Forestal	Características Historia de vida *
<i>Virola sebifera</i> <i>Virola koschnyi</i> <i>Miquartia guianensis</i> <i>Carapa guianensis</i> <i>Brosimum lactescens</i> <i>Tapirira guianensis</i> <i>Croton schiedeanus</i>	Generalista	Especies de larga vida capaces de regenerar y crecer en un rango amplio de condiciones ambientales
<i>Otoba novogranatensis</i> <i>Dendropanax arboreus</i> <i>Pourouma bicolor</i> <i>Pourouma minor</i>	Intermedia	Toleran sombra como plántulas y como arbolitos, crecen lento en el sotobosque pero necesitan de un claro para alcanzar el dosel.
<i>Simarouba amara</i> <i>Laetia procera</i> <i>Apeiba membranacea</i>	Heliofita durable	Especies intolerantes a la sombra de vida relativamente larga, estrategia de diseminación por viento y aves

*Comunicación personal Bryan Finegan, CATIE marzo 2001.

La mayor parte del proceso de identificación taxonómica se llevó a cabo directamente en el campo, aquellas especies de difícil identificación se colectaron para su posterior verificación. La identificación de la vegetación muestreada está avalada por el taxónomo Nelson Zamora del INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica), especialista idóneo de gran trayectoria y experiencia en la flora Costarricense.

Para cada árbol registrado se calificó el grado de ocupación de la copa por lianas y se contaron el número de árboles ≥ 10 cm d.a.p. en condición de muertos caídos, muertos en pie, desraizados y cortados que se presentaron en cada parcela (Cuadro 3)

Cuadro 3: Calificación para ocupación de copa y condición de mortalidad de árboles

Calificación Ocupacion de copa	Porcentaje copa ocupada	Calificación Condicion Mortalidad	Condición de Mortalidad
1	0-19%	-2	Muerto en pie
2	20-39%	-3	Muerto caído
3	40-59%	-4	Desraizado
4	60-79%	-5	Quebrado causa natural
5	80-100%	-9	Cortado

Debido a que las diferencias o semejanzas en composición, diversidad y estructura florística entre los fragmentos podrían verse enmascaradas por las perturbaciones producidas por el aprovechamiento de madera y/o perturbaciones naturales, además de

algunas condiciones físicas inherentes a los fragmentos; se identificaron y midieron variables asociadas a estas condiciones, que posteriormente se utilizaron en el análisis estadístico (Acápite 3.3) como covariables con el objetivo de aislar sus efectos de las variables de respuesta que pudieran explicar patrones, diferencias o semejanzas entre los fragmentos y dentro de los fragmentos de acuerdo con las 3 categorías de distancia al borde.

Las variables cuantificadas asociadas al aprovechamiento de madera y/o perturbaciones naturales fueron:

- Área de claros, formados por la caída de un árbol aprovechado para madera dentro de las parcelas o por causa natural. Definiendo para este estudio como un claro, el alcance de la proyección vertical de una apertura del dosel a partir de una extensión de 2 m sobre el terreno (Clark & Clark, 1991).
- Área de caminos o trochas de arrastre, presentes dentro de las parcelas.
- Distancia de caminos a la parcela, presentes en una distancia de 40 m alrededor de la misma.

Las variables asociadas a las características o condiciones dadas en el fragmento fueron:

- Intensidad lumínica medida dentro de cada parcela con un densímetro de luz (fabricado por Robert E. Lemmon, Forest Densimeters USA), con el cual se hicieron 10 registros distanciados uno de la otro cada 10 m, caminando por el centro de la parcela en el sentido del eje largo.
- Altitud m.s.n.m., medida con un altímetro, tres veces dentro de la parcela considerando una distancia de separación de 40 m entre cada medición, con el fin de obtener un registro promedio de la posición de la parcela con respecto a la altura m.s.n.m.

3.3 Análisis de los datos

Todas las 36 parcelas establecidas fueron incluidas en el análisis de composición florística y diversidad, con una descripción detallada de la vegetación y la distribución de las especies encontradas en géneros y familias en cada uno de los fragmentos. Las especies de dosel superior en todos los fragmentos se agruparon de acuerdo con los criterios de clasificación en gremios forestales (Generalistas, Intermedias, Heliófitas durables y Heliófitas efímeras) de acuerdo con la información compilada y generada por la

Unidad de Manejo de Bosques Naturales del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza), para la vegetación de los bosques tropicales de la Zona Norte de Costa Rica.

Para los análisis estadísticos, de toda la población muestreada ≥ 10 cm d.a.p. se seleccionaron 6 familias y 17 especies, procurando que fueran comunes en todos o en la mayoría de los fragmentos; las cuales se utilizaron para efectos de comparación y detección de patrones de distribución entre fragmentos, y con respecto a la distancia al borde. El criterio de selección también se basó en la importancia ecológica de algunas, ligada a la dependencia para la diseminación de semillas por la fauna (familias Annonaceae, Lauraceae y Sapotaceae); otras por sus estrategias de vida, es decir, aquellas consideradas como sucesionales (familia Euphorbiaceae), de crecimiento lento (familias Burseraceae, Chrysobalanaceae, y Sapotaceae), o categorizadas de acuerdo con los gremios forestales. Para cada una de las 36 PPM, se determinó la abundancia, el índice de valor de importancia (IVI) calculado de acuerdo con Curtis y McIntosh (1950), y el área basal para el rodal entero, para 6 familias, por especie y por gremios forestales (≥ 10 cm d.a.p.). Además, se determinó la abundancia de todas las lianas y de las 13 especies arbóreas entre $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm d.a.p. (Acápite 3.2).

Para el análisis de riqueza y diversidad florística se calcularon tres índices de diversidad, el índice Alfa de Fisher (α) y los índices de Shannon (H') y Simpson, con el fin de contar con tres parámetros diferentes y facilitar la comparación con otros estudios o reportes de diversidad en otros bosques. El índice α o modelo de la serie logarítmica, interpreta la relación entre el número de especies y el número de individuos de estas especies, así un índice α es bajo si el número de especies en una comunidad "X" es bajo y viceversa (Krebs, 1994). El índice de Simpson " D " calculado para este estudio es $(1 - D)$ y sus resultados varían de 0 (baja diversidad) a 1 (mayor diversidad) (Krebs, 1994); este índice es sensible a la abundancia de las especies más comunes. El índice de Shannon se incrementa con el número de especies en la comunidad y es sensible a la abundancia de especies raras; el máximo valor que puede llegar a alcanzar nunca excede de 5.0. (Krebs, 1994). El comportamiento de cada uno de los índices fue graficado con las medias y las desviaciones estándar para cada uno de los fragmentos, como también para cada una de las tres categorías de distancia al borde. Además se graficaron curvas aleatorizadas de acumulación de especies para cada uno de los bosques para detectar y discriminar las

diferencias en riqueza y diversidad entre los fragmentos, entre las categorías de distancia al borde y al mismo tiempo reflejar el esfuerzo de muestreo.

Para el análisis estructural de la vegetación ≥ 10 cm d.a.p. en las parcelas de muestreo establecidas con respecto a la distancia al borde, se realizó la descripción detallada del número de individuos y el área basal para todos los fragmentos. Se buscaron patrones de distribución de la población con respecto a la abundancia relativa de individuos, los valores relativos de área basal y el comportamiento de los gremios forestales, dadas en frecuencias de clases diamétricas en rangos de 9.9 cm d.a.p. (desde 10 hasta ≥ 100 cm d.a.p.).

Todas las variables calculadas antes mencionadas – Abundancia, área basal, IVI, índices de diversidad y riqueza – se analizaron bajo el diseño estadístico de “Bloques Generalizados” tomando en cuenta que el diseño de muestreo fue desbalanceado puesto que dos de los cinco fragmentos (bloques) no presentaban el mismo número de parcelas permanente de muestreo (Acápite 3.2); se corrieron análisis de varianza, covarianza, pruebas de comparación múltiple (Tukey) y regresión lineal empleando los procedimientos del Sistema de Análisis Estadístico SAS (Statistical Analysis System Institute Inc., 2000).

El análisis de varianza y covarianza con el modelo de Diseño de Bloques Generalizados al Azar ($Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \rho_j + \tau\rho_{ij} + \beta_1(x_{1ij} + \bar{x}_1) + \dots + \beta_n(x_{nij} + \bar{x}_n) + \varepsilon_{ijk}$), es válido cuando se sospecha una interacción fuerte bloque-tratamiento y tenemos repeticiones de los tratamientos dentro del bloque. Para este estudio tenemos fragmentos de bosque de tamaños diferentes, espacialmente distribuidos a distancias diferentes, algunos con perturbaciones por extracción de madera, y ubicados en diferentes tipos de suelo asociados con diferencias en la vegetación. Bajo este contexto se consideró que podrían presentarse efectos de borde asociados con las características particulares del fragmento, en otras palabras el modelo permitió encontrar interacciones entre el fragmento y la distancia al borde para algunas variables.

Los análisis de varianza y covarianza cumplieron con los tres supuestos necesarios para su validación (Steel & Torrie 1993). Se aseguró y verificó que todas las variables e inclusive los residuos presentaran una distribución normal. Las pruebas de covarianza se llevaron a cabo con el fin de controlar el error y aumentar la precisión con lo cual el efecto

de borde y las interacciones que pudieran presentarse entre el Fragmento y la distancia al borde pudieran medirse eliminando por regresión ciertos efectos reconocidos que no eran controlados (Steel & Torrie 1993). Estos efectos reconocidos fueron las variables ligadas a las perturbaciones por extracción de madera (Acápite 3.1). Cuando las covariables no aumentaron la precisión de la prueba F y por el contrario el coeficiente de variación llegó a ser alto, se eliminaron del análisis de varianza.

Para la caracterización fitosociología de los fragmentos como parte del análisis de composición florística, se llevó a cabo un Análisis de Correspondencia *Detrended* ó DECORANA a partir de una matriz primaria o tabla bruta en la que se incluyó un total de 206 especies con sus respectivos IVI's calculados para cada una de las 36 parcelas, eliminando todas las especies que se presentaron una sola vez, en una sola parcela (Greig-Smith 1983, Hill & Gauch, 1980).

El análisis DECORANA fue propuesto por Hill & Gauch (1980), como una versión mejorada del Método de Análisis de Correspondencia; que corrige el efecto de arco producido por la curva de respuesta unimodal de la especie (la relación de la abundancia máxima de una especie y su tolerancia óptima en un gradiente ambiental) en el eje 2, y el espaciamiento de las muestras relacionándola con la diversidad β a lo largo de un gradiente de composición que es el eje 1 (Greig-Smith 1983, Hill & Gauch, 1980). Los resultados del Análisis DECORANA para este estudio se graficaron incluyendo tanto las parcelas de muestreo como las especies que por su mayor peso ecológico estaban distribuyendo las parcelas en un gradiente de composición β (diferencias o semejanzas en composición entre los fragmentos).

Para una mayor diferenciación de la composición entre los fragmentos y la determinación de tipos de bosque junto con las especies que aportaron una diferencia estadísticamente significativa, se procedió a hacer una análisis multivariado por conglomerado, a partir de la matriz primaria utilizada para el análisis DECORANA. El Análisis por conglomerado con el método de Ward, basado en la varianza mínima ó en la distancia euclidiana de los datos, considera cada parcela como un conglomerado y hace comparaciones en pares de parcelas por cada especie, agrupando las parcelas más parecidas con respecto a la menor varianza en especies compartidas sin eliminar el peso que puedan tener las especies no compartidas como un criterio adicional de agrupación. Posteriormente calcula

las sumatoria de cuadrados del error con un análisis de varianza para cada una de las especies con un nivel de significancia $\alpha = 0.15$; después selecciona las especies estadísticamente significativas y agrupa las parcelas tomando en cuenta que la suma de cuadrados del error sea mínima dentro de cada conglomerado y máxima entre ellos. Este método se utiliza mucho para grupos que presentan traslape como en este caso, donde hay especies que son compartidas entre las parcelas, evitando encadenamientos y produciendo conglomerados de tamaños similares (Greig-Smith 1983).

Para el análisis por conglomerados se utilizaron los IVI de las 206 especies; el método clasificó los parcelas de acuerdo con sus similitudes y generó dos pruebas, la "Pseudo T" y la "Pseudo F" (Anexo 2) que sugieren el número de conglomerados; además generó un dendrograma que jerarquizó la distribución de las parcelas agrupándolas y facilitando la diferenciación de los tipos de bosque. Este procedimiento se complementó con un análisis de varianza y la prueba de comparación múltiple Tukey a un nivel de significancia $\alpha=0.05$, con el fin de determinar cuales especies bajo un nivel de significancia estadístico mas estricto, contribuyeron más a la definición de los grupos o clusters.

4. RESULTADOS

4.1 Caracterización general

En las 36 parcelas muestreadas (7.2 ha) se identificaron un total 3619 individuos (≥ 10 cm d.a.p.), distribuidos en 293 especies, 62 familias y 180 géneros que incluyen árboles, palmas y lianas (Anexo 3). El 25% de las especies estuvieron representadas por un solo individuo y el 29% se presentaron en una sola parcela, estas últimas fueron excluidas del análisis DECORANA y del análisis por conglomerados. En todas las parcelas se realizó la identificación taxonómica hasta especie - de todos los árboles ≥ 10 cm -, solo cuatro árboles quedaron sin identificar, dos árboles en Selva Verde, uno en Ladrillera1 y otro en Ladrillera3; estos árboles se excluyeron solamente de los análisis multivariados y para los demás análisis se tomaron como una sola especie desconocida.

En las mismas parcelas de muestreo se evaluaron además latizales ($\geq 2.5 \leq 9.9$ d.a.p.), donde se encontraron 646 individuos distribuidos en 14 especies de interés para este estudio. Sin embargo solo se presentan resultados para las ocho especies comunes y más abundantes en las 36 parcelas, que fueron representados por un total de 537 individuos; estas fueron: *Croton schiedeanus*, *Virola sebifera*, *Otoba novogranatensis*, *Minquartia guianensis*, *Carapa guianensis*, *Virola koschnyi*, *Simarouba amara* y *Laetia procera*. Además se registraron 869 individuos de lianas ($\geq 2.5 \leq 9.9$ d.a.p.).

4.2 Caracterización florística y estructural de los fragmentos

4.2.1 Composición

4.2.1.1 Comparación de los fragmentos para la vegetación ≥ 10 cm d.a.p

En las 1.8 ha de bosque muestreado en Rojomaca se registraron 970 árboles distribuidos en 149 especies, 114 géneros y 50 familias; para Paniagua con 1.8 ha se reportaron 1141 árboles distribuidos en 164 especies, 112 géneros y 52 familias; en Ladrillera3 en 1.8 ha se presentaron 870 árboles distribuidos en 133 especies, 98 géneros y 48 familias; Ladrillera1 reportó 629 árboles en 1.0 ha de bosque muestreado distribuidas en 145

especies, 103 géneros y 47 familias; y en Selva Verde con 0.8 ha de muestreo, se registraron 472 árboles distribuidos en 101 especies, 78 géneros y 38 familias (Anexo 3).

Annonaceae fue la única de las 6 familias seleccionadas para el análisis de covarianza que no presentó diferencias estadísticamente significativas (Tukey $\alpha = 0.05$) entre los fragmentos para las variables evaluadas (IVI, abundancia y área basal), diferencias que si existieron para las 4 familias restantes en lo que respecta a IVI y abundancia. El fragmento Ladrillera3 presentó la menor abundancia e IVI de las familias Burseraceae, Euphorbiaceae y Lauraceae. Estas familias mostraron los mayores valores en las variables mencionadas en los fragmentos Paniagua y Selva Verde; Euphorbiaceae en el primero, Lauraceae en el segundo y Burseraceae en ambos. Por el contrario, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en abundancia e IVI para la familia Sapotaceae en Ladrillera3, pero sí diferencias entre los fragmentos Rojomaca, Paniagua y Ladrillera1 (mayor) con respecto a Selva Verde (menor). Chrysobalanaceae estuvo ausente de Ladrillera3, y presentó diferencias de las variables mencionadas entre los fragmentos Selva Verde y Ladrillera1 (menor) con respecto a Rojomaca (mayor) (Cuadro 4).

Las familias que contribuyeron con más especies en todos los fragmentos fueron Fabaceae/Mimosoideae y Fabaceae/Papilionoidae. *Pentaclethra macroloba* de la familia Mimosoideae con valores del IVI en un rango de 14.4%-19.5% fue la especie más dominante en estos bosques (Anexo 3), sin embargo entre los fragmentos se presentaron diferencias estadísticamente significativas (Tukey $\alpha = 0.05$) con respecto a su abundancia, la cual fue mucho menor en Ladrillera3 que en Paniagua, sin diferencias de estos dos sitios con los demás (Cuadro 4).

Diferentes especies de palmas de sub-dosel de la familia Arecaceae se agruparon entre las 10 primeras más importantes en todos los fragmentos, dadas su alta densidad y frecuencia características de los bosques en la zona (Anexo 2), excepto por *Euterpe precatoria* que no se reportó en las parcelas de Ladrillera3 (Anexo 3). *Welfia georgii* y *Socratea exorrhiza* con diferencias en abundancia estadísticamente significativas (Tukey $\alpha = 0.05$) entre los fragmentos, fueron; la primera más abundante en Rojomaca y Selva Verde, que en Paniagua y Ladrillera3; la segunda más abundante en Rojomaca, que en Paniagua y Selva Verde (Cuadro 4). *W. georgii* además presentó diferencias con

respecto al IVI (*Tukey* $\alpha = 0.05$); con valores mayores en Selva Verde que en Paniagua (Cuadro 4).

Las variables evaluadas, abundancia e IVI para las especies *Dendropanax arboreus*, *Brosimum lactescens*, *Goethalsia meiantha*, *Pourouma bicolor/minor*, *Minquartia guianensis*, presentaron diferencias estadísticamente significativas entre fragmentos (*Tukey* $\alpha = 0.05$). Las medias de las dos variables para *D. arboreus* (familia Araliaceae) fueron mayores en Ladrillera3 que en Paniagua y Selva Verde en lo que respecta a abundancia (Cuadro 4). *B. lactescens* (familia Moraceae) para las dos variables fue mayor en Paniagua que en Rojomaca, además menos abundante en Ladrillera3 (Cuadro 4). *G. meiantha* (familia Tiliaceae) solo estuvo presente en las parcelas de Paniagua y Ladrillera3, en esta última con IVI más alto al igual que su abundancia (Cuadro 4). *P. bicolor/minor* (familia Cecropiaceae) presentó un IVI mayor en Paniagua, que en Ladrillera1. Individuos de *M. guianensis* (familia Olacaceae) no se encontraron en las parcelas de Rojomaca, aunque el inventario del plan de Manejo Forestal presentado por FUNDECOR (1998) para este fragmento reporta 18 individuos de esta especie ≥ 30 cm d.a.p. Con respecto a los otros fragmentos las variables evaluadas para *M. guianensis* fueron mayores en Selva Verde que en Paniagua (Cuadro 4). *Tetragastris panamensis* (familia Burseraceae) no se reportó en las parcelas de Ladrillera3 y aunque no se presentaron diferencias entre fragmentos para las variables evaluadas (Cuadro 4). Otras especies importantes de resaltar por su abundancia en algunos fragmentos, que no fueron consideradas en los análisis de covarianza fueron: *Ferdinandusa panamensis* (familia Rubiaceae), *Ormosia intermedia* (familia Fabaceae/ Papilionaceae), y *Casearia arborea* (familia Flacurtiaceae), todas muy abundantes en Rojomaca/Paniagua y menos o inclusive ausente en los demás fragmentos, tal como *F. panamensis* (Anexo 3).

Para los gremios forestales heliófitas durables y generalistas, las mismas variables evaluadas (IVI, abundancia y área basal) presentaron diferencias estadísticamente significativas entre fragmentos (*Tukey* $\alpha = 0.05$). Para las heliófitas durables el área basal e IVI fueron mayores en Ladrillera3 y menores en Paniagua. Para las generalistas la abundancia fue mayor en Paniagua, que en Selva Verde y Ladrillera3; probablemente este resultado está relacionado a la mayor abundancia en Paniagua de especies generalistas como, *P. Macroloba*, *B. lactescens* y *T. panamensis* (Cuadro 4).

Cuadro 4: IVI y abundancia promedio (desviación estándar) a nivel de familias, especies y gremios forestales. Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P > F$ Tukey $\alpha = 0.05$)

Familias	Variable	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
Annonaceae	IVI	1.4 (1.4)	1.9 (1.5)	3.2 (2.8)	1.6 (1.1)	1.8 (2.4)	0,49
	N	1.3 (1.5)	0.4 (0.3)	3.0 (3.2)	1.6 (1.1)	1.5 (1.9)	0,69
Bursaceae	IVI	5.0 (2.9)AB	6.4 (3.4)A	2.3 (2.6)B	4.7 (3.2)AB	5.7 (1.9)A	0,04
	N	3.8 (2.3)AB	6.2 (3.7)A	1.9 (2.0)B	4.4 (2.3)AB	6.0 (3.7)A	0,01
Chrysobalanaceae	IVI	4.0 (3.4)A	1.7 (1.6)AB	-	0.62 (0.97)B	0.7 (0.8)B	0,02
	N	3.1 (2.7)A	1.7 (1.9)AB	-	0.4 (0.6)B	0.5 (0.6)B	0,02
Euphorbiaceae	IVI	3.8 (2.9)A	4.8 (2.8)A	3.3 (3.3)B	3.5 (1.3)B	5.7 (5.0)A	0,05
	N	4.0 (4.4)AB	5.9 (4.2)A	1.8 (1.6)B	4.6 (2.1)AB	3.8 (3.8)AB	0,05
Lauraceae	IVI	2.4 (2.1)	2.5 (1.5)	1.7 (1.2)	3.2 (1.4)	4.7 (3.4)	0,10
	N	1.8 (1.3)AB	2.2 (1.4)AB	1.1 (0.6)B	3.0 (1.0)AB	4.0 (2.9)A	0,04
Sapotaceae	IVI	5.9 (3.2)	4.7 (2.1)	3.6 (2.0)	4.5 (1.9)	2.0 (1.7)	0,10
	N	4.4 (2.6)A	4.1 (2.0)A	2.6 (1.3)AB	4.0 (1.9)A	1.5 (1.3)B	0,05
Especies							
<i>Pouteria durlandii</i>	IVI	1.2 (1.1)	1.1 (1.1)	-	0.8 (0.7)	0.8 (1.7)	0,08
	N	1.2 (1.1)	1.0 (1.1)	-	0.8 (0.8)	0.5 (1.0)	0,08
<i>Brosimum lactescens</i>	IVI	0.9 (1.1)B	3.6 (1.5)A	1.4 (1.4)AB	1.8 (2.0)AB	1.5 (1.1)AB	0,02
	N	1.0 (1.3)B	4.0 (2.1)A	1.0 (1.1)B	2.2 (2.6)AB	1.5 (1.3)AB	0,01
<i>Tapirira guianensis</i>	IVI	0.9 (0.9)	0.6 (0.7)	0.3 (0.6)	1.5 (1.7)	1.4 (1.1)	0,16
	N	0.9 (1.1)	0.4 (0.5)	0.2 (0.4)	1.0 (1.0)	1.0 (0.8)	0,21
<i>Tetragastris panamensis</i>	IVI	3.1 (3.0)	3.2 (1.8)	-	2.3 (1.9)	0.7 (0.8)	0,19
	N	1.7 (1.6)	2.1 (1.3)	-	2.0 (1.0)	0.5 (0.6)	0,16
<i>Virola sebifera</i>	IVI	0.7 (0.9)	1.7 (1.2)	2.4 (1.5)	0.7 (0.7)	0.8 (0.9)	0,12
	N	0.7 (1.0)	2.1 (1.6)	2.3 (1.7)	0.6 (0.6)	0.5 (0.6)	0,09
<i>Dendropanax arboreus</i>	IVI	1.8 (0.9)AB	1.3 (0.7)B	3.2 (1.4)A	2.0 (0.8)AB	1.7 (1.2)AB	0,01
	N	2.1 (1.3)AB	1.4 (0.9)B	3.3 (1.6)A	3.0 (2.0)AB	1.5 (1.3)B	0,05
<i>Apeiba membranacea</i>	IVI	0.7 (1.3)B	1.0 (1.4)B	1.7 (0.9)AB	0.5 (0.7)B	3.3 (2.5)A	0,04
	N	0.7 (1.1)	0.8 (1.1)	1.6 (0.9)	0.6 (0.9)	1.3 (0.5)	0,28
<i>Goethalsia meiantha</i>	IVI	-	-	3.9 (3.5)	0.5 (1.2)	-	0,0002
	N	-	-	3.3 (4.2)	0.4 (0.9)	-	0,01
<i>Laetia procera</i>	IVI	1.5 (1.7)	1.39 (1.13)	1.4 (1.4)	0.8 (0.8)	0.4 (0.7)	0,57
	N	1.4 (2.1)	1.4 (1.2)	1.1 (1.4)	0.8 (0.8)	0.3 (0.5)	0,80
<i>Pourouma bicolor/minor</i>	IVI	1.5 (1.0)	2.9 (1.9)	2.0 (2.0)	1.0 (1.0)	3.0 (0.6)	0,08
	N	1.4 (1.0)AB	3.3 (2.8)A	1.8 (2.0)AB	1.0 (1.0)B	2.5 (0.6)AB	0,03
<i>Cecropia insignis</i>	IVI	0.3 (0.5)	0.20 (0.60)	1.2 (2.0)	-	-	0,07
	N	0.2 (0.4)	0.3 (1.0)	0.6 (0.9)	-	-	0,48
<i>Minuartia guianensis</i>	IVI	-	0.2 (0.5)B	1.0 (1.0)AB	1.0 (1.2)AB	2.2 (0.9)A	0,04
	N	-	0.2 (0.4)B	0.9 (1.1)AB	0.8 (0.8)AB	1.8 (1.0)A	0,04
<i>Welfia georgii</i>	IVI	5.9 (1.5)AB	3.8 (1.2)B	4.6 (2.0)AB	4.3 (2.2)AB	6.3 (1.3)A	0,04
	N	11.2 (3.5)A	7.2 (2.6)B	6.8 (2.9)B	8.8 (5.3)AB	11.3 (3.7)A	0,03
<i>Socratea exorrhiza</i>	IVI	1.7 (0.7)	2.1 (1.0)	1.4 (0.6)	1.5 (1.0)	1.1 (0.7)	0,13
	N	2.5 (1.3)A	3.8 (2.3)B	1.3 (0.9)AB	2.6 (2.0)AB	1.0 (0.8)B	0,02
<i>Iriartea deltoidea</i>	IVI	1.1 (0.9)	1.4 (0.9)	2.2 (1.3)	1.7 (1.2)	3.4 (1.9)	0,65
	N	1.3 (1.3)	2.1 (1.9)	2.8 (2.1)	2.6 (2.4)	5.0 (3.4)	0,26
<i>Pentaclethra macroloba</i>	IVI	15.3 (3.5)	19.9 (4.8)	15.4 (6.3)	14.5 (3.3)	16.8 (4.7)	0,72
	N	15 (5.1)AB	21.2 (6.3)A	11.1 (6.0)B	14.2 (4.1)AB	13 (4.2)AB	0,01
Gremios forestales							
Heliófito durable	IVI	21 (8.1)AB	14.3 (6.5)B	26.2 (6.0)A	17.4 (4.5)AB	16.2 (4.6)AB	0,01
	N	24 (10.6)	14.4 (10.5)	100 (5.6)	16.2 (5.7)	9.8 (2.2)	0,22
Heliofito efimera	IVI	1.2 (0.9)	2.3 (2.5)	2.6 (2.5)	1.2 (1.1)	1.7 (2.4)	0,45
	N	1.1 (1.1)	2.4 (2.6)	1.6 (1.4)	1.4 (1.3)	1.5 (1.9)	0,50
Generalista	IVI	34 (9.4)	36.7 (6.3)	27.8 (5.6)	35.1 (5.6)	32.7 (8.1)	0,14
	N	28.8 (9.4)AB	36.8 (7.9)A	20.3 (5.6)B	30.8 (4.1)AB	22.5 (4.4)B	0,001
Intermedia	IVI	3.4 (1.8)	4.6 (3.0)	6.7 (1.6)	4.4 (1.6)	5.2 (1.3)	0,66
	N	3.7 (2.0)	5 (3.6)	6.3 (1.6)	4.8 (2.3)	4.5 (0.6)	0,93

4.2.1.2 Comparación de los fragmentos para la vegetación $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm

De las especies de sotobosque evaluadas con d.a.p. entre $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm, solo *Croton schiedeanus*, *Otoba novogranatensis*, *Laetia procera*, y *Carapa guianensis* presentaron variaciones estadísticamente significativas (Tukey $\alpha = 0.05$) de abundancia entre los fragmentos. *C. schiedeanus* fue más abundante en Rojomaca y Paniagua, que en Ladrillera3 y Selva Verde. *O. novogranatensis* fue más abundante en Ladrillera3 que en los demás fragmentos. *L. procera* fue más abundante en Paniagua que en Ladrillera3. Por último, *C. guianensis* fue más abundante en ladrillera1 y Ladrillera3, que en Selva Verde y Rojomaca (Cuadro 5).

Cuadro 5: Medias (desviaciones estándar) abundancia (N) de especies $\geq 2.5 \leq 9.9$

Especies	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
<i>Croton schiedeanus</i>	8.6 (6.1)A	7.4 (7.4)A	0.9 (1.6)AB	5.6 (2.3)AB	-	0,07
<i>Virola sebifera</i>	1.8 (2.2)	3.9 (3.3)	2.8 (3.1)	3.0 (2.9)	0.5 (0.6)	0,29
<i>Otoba novogranatensis</i>	0.1 (0.3)B	0.4 (0.9)B	4.3 (3.2)A	1.2 (1.1)B	1.0 (0.8)B	0,005
<i>Minquartia guianensis</i>	0.7 (0.7)	0.4 (0.7)	2.1 (3.2)	1.2 (1.1)	4.8 (4.7)	0,23
<i>Carapa guianensis</i>	0.1 (0.3)B	1.2 (1.7)AB	2.3 (1.6)A	2.8 (1.8)A	0.3 (1.0)B	0,003
<i>Virola koschnyi</i>	0.7 (0.9)	0.7 (0.9)	1.9 (2.2)	2.6 (2.2)	1.3 (1.0)	0,54
<i>Simarouba amara</i>	0.8 (1.1)	1.4 (1.9)	0.6 (0.5)	0.4 (0.6)	0.3 (0.5)	0,25
<i>Laetia procera</i>	0.8 (0.1)AB	1.8 (1.6)A	0.2 (0.4)B	1.2 (1.8)AB	0.5 (0.6)AB	0,03

* Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes $P>F$ ($\alpha = .05$) con respecto a la especie

4.2.1.3 Caracterización fitosociológica de los fragmentos

4.2.1.3.1 Ordenación por Decorana

Los resultados del análisis DECORANA muestran la variabilidad de los IVI's de las 206 especies analizadas de un total de 293 encontradas en este estudio, en un gradiente continuo de composición de acuerdo con las mayores varianzas entre los IVI's. Los resultados del análisis DECORANA se graficaron incluyendo además las 10 especies con mayor IVI en cada fragmento, además de las especies que el análisis por conglomerado detalla más adelante para poder comparar los dos análisis multivariados.

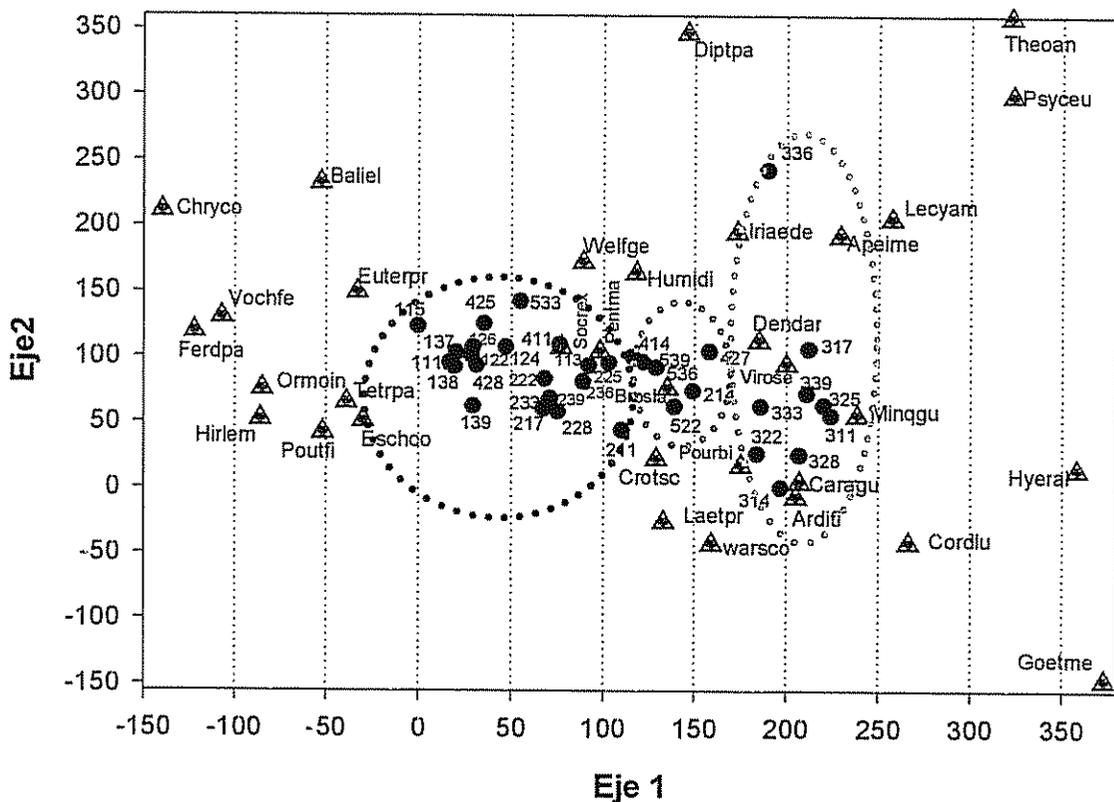


Figura 3: Análisis DECORANA, especies y parcelas en un gradiente de composición. Los números identifican la parcela y el primer dígito el fragmento: 1-Rojomaca, 2-Paniagua, 3-Ladrillera3, 4-Ladrillera1, 5-Selva Verde. La clave de las especies: (Chryco) *Chrysophyllum colombianum*, (Baliel) *Balizia elegans*, (Euterpr) *Euterpe precatoria*, (Vochfe) *Vochysia ferruginea*, (Ferdpa) *Ferdinandusa panamensis*, (Ormoín) *Ormosia intermedia*, (Cordlu) *Cordia lucidula*, (Poutfi) *Pouteria filipes*, (Tetrpa) *Tetragastris panamensis*, (Eschco) *Eschweilera costarricensis*, (Socrex) *Socratea exorrhiza*, (Pentma) *Pentaclethra macroloba*, (Brosia) *Brosimum lactescens*, (Welfge) *Welfia georgii*, (Humidi) *Humirastrium diguense*, (Pourbi) *Pourouma bicolor*, (Crotsc) *Croton schiedeanus*, (Laetpr) *Laetia procera*, (Warsco) *Warszewiczia coccinea*, (Ardifi) *Ardisia fimbriifera*, (Iriarde) *Iriartea deltoidea*, (Apeime) *Apeiba membranacea*, (Diptpa) *Dipteryx panamensis*, (Lecyam) *Lecythis ampla*, (Caragu) *Carapa guianensis*, (Goetme) *Goethalsia meiantha*, (Hyerai) *Hyeronima alchornoides*, (Theoan) *Theobroma angustifolium*, (Psyceu) *Psychotria eurycarpa*, (Minqgu) *Minquartia guianensis*

El DECORANA mostró una distribución de las parcelas de acuerdo con las semejanzas en composición que existe entre ellas (Figura 3). En este orden, Rojomaca, Paniagua, Ladrillera1 y Selva Verde; se distribuyeron muy cercanas en un rango continuo de valores en el eje 1 entre 0-150. En el extremo izquierdo de esta distribución, entre 0-50 se agrupan la mayoría de las parcelas de Rojomaca y algunas parcelas de Ladrillera1 (425,428), que puede ser explicado por la frecuencia y abundancia de especies como *Ferdinandusa panamensis* y *Euterpe precatoria* en sus parcelas. De la misma forma *Vochysia ferruginea* y *Tetragastris panamensis*, son especies que comparten Rojomaca, Paniagua y Ladrillera1 esto explicaría la distribución cercada de estas parcelas en un

rango continuo más amplio entre 0-100. Entre 100-150 se aglomeran casi todas las parcelas de Selva Verde cercanas más a Paniagua que a Rojomaca, lo que sugiere una composición común entre ellas probablemente por la presencia de las especies de importancia como *Welfia georgii*, *Socratea exorrhiza* y *Pentclethra macroloba* (Figura 3).

En el extremo derecho entre 150-250, formando un conglomerado están todas las parcelas de Ladrillera3; la distancia de este grupo de parcelas con respecto a las demás sugiere una diferencia marcada en composición. Una mayor abundancia en Ladrillera3 de las especies *Minquartia guianensis*, *Carapa guianensis*, *Goethalsia meiantha*, *Ardisia fimbriifera*, *Apeiba membranacea*, *Lecythis ampla*, *Dendropanax arboreus* y *Virola sebifera*, fueron las responsables de esta distribución (Figura 3).

4.2.1.3.2 Análisis de conglomerado

El análisis por conglomerados nos muestra inicialmente dos pruebas estadísticas que se interpretan con ayuda de las gráficas "pseudo T" ó "pseudo F" (Anexo 1). Estas sugieren considerar dos clusters igual que la interpretación del dendrograma (Figura 4), que nos muestra las parcelas distribuidas en dos grandes jerarquías, sugiriendo otra vez dos grandes grupos o conglomerados de parcelas que difieren en su composición. El primer cluster ó "bosque 1" reúne las parcelas 428 y 425 de Ladrillera1, la 539 de Selva Verde y la mayor parte de las parcelas de los fragmentos Rojomaca y Paniagua excepto por la 113 y 214, agrupadas en el segundo cluster. El otro cluster ó "bosque 2" reúne las parcelas 411, 414 y 427 de Ladrillera1, más las parcelas 522, 533 y 536 de Selva Verde, y casi todas las parcelas de Ladrillera3 excepto por la parcela 317 que pertenece al primer grupo.

El primer análisis de varianza ($\alpha=0.15$) de las 206 especies incluidas en el análisis multivariado, detectó una diferencia estadísticamente significativa para 26 especies con las cuales clasificó los dos "clusters" ó grupos de parcelas. Una segunda prueba de varianza a un nivel de significancia más estricto ($\alpha=.05$) para las 26 especies, más una prueba de comparación múltiple Tukey nos indicó que solo la media de ocho especies presentó diferencias estadísticamente significativas entre los dos tipos de bosque. Las especies *Minquartia guianensis*, *Psychotria eurycarpa*, *Cordia lucidula*, *Theobroma angustifolium*, y *Apeiba membranacea*, se distribuyen con una media mayor en el bosque

2 que agrupa la mayor parte de las parcelas de los fragmentos Ladrillera3, Ladrillera1 y Selva verde. Las especies *Hirtella lemsii*, *Pouteria Filipes*, y *Eschweilera costaricensis* tienen una media mayor para el bosque tipo 1 que agrupa la mayoría de las parcelas de los fragmentos Paniagua y Rojomaca (Cuadro 6).

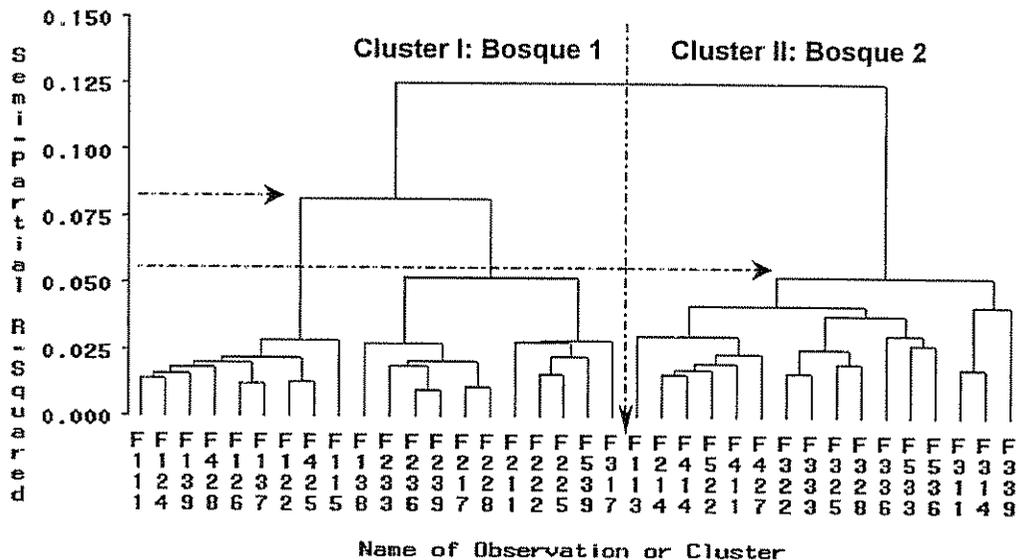


Figura 4: Dendrograma de clasificación de los tipos de bosque por similitud en la composición florística. Las observaciones o clusters, corresponden a la codificación de las 36 parcelas del estudio. La letra F más el primer dígito numeral idéntica el fragmento (F1: Rojomaca, F2: Paniagua, F3: Ladrillera3, F4: Ladrillera1, F5: Selva Verde); el segundo dígito identifica la posición de la parcela dentro del fragmento (1: borde, 2: 150 m del borde, 3: 300 m o más del borde); y el tercer dígito identifica el número de la parcela.

Cuadro 6: Distribución de los promedios de IVI de las especies que marcaron la diferencia entre los dos tipos de bosque agrupados por el análisis de Conglomerados.

Especie	Presencia*					Medias** Bosque 1	Medias** Bosque 2	F	P>F
	1	2	3	4	5				
<i>Apeiba membranacea</i>	√	√	√	√	√	0,810	1,825	4,38	0,0440
<i>Minuartia quianensis</i>	√		√	√	√	0,185	1,2938	16,14	0,0003
<i>Eschweilera costaricensis</i>	√	√		√		0,735	0,0625	12,40	0,0012
<i>Hirtella lemsii</i>	√	√				0,480	-	6,00	0,0196
<i>Pouteria filipes</i>	√	√				0,615	-	0,24	0,0070
<i>Psychotria eurycarpa</i>			√	√		-	0,3038	5,56	0,0243
<i>Cordia lucidula</i>			√	√	√	-	0,325	6,27	0,0172
<i>Theobroma angustifolium</i>			√	√		-	0,2438	4,1	0,0508

* Nomenclatura de los Fragmentos 1:Rojomaca, 2: Paniagua, 3: Ladrillera3, 4: Ladrillera1, 5: Selva Verde.

** Medias calculadas por la prueba de comparación múltiple Tukey.

4.2.2 Riqueza y Diversidad

La riqueza fue estadísticamente significativo (Tukey $\alpha=0.05$) solamente para los dos niveles taxonómicos género y especies. La riqueza en Ladrillera1 fue mayor que en los demás fragmentos, pero al mismo tiempo Paniagua y Rojomaca presentaron una mayor riqueza que Selva Verde y Ladrillera3 (Cuadro 7).

Cuadro 7: Promedios, (desviación estándar entre paréntesis) del número de familias, géneros y especies en 0.2 ha

Riqueza	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
Familias	27.0 (4.4)	27.6 (3.4)	24.3 (3.9)	28.8 (5.3)	24.3 (1.9)	0,101
Géneros	41.1 (6.5)B	41.4 (5.9)B	36.3 (4.6)C	47.0 (7.6)A	36.5 (6.5)C	0,003
Especies	46.7 (7.0)B	49.6 (8.8)B	40.7 (6.1)C	54.6 (8.8)A	41.5 (7.7)C	0,040

*Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P>F$ Tukey $\alpha=0.05$).

De la misma forma las curvas aleatorizadas de acumulación de especies-área y especies-individuos (Figura 5) indican que Ladrillera1 acumula una mayor riqueza tanto por área como por individuos, al igual que Paniagua. No sucede lo mismo con Rojomaca y Ladrillera3, el primero con una mayor acumulación de riqueza por área que el segundo (Figura 5A); sin embargo una acumulación de especies por individuos equiparable (Figura 5B). Para Selva Verde no podemos inferir nada por que el área muestreada fue pequeña.

Con el análisis de covarianza de la diversidad calculada con los índices H' , α y D , las diferencias entre fragmentos sólo fueron estadísticamente significativas con H' y α (Cuadro 8). Según Tukey ($\alpha=0.05$) para los valores de α Ladrillera1 presentó una mayor diversidad que los demás fragmentos. Según el índice H' la Ladrillera1 es más diverso que Ladrillera3 y Selva Verde y entre Paniagua y Rojomaca no hubo diferencias (Cuadro 8). Este antagonismo en las respuestas de los índices para valorar diversidad es común encontrarlo, puesto que cada índice utiliza matemáticamente un criterio particular para medir la diversidad, de tal forma que el índice H' hace más equitativo la relación de la riqueza del hábitat con la abundancia, contrario a α que da más peso a la riqueza; además estos índices son sensibles al número de especies raras presentes en la muestra (Krebs 1994).

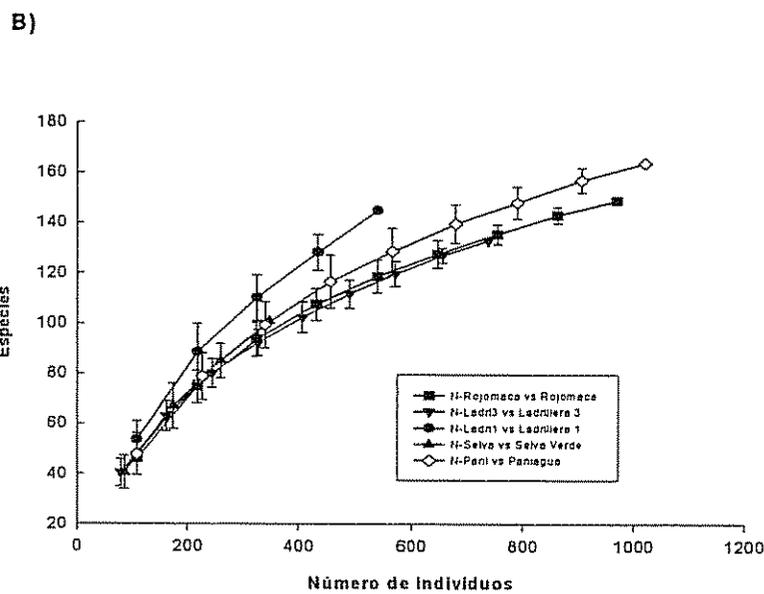
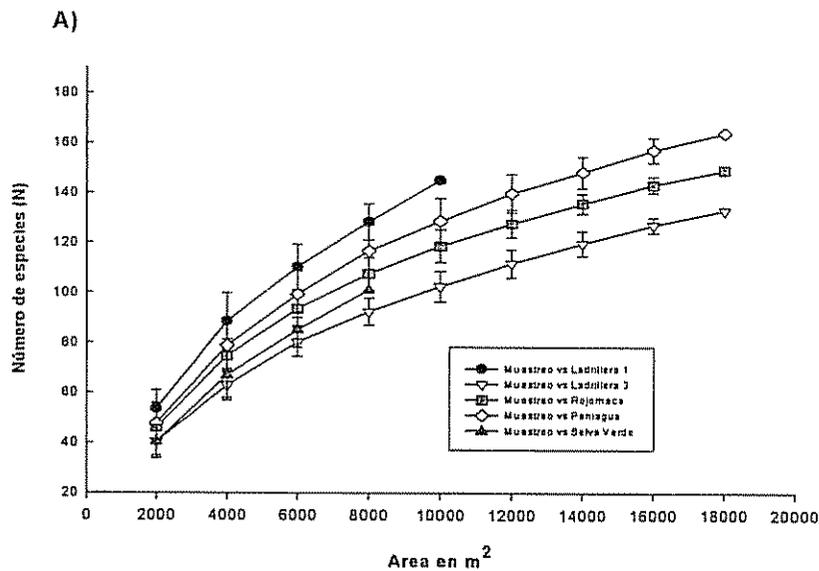


Figura 5: Curvas aleatorizadas de acumulación A) área, especies B) Individuos, especies en los fragmentos

Cuadro 8: Medias (desviaciones estándar) de los índices de diversidad α - Fisher, H' Shannon, D' Simpson, evaluados para cada uno de los fragmentos

Índices de diversidad	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	$P>F$
α	31.83 (7.6)B	34.34 (9.2)B	32.68 (8.7)B	47.11 (14.2)A	31.86 (10.9)B	0,0101
H'	3.37 (0.2)AB	3.40 (0.25)AB	3.32 (0.24)B	3.66 (0.30)A	3.27 (0.30)B	0,0128
D'	0.94 (0.01)	0.94 (0.02)	0.94 (0.02)	0.95 (0.02)	0.94 (0.03)	0,6485

* Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes $P>F$ Tukey $\alpha = 0.05$ para α y H'

Aunque la probabilidad $P > F$ (Cuadro 9) fue igual para H' y α' , tomando en cuenta los coeficientes de variación calculados por el análisis de covarianza, podemos ver que estos son mayores para el índice α' con respecto de H' (Figura 6). Esto puede sugerir una mayor confiabilidad en la interpretación de las diferencias que distingue Tukey entre los fragmentos con el índice H' .

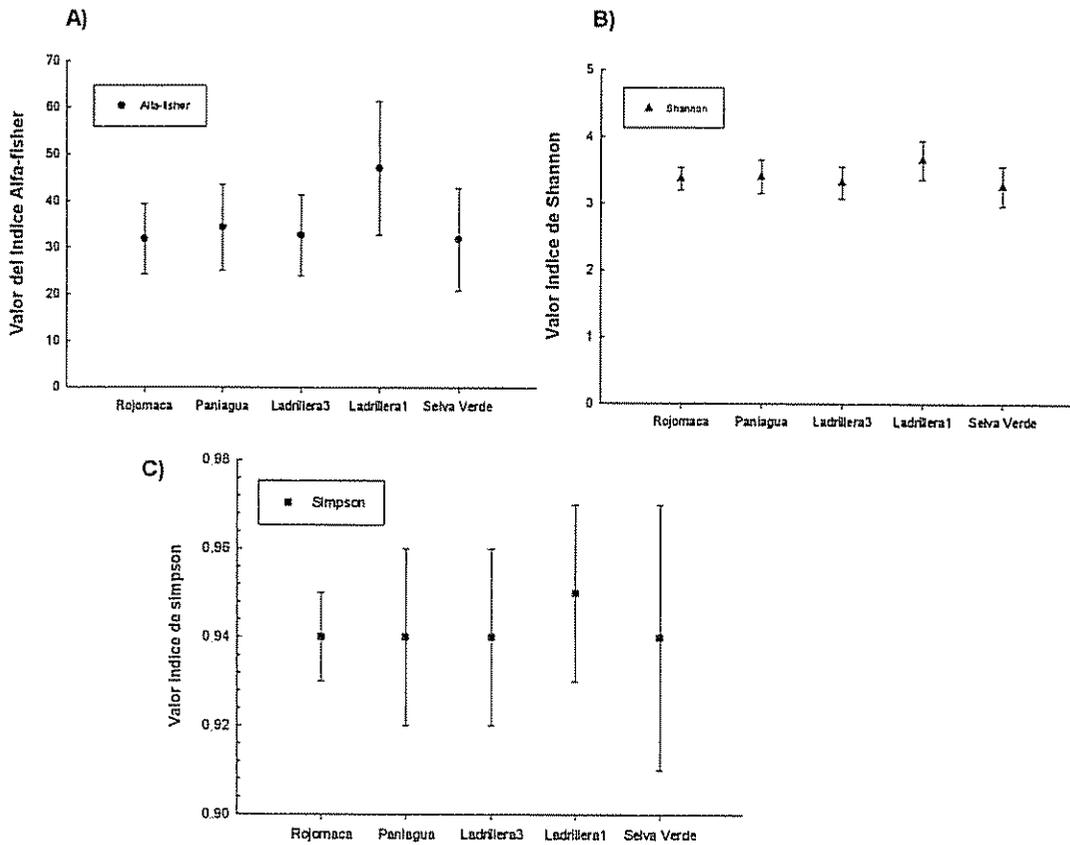


Figura 6: Medias y desviación estándar de los índices de diversidad para cada uno de los fragmentos: A) α' (α -Fisher) B) H' (Shannon) C) D (Simpson).

4.2.3 Estructura

Los fragmentos presentaron diferencias estadísticamente significativas en lo que respecta a la densidad de árboles reportados. Paniagua, Rojomaca y Ladrillera1 con mayores abundancias (Tukey $\alpha=0.05$) que Ladrillera3 y Selva Verde no difirió de ningún otro sitio (Cuadro 9). Aunque no se presentaron diferencias estadísticamente significativas de área basal entre los fragmentos, la media de área basal fue menor en Rojomaca y muy similar entre los demás fragmentos (Cuadro 9).

Cuadro 9: Medias (desviación estándar) de la abundancia y el área basal evaluada por fragmento

N-G	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
Abundancia absoluta 0.2 ha ⁻¹	107.8 (12.0)A	113.4 (18.2)A	82.0 (10.3)B	107.4 (12.1)A	88.3 (8.8)AB	0,004
Abundancia árboles ha ⁻¹	539	634	433	629	590	-
Area basal absoluta 0.2 ha ⁻¹	4.67 (1.0)	5.4 (1.0)	5.6 (0.6)	6.0 (0.8)	5.7 (1.8)	0,50

*Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P>F=0.05$) para abundancia absoluta

En todos los fragmentos el número de árboles por clase diamétrica fue mayor en las clases diamétricas inferiores; esta distribución en forma de J invertida es típica de los bosques naturales primarios (Clark 1994). Al igual que en el caso de la composición también se presentaron diferencias marcadas en la estructura de los bosques; los árboles ≥ 100 cm d.a.p. se registraron, en poca abundancia, solamente en las parcelas de Ladrillera1, Ladrillera3 y Selva Verde; la ausencia de árboles con este diámetro en las parcelas de Rojomaca y Paniagua puede deberse al aprovechamiento de madera que tuvo lugar en estos fragmentos en el pasado o bien a algún factor ambiental (Cuadro 10).

En las clases diamétricas 10-19, 20-29, 30-39, 40-49, 60-69 cm d.a.p. para las tres variables evaluadas (IVI, N, y área basal) se presentaron diferencias significativas entre los fragmentos (Tukey $\alpha=0.05$), inclusive por gremios forestales. Debido a que los patrones para estas variables fueron similares, solo se reportan los resultados de abundancia (N) (Cuadro 10). En la primera clase diamétrica (10-19) Rojomaca presentó una abundancia mayor que Selva Verde y Ladrillera3, los demás sitios no presentaron diferencias significativas. En esta misma clase diamétrica las distribuciones entre los fragmentos de las especies agrupadas en los gremios heliófitas durables y generalistas también fueron diferentes. Las heliófitas durables fueron más abundantes en Rojomaca, que en Paniagua y Selva verde; las generalistas más abundantes en Paniagua que en Ladrillera3, Ladrillera1 y Selva Verde (Cuadro 10). Las generalistas en la clase 20-29 cm d a.p. fueron más abundantes en Paniagua y Ladrillera1, que en Selva Verde.

De manera similar árboles en la clase 30-39 cm d.a.p. fueron más abundantes en Ladrillera1 que en Ladrillera3, los otros fragmentos -Paniagua, Rojomaca y Selva Verde- no fueron significativamente diferentes (Cuadro 10). La abundancia del gremio generalista en esta clase diamétrica fue mayor en Ladrillera1, que en Selva Verde y Ladrillera3. En general para la misma clase diamétrica (30-39) la abundancia de las heliófitas efímeras en

todos los fragmentos fue baja pero se presentaron mas en Selva Verde y Paniagua, que en Ladrillera1 y Rojomaca. En la clase diamétrica 40-49 cm d.a.p. las medias más altas de las variables evaluadas se presentaron en Paniagua, Ladrillera3, y Selva Verde, seguido por Rojomaca, y más bajos en Ladrillera3. El gremio heliófitas durables en la clase diamétrica 60-69 cm d.a.p. estuvo presente solamente en Ladrillera3 y Paniagua, con abundancias y área basal mayores en el primero más que en el segundo (Cuadro 10).

Cuadro 10: Distribución de medias de abundancia por clase diamétrica para, N: población total, HD:Heliófitas durables, GEN: Generalistas, HE: heliófitas efímeras (solo para la clase diamétrica 30-39 cm d.a.p.)

Clase Diamétrica	*N (SD) Gremio	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
10-19	N	76.2 (11.3)A	73.4 (11.1)AB	48.2 (8.3)B	68 (10.2)AB	56 (7.0)B	0,01
	GEN	10.5 (4.9)AB	14.5 (4.3)A	7.11 (3.6)B	8.6 (3.8)B	7.5 (2.7)B	0,01
	HD	17.2 (6.3)A	7.0 (4.2)B	9.0 (3.6)AB	9.8 (3.8)AB	4.3 (1.9)B	0,05
20-29	N	14.6 (5.3)	19 (6.7)	14 (4.0)	16.3 (4.0)	10.3 (1.2)	0,43
	GEN	5.9 (2.9)AB	7.4 (3.3)A	3.6 (1.3)AB	6.8 (1.9)A	3.3 (2.6)B	0,02
	HD	4.0 (2.9)	4.1 (3.5)	3.1 (2.5)	3.0 (1.9)	2.3 (1.0)	0,81
30-39	N	7.6 (3.8)AB	10.2 (5.9)AB	6.2 (2.6)B	10.0 (3.5)A	6.3 (3.2)AB	0,01
	GEN	5.0 (2.8)AB	6.0 (2.4)AB	3.0 (2.1)B	7.0 (2.5)A	3.0 (1.8)B	0,02
	HD	1.3 (1.7)	2.3 (3.4)	2.0 (2.1)	1.2 (1.3)	1.3 (1.0)	0,65
	HE	0.1 (0.3)AB	0.6 (1.0)AB	-	0.2 (0.4)AB	0.8 (0.5)A	0,01
40-49	N	5.2 (2.0)AB	6.7 (1.8)A	6.7 (2.8)A	4.3 (4.0)B	5.3 (1.2)A	0,01
	GEN	4.2 (1.9)	5.2 (1.9)	3.6 (2.0)	3.6 (2.7)	3.5 (1.9)	0,52
	HD	0.8 (1.0)	0.4 (1.0)	1.7 (1.9)	1.0 (0.7)	0.8 (0.5)	0,43
50-59	N	2.3 (0.7)	2.4 (1.3)	2.8 (1.4)	4.2 (3.7)	3.7 (1.2)	0,56
	GEN	1.7 (1.0)	2.2 (1.4)	1.0 (1.0)	3.2 (2.1)	2.8 (1.7)	0,19
	HD	0.4 (0.7)	0.1(0.3)	1.0 (1.0)	0.6 (0.89)	0.3 (0.5)	0,18
60-69	N	1.0 (1.1)	1.0 (1.0)	2.0 (1.2)	1.2 (0.7)	0.7 (0.6)	0,34
	GEN	1.0 (1.2)	0.8 (1.0)	0.9 (0.9)	0.8 (0.5)	0.8 (0.5)	0,63
	HD	-	0.1 (0.3)B	0.6 (0.8)A	-	-	0,01
70-79	N	0.7 (0.7)	0.5 (0.5)	0.9 (1.4)	0.2 (0.0)	2.3 (1.5)	0,82
	GEN	0.2 (0.4)	0.3 (0.5)	0.6 (0.9)	0.2 (0.5)	1.0 (1.2)	0,70
	HD	0.1(0.3)	0.2 (0.4)	0.1 (0.3)	-	0.5 (0.6)	0,67
80-89	N	0.3 (0.7)	0.2 (0.4)	0.4 (0.7)	0.7 (1.2)	-	-
90-99	N	-	0.1 (0.3)	0.3 (0.5)	-	0.7 (0.6)	-
100-109	N	-	-	0.3 (0.7)	0.2 (0.0)	0.3 (0.7)	-
>=110	N	-	-	0.1 (0.3)	0.2 (0.0)	0.7 (0.6)	-

* Promedio de árboles por cada clase diamétrica por fragmento (desviación estándar).

** Gremios Forestales Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P>F=0.05$)

Otro patrón de variación estructural (Tukey $\alpha=0.05$) se presentó a nivel de la abundancia de Lianas ≥ 10 cm d.a.p., la cual fue mayor en Rojomaca que en Ladrillera3 (Cuadro 11). De forma similar la abundancia de lianas entre $\geq 2.5 \leq 9.9$ cm d.a.p. fue mayor en Rojomaca y Paniagua, menor en Ladrillera3 (Cuadro 11).

Además el registro de árboles muertos por desraizamiento, quebrados por causas naturales y cortados (árboles cortados por debajo del diámetro mínimo de corta para aprovechamiento forestal, además de las palmas) y la ocupación de copa por lianas, revelaron más variación entre fragmentos (Tukey $\alpha=0.05$). En Selva Verde y Ladrillera1 se

presentaron mas árboles muertos por desraizamiento que en los demás fragmentos. Árboles quebrados por causa natural fueron mas abundantes en Ladrillera1 y menos en Ladrillera3. Más árboles cortados se presentaron en Rojomaca y ladrillera1 y menos en Selva Verde (Cuadro 11). Por último, la proporción de ocupación de copa por lianas entre 60-79% fue predominante en Ladrillera1 y menos en Ladrillera3 (Cuadro 11).

Cuadro 11: Medias (desviación estándar) para cada uno de los fragmentos, de abundancia de lianas y árboles muertos (desraizados, quebrados y cortados) ≥ 10 cm d.a.p.; además de la proporción de ocupación de copa de árboles por lianas para 0.2 ha

Variable	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera 3	Ladrillera 1	Selva Verde	P>F
N-Lianas	2.2 (1.7)A	0.9 (1.1)AB	0.4 (0.5)B	2.0 (1.6)AB	1.3 (1.5)AB	0.041
Desraizado	5.3 (1.4)B	7.9 (4.0)AB	3.9 (3.3)B	12 (4.8)A	13.3 (4.6)A	0.014
Quebrado natural	1.6 (1.9)BC	1.8 (1.0)ABC	0.6 (0.9)C	4.4 (1.5)A	3.5 (2.4)AB	0.002
Cortados	2.0 (3.6)A	0.9 (1.2)ABC	0.4 (0.7)BC	1.2 (1.3)AB	0.3 (0.5)C	0.039
% Ocupación copa x lianas						
0-19%	2.4 (1.7)	1.1 (1.1)	0.4 (0.5)	2.0 (1.6)	1.5 (1.3)	0.069
20-39%	90 (12.7)	95.6 (18.0)	73.4 (10.7)	81 (4.7)	71.5 (13.1)	0.063
40-59%	4.9 (2.8)	3.3 (3.6)	1.9 (1.3)	3.8 (1.8)	3.0 (1.4)	0.066
60-70	3.7 (2.2)AB	3.7 (2.5)AB	1.4 (1.7)B	4.2 (0.8)A	3.3 (1.7)AB	0.036

*Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P>F$ Tukey $\alpha=0.05$)

4.3 Variación florística y estructural con respecto a la distancia al borde

4.3.1 Composición de la vegetación ≥ 10 cm d.a.p.

Ninguna de las variables de respuesta evaluadas (IVI, área basal y N) para las familias Annonaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Lauraceae y Burseraceae mostró patrones de distribución estadísticamente significativos con respecto a la distancia al borde. Sin embargo árboles de la familia Euphorbiaceae fueron más abundantes en las parcelas de borde y menos en las parcelas del interior ($P>F= 0.06$); especialmente en Paniagua (Cuadro 12) donde dos de las especies más representativas de esta familia fueron *Croton schiedeanus* y *Croton smithianus*. Esto debe tener relación con un mayor promedio de IVI del gremio heliófitas efímeras en las parcelas de borde de Paniagua (Cuadro 13). Hay que recalcar también que *C. schiedeanus* fue menos abundante en las parcelas de Ladrillera3 y que *C. smithianus* estuvo ausente en este fragmento (Anexo 3).

Con el fin de sintetizar los resultados de las variables de respuesta evaluadas (IVI, área basal y N) de las 17 especies que fueron seleccionadas para el análisis de covarianza, solamente se presenta el comportamiento del IVI puesto que todas las demás variables en general mostraron patrones similares. Del total de especies únicamente las palmas,

Welfia georgii, *Socratea exorrhiza*, y *Euterpe precatoria*, presentaron un patrón de respuesta estadísticamente significativo con respecto a la distancia al borde ($P > F$, Tukey $\alpha = 0.05$). Todas las palmas antes mencionadas se distribuyeron con mayor IVI en las parcelas del interior y valores menores en las parcelas de borde; excepto por *S. exorrhiza* que presentó el mayor IVI en las parcelas a 150 m del borde (Cuadro 13). También existió una relación positiva del IVI de *Welfia georgii* con la distancia de la parcela a los caminos de arrastre; es decir, entre más alejado se encontraba el camino de la parcela el valor de importancia de *W. georgii* aumentaba (Cuadro 14). Esto también podría explicar la interacción encontrada por ANDEVA entre el sitio Ladrillera3 y las parcelas a 150 m del borde, en donde el valor de importancia de *W. georgii* fue mayor en estas parcelas con respecto a las parcelas de otros fragmentos; puesto que no se encontraron caminos a menos de 40 m alrededor de estas parcelas (cuadro 13).

Cuadro 12 : Abundancia promedio (desviación estándar) de familias de importancia ecológica para las tres categorías 1) borde 2) 150 m borde 3) ≥ 300 m de distancia al borde en todos los fragmentos

Familias	Distancia al borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	$P > F$
Annonaceae	1	1.3 (2.3)	2.7 (2.1)	4.0 (5.3)	1.7 (1.5)	-	0,12
	2	2.3 (0.6)	2.0 (1.7)	3.0 (2.7)	1.5 (0.7)	4,0	
	3	0.3 (0.6)	1.3 (1.5)	2.0 (2.0)	-	0.7 (1.2)	
Burseraceae	1	4.0 (4.0)	3.3 (2.5)	1.3 (2.3)	3.3 (2.3)	-	0,46
	2	3.7 (1.5)	5.7 (4.2)	2.7 (2.5)	6.0 (1.4)	8,0	
	3	3.7 (1.5)	3.0 (2.7)	1.7 (1.5)	-	5.3 (4.2)	
Chrysobalanaceae	1	3.7 (2.5)	1.3 (1.5)	-	0.3 (0.6)	-	0,17
	2	1.7 (2.1)	0.7 (0.6)	-	0.5 (0.7)	-	
	3	4.0 (3.6)	3.0 (2.7)	-	-	0.7 (0.6)	
Euphorbiaceae	1A	6.3 (7.8)	10.7 (1.5)	1.7 (0.6)	6.0 (1.0)	-	0,06
	2AB	3.3 (1.5)	3.7 (3.5)	2.7 (2.5)	2.5 (0.7)	9,0	
	3B	2.3 (0.6)	3.3 (2.3)	1.0 (1.0)	-	2.0 (1.7)	
Lauraceae	1	2.7 (1.5)	1.7 (0.6)	1.3 (0.6)	2.7 (1.2)	-	0,59
	2	0.7 (0.6)	3.7 (1.5)	0.7 (0.6)	3.5 (0.7)	5,0	
	3	2.0 (1.0)	1.3 (0.6)	1.3 (0.6)	-	3.0 (2.6)	
Sapotaceae	1	5.3 (3.8)	3.3 (2.1)	2.7 (1.5)	4.0 (1.7)	-	0,88
	2	4.0 (1.7)	3.7 (2.5)	2.3 (2.1)	4.0 (2.8)	3,00	
	3	4.0 (2.7)	5.3 (1.5)	2.7 (0.6)	-	1.0 (1.0)	

* Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ($P > F(\alpha = 0.05)$).

Cuadro 13: Medias IVI especies (desviación estándar). Gremio forestal: G-eneralistas, I-ntermedias HD- Heliófitas durables, HE-Heliófitas efímeras Distancias al borde: 1-borde, 2-150 m, 3) \geq 300 m.

Especies	Gemio forestal	Distancia al borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
Pouteria durlandii	G	1	1.3 (1.2)	1.0 (0.7)	-	0.9 (0.9)	-	0,50
		2	1.5 (1.5)	0.7 (0.4)	-	0.5 (0.7)	-	
		3	1.4 (0.2)	0.6 (0.2)	-	-	1.1 (1.2)	
Brosimum lactescens	G	1	0.4 (0.7)	0.5 (0.3)	1.0 (1.8)	2.5 (2.3)	-	0,91
		2	0.4 (0.7)	0.3 (0.2)	1.4 (1.2)	0.7 (0.9)	1,90	
		3	0.6 (0.2)	0.3 (0.1)	1.7 (1.8)	-	1.4 (1.4)	
Tapirira guianensis	G	1	1.1 (1.1)	0.8 (0.5)	-	0.9 (1.6)	-	0,49
		2	0.6 (1.1)	0.5 (0.3)	0.4 (0.7)	2.5 (2.1)	2,60	
		3	0.9 (0.3)	0.4 (0.1)	0.5 (0.9)	-	1.0 (0.8)	
Tetragastris panamensis	G	1	1.3 (2.3)	1.4 (0.6)	-	1.3 (0.2)	-	0,11
		2	3.2 (1.0)	1.1 (0.4)	-	3.9 (2.6)	0,80	
		3	2.2 (1.1)	0.7 (0.3)	-	-	0.5 (1.0)	
Virola sebifera	G	1	-	0.4 (0.3)	2.6 (2.8)	0.3 (0.6)	-	0,34
		2	1.2 (0.1)	0.4 (0.2)	2.5 (1.0)	1.4 (0.1)	-	
		3	0.4 (0.7)	0.3 (0.1)	2.0 (0.6)	-	1 (0.9)	
dendropanax arboreus	I	1	1.9 (0.6)	0.9 (0.2)	2.4 (1.2)	2.0 (1.0)	-	0,22
		2	2.0 (1.0)	0.6 (0.4)	3.2 (1.0)	2.2 (1.0)	-	
		3	1.2 (0.7)	0.4 (0.2)	3.9 (1.3)	-	2.2 (0.7)	
Apeiba membranacea	HD	1A	1.7 (1.9)	0.8 (0.2)	2.2 (0.7)	0.8 (0.7)	-	0,04
		2B	0.3 (0.6)	0.6 (0.4)	1.3 (1.4)	-	1,20	
		3A	0.9 (0.8)	0.4 (0.2)	1.7 (0.6)	-	4.0 (2.5)	
Goethalsia melantha	HD	1A	-	-	7.3 (4.2)	0.9 (1.5)	-	0,04
		2AB	-	-	3.1 (1.0)	-	-	
		3B	-	-	1.3 (1.5)	-	-	
Laetia procera	HD	1	1.6 (1.7)	1.2 (0.7)	1.9 (2.0)	1.4 (0.5)	-	0,12
		2	1.0 (1.7)	0.8 (0.4)	1.5 (1.3)	-	1,40	
		3	1.5 (0.4)	0.6 (0.2)	0.7 (1.2)	-	-	
Pourouma bicolor/minor	I	1	1.5 (1.4)	0.9 (0.4)	1.6 (1.8)	1.6 (0.6)	-	0,48
		2	2.2 (0.6)	0.7 (0.3)	3.6 (2.2)	-	2,30	
		3	1.4 (0.8)	0.5 (0.2)	0.7 (1.2)	-	3.2 (0.6)	
Cecropia insignis	HE	1AB	0.8 (0.7)	0.2 (0.2)	-	-	-	0,07
		2A	-	0.3 (0.1)	3.6 (2.0)	-	-	
		3B	0.2 (0.4)	0.2 (0.1)	-	-	-	
Minuartia guianensis	G	1	-	-	0.5 (0.9)	1.6 (1.2)	-	0,43
		2	-	-	1.0 (0.9)	-	1,7	
		3	-	0.7 (0.6)	1.4 (1.4)	-	2.3 (1.0)	
Welfia georgii	DB	1B	5.7 (2.1)	2.4 (1.1)	3.7 (1.5)	2.9 (1.2)	-	0,013
		2AB	6.5 (1.2)	2.1 (1.0)	4.1 (2.0)	6.5 (1.2)	-	
		3A	5.4 (1.7)	3.6 (3.3)	6.0 (1.8)	-	6.9 (0.5)	
Socratea exorrhiza	DB	1B	1.3 (1.0)	0.8 (0.4)	1.0 (1.0)	1.0 (1.0)	-	0,02
		2A	2.2 (0.4)	0.7 (0.3)	1.7 (1.0)	2.3 (0.4)	4,5	
		3AB	1.2 (1.0)	2.0 (3.7)	1.5 (1.0)	-	1.0 (0.9)	
Iriartea deltoidea	DB	1	0.4 (0.6)	0.6 (0.2)	1.4 (1.5)	1.5 (1.5)	-	0,19
		2	1.5 (1.4)	0.5 (0.2)	2.0 (0.5)	2.0 (1.3)	1,3	
		3	0.8 (0.6)	1.8 (4.1)	3.4 (1.2)	-	3.7 (2.1)	
Euterpe precatoria	DB	1B	0.4 (0.6)	0.5 (0.9)	-	2.0 (1.3)	-	0,03
		2AB	2.7 (3.4)	1.1 (1.0)	-	2.7 (0.5)	-	
		3A	3.6 (2.0)	1.3 (1.2)	-	-	2.7 (1.5)	
Pentaclethra macroloba	G	1	14.4 (5.8)	5.8 (2.7)	16.5 (7.4)	13.0 (1.9)	-	0,16
		2	15.5 (2.8)	5.1 (2.07)	17.1 (6.0)	16.8 (4.2)	2,30	
		3	8.0 (6.7)	7.6 (5.0)	12.6 (6.2)	-	17.8 (5.3)	

*Letras distintas entre las tres categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P>F \alpha=0.05$)

Otras especies con patrones de distancia al borde fueron *Goethalsia meiantha*, *Cecropia insignis*, y *Apeiba membranacea* a un nivel de significancia mayor pero cercano a $\alpha=0.05$. *G. meiantha*, se concentró con un alto IVI en las parcelas de borde que en las parcelas del interior, en los fragmentos de Ladrillera3 y Ladrillera1 (cuadro 13). *A. membranacea* reportó un IVI mayor en las parcelas de borde e interior que en las parcelas a 150 m del borde. *Cecropia insignis* solo fue reportada en las parcelas de borde en Rojomaca y Paniagua con IVI muy bajo, pero los IVI fueron aún más bajos en las parcelas del interior. El análisis de covarianza mostró una interacción de *C. insignis* con las parcelas ubicadas a 150 m del borde en Ladrillera3, puesto que solamente se encontraron ahí (Cuadro 13). Además la prueba de regresión simple mostró una relación positiva del IVI con el área de claros (Cuadro 14). Otra especie que presentó una relación positiva de la covariable densidad de luz con el IVI fue *Minquartia guianensis*; ósea más individuos de *Minquartia* fueron registrados en parcelas con una mayor densidad de la luz (Cuadro 14). El porcentaje de ocupación de copa por lianas también estuvo relacionado positivamente con la presencia de caminos en las parcelas, seguramente estimuladas por una mayor disponibilidad de luz (Cuadro 14)

Cuadro 14: Variables medidas en individuos ≥ 10 cm d.a.p. que se relacionaron significativamente con las covariables identificadas como indicadores de perturbación por aprovechamiento de madera.

Variables	Area claros		Distancia caminos		Altitud		Luz promedio		Area caminos	
	r^2	$P>F$	r^2	$P>F$	r^2	$P>F$	r^2	$P>F$	r^2	$P>F$
IVI										
Welfia georgii	-	-	0,45	0,002	-	-	-	-	-	-
Cecropia insignis	0,47	0,003	-	-	-	-	-	-	-	-
Minquartia guianensis	-	-	-	-	-	-	0,45	0,003	-	-
Heliófitas efímeras	-	-	-	-	0	0,09	-	-	-	-
Área basal (G)										
Brosimum lactescens	-	-	-	-	-	-	0,33	0,001	-	-
Ocupación copas/lianas										
0-19%	-	-	-	-	-	-	-	-	0,28	0,001
60-79%	-	-	-	-	-	-	-	-	0,33	0,001
80-100%	-	-	-	-	-	-	-	-	0,33	0,001

(r^2) Regresión lineal, $P>F \alpha=0.05$.

A nivel de gremio forestal solo las heliófitas durables mostraron una tendencia creciente estadísticamente significativa con respecto a la distancia al borde (Tukey $\alpha=0.05$). El IVI calculado fue mayor en las parcelas de borde y menor a partir de la parcela a 150 m del borde (Cuadro 15).

Cuadro 15: Promedio de IVI's (desviación estándar) de los gremios forestales respecto a las tres categorías 1) borde 2) 150 m borde 3) ≥ 300 m de distancia al borde en todos los fragmentos

Gremios forestales	Distancia al borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
Heliófita durable	1A	25.0 (9.5)	19.8 (8.5)	32.1 (4.2)	19.1 (1.9)	-	0,04
	2B	23.2 (9.0)	9.9 (1.3)	24.0 (6.4)	14.9 (7.1)	10,8	
	3B	15.5 (3.4)	13.1 (4.5)	22.4 (1.9)	-	18.0 (3.5)	
Heliófita efimera	1	1.8 (0.50)	3.3 (2.8)	-	1.9 (0.4)	-	0,54
	2	0.7 (1.3)	2.5 (3.1)	5.0 (2.1)	-	5,1	
	3	1.0 (0.9)	1.0 (1.7)	2.9 (1.1)	-	0.6 (1.0)	
Generalista	1	32.8 (16.1)	32.7 (7.5)	26.6 (7.7)	34.3 (3.7)	-	0,82
	2	32.8 (8.8)	40.6 (2.7)	30.1 (6.8)	36.3 (9.6)	26,3	
	3	35.4 (2.3)	36.7 (7.1)	26.8 (2.7)	-	34.9 (8.4)	
Intermedia	1	3.3 (2.0)	4.7 (1.7)	6.8 (2.5)	3.6 (1.5)	-	0,84
	2	4.5 (1.1)	4.3 (4.3)	7.4 (1.6)	5.7 (1.0)	3,40	
	3	2.4 (2.1)	4.7 (3.6)	6.0 (0.5)	-	5.8 (0.4)	

* Letras distintas entre las categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P>F \alpha=0.05$).

4.3.2 Composición de la vegetación $\leq 2.5 \geq 9.9$ cm d.a.p.

En latizales la única especie con un patrón de distribución de abundancia con respecto a la distancia al borde estadísticamente significativo fue *Minuartia guianensis* ($P>F$, Tukey $\alpha = 0.05$). *M. guianensis* presentó una abundancia mayor en las parcelas del interior, menor en las parcelas a 150 m del borde, y una tendencia de menor abundancia en las parcelas de borde (Cuadro 16). Otras especies escogidas para el análisis de covarianza con una significancia estadística interesante cercana a $\alpha = 0.1$ fueron *Carapa guianensis* y *Laetia procera*; la primera más abundante en las parcelas de borde, menos en las parcelas a 150 m del borde y ausente en casi todas las parcelas del interior excepto para las de Ladrillera3; la segunda por el contrario más abundante tanto en las parcelas a 150 m del borde como en las del interior, y ausente completamente en las parcelas de borde excepto en Ladrillera1 (Cuadro 16).

Por otra parte, la abundancia de *O. novogranatensis* y *V. koschnyii* estuvo relacionada positivamente con la covariable área de caminos, es decir, que estas especies fueron más abundantes en las parcelas donde los caminos ocuparon una mayor área dentro de la parcela (Cuadro 17). Tampoco existieron patrones con respecto a la abundancia de las especies seleccionadas para este estudio, agrupadas en gremios forestales. Sin embargo los gremios heliófita durables e intermedias se relacionaron positivamente con

el área de caminos; ósea que las parcelas con mayores áreas de camino aparentemente favorecen la abundancia de especies intermedias y heliófitas durables (cuadro 17).

Cuadro 16: Medias de abundancia (desviación estándar) para algunas especies ($\leq 2.5 \geq 9.9$ cm d.a.p.) y gremios forestales, respecto a la distancia al borde: 1- borde, 2-150 m, 3- ≥ 300 m.

Especies	Distancia al borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Seiva Verde	P*
Croton schiedeanus	1	9.3 (6.8)	4.7 (0.6)	2.3 (2.3)	5.0 (2.6)	-	0.65
	2	10.7 (8.1)	5.7 (3.5)	0.3 (0.6)	6.5 (2.1)	-	
	3	5.7 (4.2)	12.0 (12.5)	-	-	-	
Virola sebifera	1	3.3 (3.5)	2.7 (2.5)	5.0 (4.6)	4.3 (3.1)	-	0.25
	2	1.0 (1.0)	5.0 (5.2)	1.3 (1.5)	1.0 (1.4)	-	
	3	1.0 (1.0)	4.0 (2.6)	2.0 (2.0)	-	0.7 (0.6)	
Otoba novogranatensis	1	0.3 (0.6)	0.7 (1.2)	2.7 (0.6)	1.7 (1.2)	-	0.32
	2	-	-	4.3 (3.8)	0.5 (0.7)	1.0	
	3	-	0.7 (1.2)	6.0 (4.4)	-	1.0 (1.0)	
Minuartia guianensis	1	0.7 (0.6)	0.3 (0.6)	4.0 (5.3)	1.3 (1.2)	-	0.54
	2	0.7 (1.2)	-	0.7 (1.2)	1.0 (1.4)	-	
	3	0.7 (0.6)	1.0 (1.0)	1.7 (1.5)	-	6.3 (4.2)	
Carapa guianensis	1	0.3 (0.6)	3.0 (1.7)	2.3 (2.5)	3.0 (2.0)	-	0.09
	2	-	0.7 (1.2)	2.7 (1.5)	2.5 (2.1)	1.0 (1.0)	
	3	-	-	2.0 (1.0)	-	-	
Virola koschnyi	1	0.7 (0.6)	1.0 (1.0)	0.3 (0.6)	3.7 (2.1)	-	0.14
	2	1.3 (1.2)	0.3 (0.6)	3.0 (2.6)	1.0 (1.4)	2.0	
	3	-	0.7 (1.2)	2.3 (2.5)	-	1.0 (1.0)	
Simarouba amara	1	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	3.7 (2.1)	-	0.6
	2	1.0 (1.7)	0.7 (1.2)	3.0 (2.6)	1.0 (1.4)	2.0	
	3	1.0 (1.0)	0.7 (1.2)	2.3 (2.5)	-	1.0 (1.0)	
Laetia procera	1	-	-	-	2.0 (2.0)	-	0.06
	2	1.3 (1.5)	2.7 (1.5)	0.3 (0.6)	-	-	
	3	-	2.7 (1.2)	0.3 (0.6)	-	0.7 (0.6)	
Gremios Forestales							
Generalistas	1	5.3 (2.5)	7.7 (2.1)	12.0 (0.6)	14.3 (9.0)	-	0.07
	2	3.7 (3.1)	6.3 (5.9)	7.7 (2.9)	5.5 (0.7)	5.0	
	3	2.3 (1.5)	7.0 (4.4)	8.0 (3.5)	-	8.7 (2.9)	
Heliofitas durables	1	1.0 (1.7)	0.7 (0.6)	2.0 (1.7)	4.3 (3.1)	-	0.11
	2	4.0 (2.0)	4.3 (2.1)	1.7 (0.6)	1.5 (0.7)	2.0	
	3	4.7 (4.0)	6.7 (1.2)	2.0 (1.0)	-	1.3 (0.6)	
Intermedias	1	0.3 (0.6)	1.3 (1.5)	3.0 (1.0)	4.3 (4.2)	-	0.64
	2	-	0.3 (0.6)	4.3 (3.8)	4.5 (0.7)	2.0	
	3	0.3 (0.6)	0.7 (1.2)	6.3 (4.2)	-	1.0 (1.0)	

*Letras distintas entre las tres categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P > F$ ($\alpha = 0.05$)).

Cuadro 17: Variables medidas en individuos $\leq 2.5 \geq 9.9$ cm d.a.p. que se relacionaron significativamente con la covariable área de caminos, originados por aprovechamiento de madera

Variables	Area caminos	
	r ²	P>F
Abundancia N		
Heliófitas durables	0,29	0,02
Intermedias	0,48	0,03
Otoba novogranatensis	0,54	0,001
Virola Koschnii	0,43	0,004

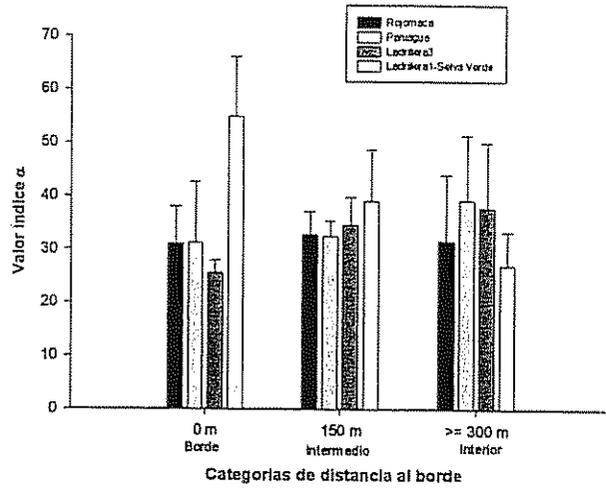
4.3.3 Riqueza y diversidad

Para las variables evaluadas riqueza y diversidad, no existieron diferencias significativas o patrones con respecto a la distancia al borde (cuadro 18); gráficamente solo con el índice α' (Figura 7a) se logró percibir que las parcelas de borde y a 150 m del borde en Ladrillera1, siguen siendo más diversas que las parcelas de los demás fragmentos; contrario a H' (Figura 7b) y D' (Figura 7d), que no presentaron claramente ningún patrón. Sin embargo en lo referente a riqueza, en las graficas de acumulación aleatorizada especies-área y especies-individuos para los fragmentos Rojomaca y Paniagua (Figura 8 y 9 a-b) esta fue menor en las parcelas a 150 m del borde, en comparación con las parcelas del interior y del borde; entre las cuales la diferencia fue imperceptible en Paniagua a diferencia de Rojomaca donde la riqueza fue un poco mayor en la condición de interior del bosque. La misma gráfica para Ladrillera3 distinguió un patrón de acumulación de riqueza en la medida que se aleja del borde (Figura 8 y 9 c). Excepcionalmente Ladrillera1-Selva Verde aunque similares en composición, fueron diferentes en riqueza y diversidad (Acápite 4.2.2); por esta razón sería inconsistente tratar de interpretar lo que reflejan las gráficas de acumulación aleatorizada especies-área (Figura 8d) y especies-individuos (Figura 9d).

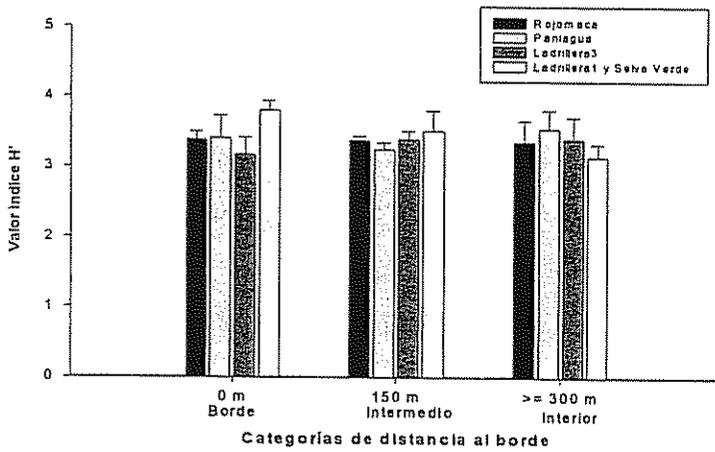
Cuadro 18: Medias (desviación estándar) de índices de diversidad de acuerdo con la distancia al borde: 1- borde, 2- 150 m, 3- ≥ 300 m para cada uno de los fragmentos

Índices Diversidad	Distancia al borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera 3	Ladrillera 1	Selva Verde	$P > F$
α'	1	31.0 (7.0)	31.3 (11.2)	25.6 (2.4)	54.9 (11.2)	-	0,32
	2	32.8 (4.3)	32.4 (3.0)	34.7 (5.1)	35.5 (10.5)	46.4 (0.0)	
	3	31.7 (12.4)	39.3 (12.1)	37.8 (12.4)	-	27.0 (6.3)	
H'	1	3.4 (0.1)	3.4 (0.3)	3.2 (0.3)	3.8 (0.1)	-	0,44
	2	3.37 (0.1)	3.2 (0.1)	3.4 (0.1)	3.4 (0.4)	3.7 (0.0)	
	3	3.3 (0.3)	3.6 (0.3)	3.4 (0.3)	-	3.1 (0.2)	
D'	1	0.94 (0.01)	0.94 (0.02)	0.93 (0.04)	0.97 (0.01)	-	0,81
	2	0.94 (0.003)	0.92 (0.02)	0.95 (0.01)	0.93 (0.01)	0.92 (0.00)	
	3	0.94 (0.02)	0.95 (0.02)	0.95 (0.02)	-	0.93 (0.02)	

a)



b)



c)

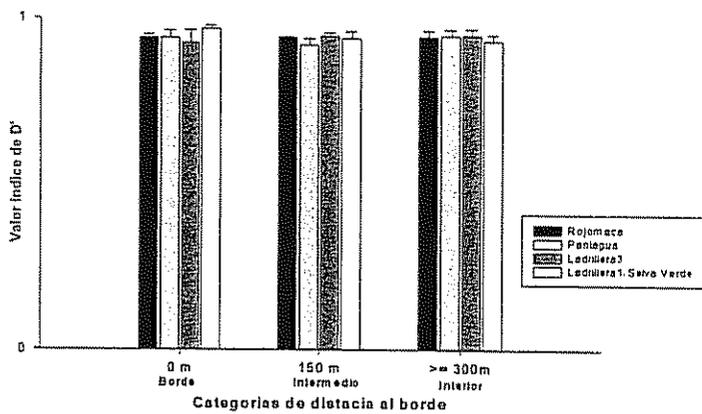
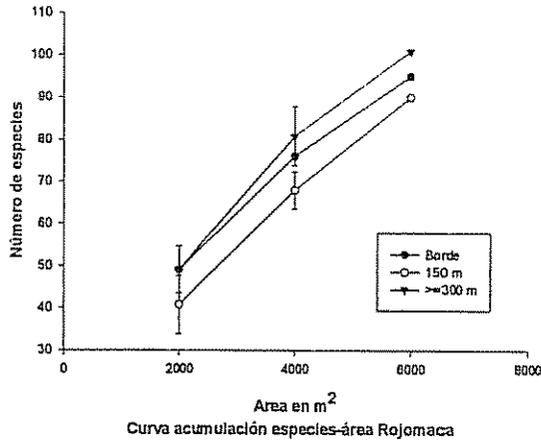
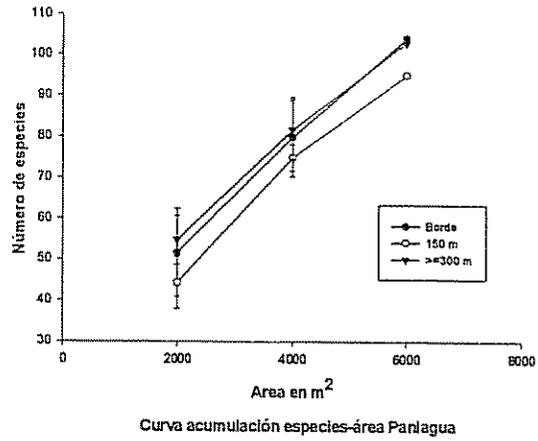


Figura 7: Tendencias de a) diversidad α , b) H' , c) D' de acuerdo con la distancia al borde: 3-Borde, 2-Intermedio 3-Interior para cada uno de los fragmentos

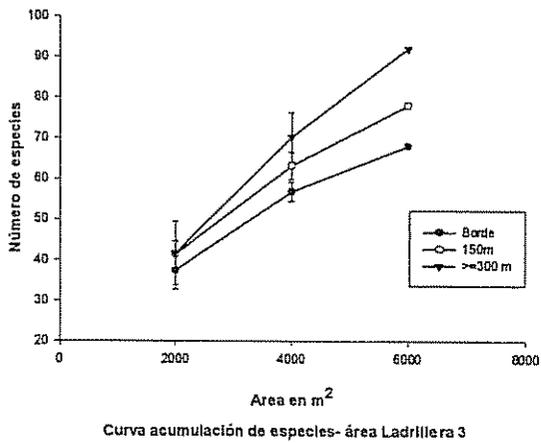
a)



b)



c)



d)

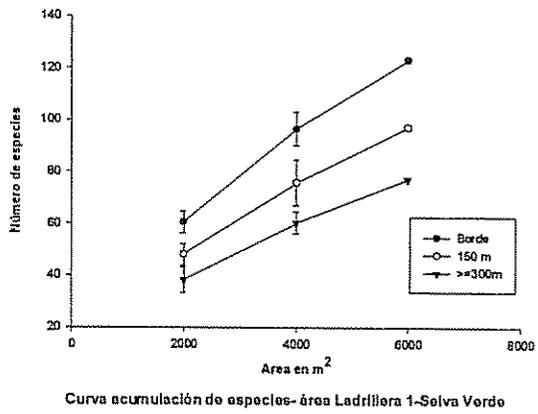
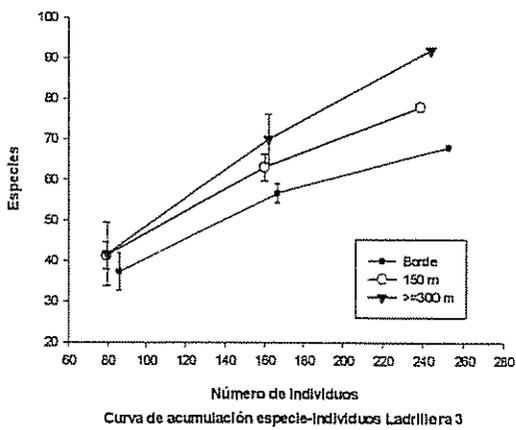
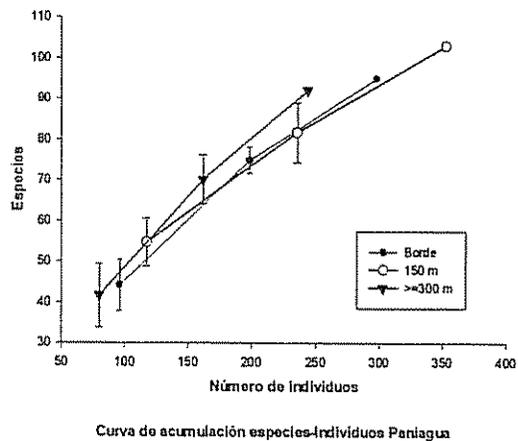


Figura 8 Curvas de acumulación especies-área para a) Rojomaca b) Paniagua c) Ladrillera 3 d) Ladrillera 1-Selva Verde de acuerdo con la distancia al borde.

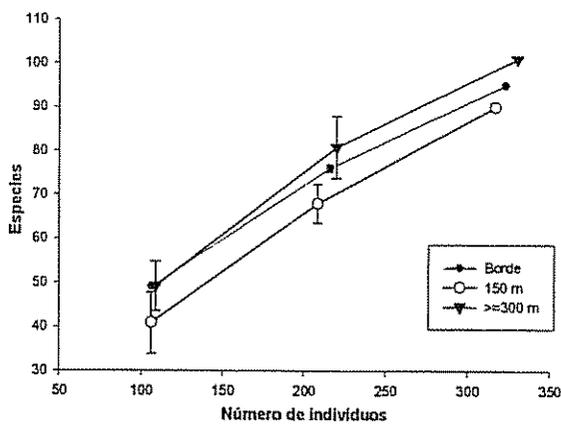
a)



b)

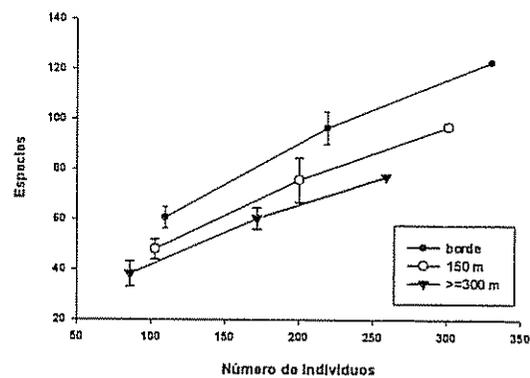


c)



Curva de acumulación especies-individuos Rojomaca

d)



Curva de acumulación especies-individuos Ladrillera 1 - Selva Verde

Figura 9: Curvas de acumulación especies-individuos de acuerdo con la distancia al borde para a) Ladrillera3 b) Paniagua c) Rojomaca d) Ladrillera1-Selva Verde.

4.3.4 Estructura

A nivel de estructura horizontal no existieron patrones de la densidad de árboles de acuerdo con la distancia al borde, pero si existió variación significativa (Tukey $\alpha=0.05$) con respecto al área basal total, la cual presentó una acumulación mayor en las parcelas de borde y menor en las parcelas a 150 m del borde (Cuadro 19). Las variables evaluadas por clase diamétrica, abundancia y área basal, mostraron patrones de distribución con respecto a la distancia al borde (Tukey $\alpha=0.05$) que para efectos de síntesis se presentó solamente los análisis de abundancia (N). En la clase diamétrica 30-39 ($P>0.05$) y 60-69 ($P>0.1$), la abundancia fue mayor en las parcelas de borde, que en las parcelas a 150 m del borde e interior (Cuadro 20). Contrario a lo anterior la clase diamétrica 70-79 ($P>1$) fue más abundante en el interior que en el borde (Cuadro 20).

Cuadro 19: Medias (desviación estándar) de abundancia y área basal de acuerdo con la distancia al borde: 1- borde, 2-150 m, 3- ≥ 300 m para cada uno de los fragmentos

Variables	Distancia borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
Abundancia absoluta (N)	1	112.0 (4.4)	123.3 (19.9)	85.0 (16.1)	110.0 (7.5)	-	0,172
	2	107.3 (11.9)	99.3 (22.1)	79.7 (5.5)	103.5 (20.5)	91.5 (3.5)	
	3	104.0 (19.2)	117.7 (3.1)	81.3 (10.7)	-	90.5 (9.2)	
Área basal absoluta (G)	1A	5.0 (1.0)	6.0 (1.5)	6.0 (0.3)	6.3 (0.8)	-	0,049
	2B	4.6 (1.5)	5.0 (0.2)	5.2 (0.7)	5.5 (0.7)	4.8 (1.7)	
	3AB	4.4 (0.8)	5.2 (0.9)	5.7 (0.5)	-	6.5 (1.8)	

*Letras distintas entre las diferentes categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P>F=0.05$)

De nuevo la abundancia de especies agrupadas por gremios forestales para las clases diamétricas 20-29, 30-39, 60-69, y 70-79 cm d.a.p. presentó patrones por distancia al borde (Tukey $\alpha= 0.05$); de tal forma que para la primera clase diamétrica las heliófitas durables fueron más abundantes en las parcelas borde y menos en las parcelas a 150 m de borde e interior; igual para las heliófitas durables y generalistas en la clase 30-39 (Cuadro 20). En Ladrillera3 por ejemplo las especies heliófitas durables predominantes en estas dos clases diamétricas fueron *Goethalsia meiantha*, *Rollinia pittierii*, y *Apeiba membranacea*; en Ladrillera1, Paniagua y Rojomaca, además fueron *Laetia procera*, *Casearia arborea*, entre otras (Cuadro 21). En la clase diamétrica 60-69 cm d.a.p. el gremio de heliófitas durables fue mayor en las parcelas de borde de Ladrillera3 (Cuadro 21); tales como *Rollinia pittierii*, *Apeiba membranacea* y *Zanthoxylum riedelianum* (Cuadro 21). La abundancia de generalistas en la clase diamétrica 70-79 cm d.a.p. fueron más abundantes en las parcelas a 150 m de Ladrillera3 y en las parcelas de interior de Selva Verde (Cuadro 20).

De las variables de respuesta que reflejaban algún grado de perturbación asociadas con la distancia al borde, solo la condición de árboles cortados mostró un patrón (Tukey $\alpha= 0.05$). En las parcelas de borde se registraron más árboles cortados que en las parcelas a 150 m del borde y del interior. El análisis estadístico también mostró una interacción de esta variable con el fragmento, así que parcelas de borde de Rojomaca, Paniagua y Ladrillera1 en las el número de árboles cortados fue mayor (Cuadro 22).

Cuadro 20: Abundancia (desviación estándar) de árboles y gremio forestal por clase diamétrica, de acuerdo con la distancia al borde: 1-borde, 2- 150 m, 3- ≥ 300 m, para todos los fragmentos. Letras distintas entre categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P > F = 0.05$).

Clases Diamétricas	N (SD) Gremio	Distancia borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
10-19	N	1	75.6 (1.5)	65.7 (17.6)	48.7 (13.7)	67.7 (9.8)	-	0,87
		2	77.0 (9.5)	79.7 (4.7)	48.7 (1.5)	71 (17.0)	63,0	
		3	76.0 (20.3)	45.7 (13.2)	50.3 (9.1)	-	56.0 (7.0)	
	GEN	1	12.3 (7.2)	14.0 (4.0)	5.7 (2.5)	9.0 (4.4)	-	0,83
		2	8.3 (4.7)	14.0 (6.1)	9.0 (3.5)	8.0 (4.2)	10,0	
		3	11.0 (2.6)	15.7 (4.2)	6.7 (5.1)	-	6.7 (2.5)	
	HD	1	17.7 (5.7)	10.3 (4.7)	8.7 (4.5)	10.0 (4.4)	-	0,17
		2	20.3 (7.5)	5.0 (1.0)	9.7 (2.9)	9.5 (4.9)	7,0	
		3	13.7 (6.1)	5.7 (4.6)	8.7 (4.7)	-	3.3 (0.6)	
20-29	N	1	17.0 (3.6)	23.0 (10.1)	14.3 (5.7)	18.7 (3.5)	-	0,24
		2	15.0 (3.6)	14.3 (2.1)	13.7 (5.0)	16.0 (2.8)	10,0	
		3	11.7 (8.1)	19.0 (3.0)	14.0 (2.6)	-	10.3 (1.3)	
	GEN	1	5.7 (1.5)	7.7 (1.5)	3.7 (0.6)	5.7 (0.6)	-	0,97
		2	5.7 (1.2)	7.0 (2.6)	4.7 (1.5)	8.5 (2.1)	2,0	
		3	6.3 (5.5)	7.7 (5.9)	2.3 (0.6)	-	6.7 (2.5)	
	HD	1A	6.3 (2.5)	7.0 (4.0)	5.0 (2.6)	4.3 (0.6)	-	0,003
		2B	4.3 (2.5)	1.7 (2.1)	2.0 (2.0)	1.0 (0.0)	2,0	
		3B	1.3 (1.5)	3.7 (2.5)	2.3 (2.3)	-	2.3 (1.2)	
30-39	N	1A	9.3 (2.1)	14.7 (7.2)	8.7 (2.5)	12.7 (2.1)	-	0,002
		2B	6.3 (3.1)	7.7 (4.2)	4.7 (1.5)	5.5 (2.1)	11,0	
		3B	7.0 (6.1)	8.3 (5.1)	5.3 (2.1)	-	6.3 (3.2)	
	GEN	1A	7.0 (3.5)	6.7 (1.5)	4.0 (3.0)	8.3 (2.1)	-	0,06
		2AB	4.0 (1.7)	5.7 (3.2)	2.3 (2.1)	5.0 (1.4)	5,0	
		3B	4.0 (2.6)	5.7 (2.9)	2.7 (1.2)	-	2.3 (1.5)	
	HD	1A	2.0 (2.0)	5.0 (5.2)	4.0 (2.6)	2.0 (1.0)	-	0,02
		2B	1.0 (1.7)	1.0 (1.0)	1.7 (0.6)	-	-	
		3B	1.0 (1.7)	1.0 (1.7)	0.3 (0.6)	-	1.7 (0.6)	
40-49	N	1	5.7 (1.5)	6.0 (2.0)	9.3 (2.1)	4.3 (1.2)	-	0,15
		2	5.0 (2.6)	7.3 (1.5)	5.3 (3.1)	-	-	
		3	5.0 (2.6)	6.7 (2.3)	5.3 (1.5)	5,3	5.3 (1.2)	
	GEN	1	4.0 (1.0)	4.0 (1.0)	5.0 (2.0)	2.7 (1.5)	-	0,51
		2	4.0 (1.7)	5.7 (1.5)	2.0 (1.7)	5.0 (4.2)	1,0	
		3	4.7 (3.1)	6.0 (2.6)	3.7 (1.5)	-	4.3 (1.2)	
	HD	1	1.3 (1.5)	1.0 (1.7)	3.3 (2.3)	1.3 (0.69)	-	0,08
		2	0.7 (0.6)	-	1.7 (1.5)	0.5 (0.7)	1.0 (0.0)	
		3	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	-	-	
50-59	N	1	3.0 (2.0)	2.7 (2.5)	2.7 (1.5)	4.3 (3.8)	-	1,00
		2	1.7 (0.6)	2.3 (0.6)	3.3 (0.6)	5.5 (3.5)	1,0	
		3	2.3 (0.6)	2.3 (0.6)	2.3 (2.1)	-	3.7 (1.2)	
	GN	1	1.3 (1.5)	2.3 (2.5)	0.3 (0.6)	2.7 (2.5)	-	0,30
		2	1.3 (0.6)	2.3 (0.6)	2.0 (1.0)	4.0 (1.4)	1,0	
		3	2.3 (0.6)	2.0 (1.0)	0.7 (0.6)	-	0.7 (0.6)	
	HD	1	1.0 (1.0)	-	1.3 (1.2)	0.7 (1.2)	-	0,60
		2	0.3 (0.6)	-	0.3 (0.6)	0.5 (0.7)	-	
		3	-	0.3 (0.6)	1.3 (1.2)	-	0.3 (0.6)	
60-69	N	1	0.7 (0.6)	1.3 (1.5)	3.3 (0.6)	0.7 (0.6)	-	0,07
		2	1.3 (1.2)	0.7 (0.6)	1.3 (1.2)	1.5 (0.7)	2,0	
		3B	1.0 (1.7)	1.0 (1.0)	1.3 (0.6)	-	0.7 (0.6)	
	GEN	1	0.7 (0.6)	1.0 (1.7)	1.3 (0.6)	0.7 (0.6)	-	0,44
		2	1.3 (1.2)	0.7 (0.6)	0.7 (1.2)	1.0 (1.0)	1,0	
		3	1.0 (1.7)	0.7 (0.6)	0.7 (1.2)	-	0.7 (0.6)	
	HD	1	-	-	1.3 (0.6)	-	-	0,340
		2	-	-	0.3 (0.6)	-	-	
		3	-	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	-	-	
70-79	N	1	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	-	0.3 (0.6)	-	0,08
		2	0.3 (0.6)	1.0 (0.0)	2.0 (1.7)	-	-	
		3	1.0 (1.0)	0.3 (0.6)	0.7 (1.2)	-	2.3 (1.5)	
	GEN	1	0.3 (0.6)	-	-	0.3 (0.6)	-	0,24
		2	0.3 (0.6)	0.7 (0.6)	1.3 (1.2)	-	-	
		3	-	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	-	1.3 (1.2)	
	HD	1	-	0.3 (0.6)	-	-	-	0,98
		2	-	0.3 (0.6)	0.3 (0.6)	-	-	
		3	0.3 (0.6)	-	-	-	0.7 (0.6)	

Cuadro 21: Abundancia de heliófitas durables y efímeras prevalecientes en los bordes en las clases diamétricas 20-29 y 30-39 cm d.a.p.

Gremio	Especie	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera3		Ladrillera1	
		20-29	30-39	20-29	30-39	20-29	30-39	20-29	30-39
HD	<i>Alchorneopsis floribunda</i>	1	1	-	1	-	-	1	-
HD	<i>Apeiba membranacea</i>	-	-	1	1	-	-	-	-
HD	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	-	-	1	-	-	-	-	-
HD	<i>Balizia elegans</i>	-	-	-	1	-	-	-	-
HD	<i>Casearia arborea</i>	1	1	3	-	2	-	1	-
HD	<i>Castilla elastica</i>	-	-	-	2	-	-	-	-
HD	<i>Conceveiba pleiostemona</i>	-	-	2	-	-	-	1	-
HD	<i>Cordia bicolor</i>	1	1	1	1	-	-	1	-
HD	<i>Cordia dwyeri</i>	-	-	-	-	1	-	-	-
HD	<i>Ferdinandusa panamensis</i>	2	-	-	-	-	-	1	-
HD	<i>Goethalsia meiantha</i>	-	-	-	-	7	7	-	1
HD	<i>Hasseltia floribunda</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
HD	<i>Hemandia didymantha</i>	-	-	3	2	1	-	1	-
HD	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
HD	<i>Hymenobium mesoamericanum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1
HD	<i>Inga alba</i>	1	-	-	-	-	1	1	-
HD	<i>Inga densiflora</i>	-	-	-	1	-	-	-	-
HD	<i>Inga leiocalycina</i>	-	-	-	1	-	1	-	-
HD	<i>Inga pezizifera</i>	2	-	3	2	-	-	-	1
HD	<i>Inga sertulifera</i>	-	1	-	-	-	-	-	-
HD	<i>Inga thibaudiana</i>	-	-	1	-	-	-	1	-
HD	<i>Inga umbellifera</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
HD	<i>Inga venusta</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
HD	<i>Laelia procera</i>	4	-	3	2	1	1	1	1
HD	<i>Ormosia intermedia</i>	2	2	1	-	-	-	-	-
HD	<i>Pterocarpus rohrii</i>	-	-	1	-	2	1	-	1
HD	<i>Rollinia pittieri</i>	-	-	-	1	-	1	-	1
HD	<i>Simarouba amara</i>	1	-	-	-	1	-	-	-
HD	<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
HD	<i>Vochysia allenii</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
HD	<i>Vochysia ferruginea</i>	2	-	-	-	-	-	-	-
HD	<i>Xylopia sericophylla</i>	1	-	-	1	-	-	-	-

Cuadro 22: Media (desviación estándar) del número de árboles muertos de acuerdo con la distancia al borde: 1-borde, 2- 150 m 3- \geq 300 m, en todos los fragmentos

Variable	Distancia al borde	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera 3	Ladrillera 1	Selva Verde	P>F
Muerto en pie	1	6.7 (0.6)	2.7 (1.5)	4.7 (2.9)	2.7 (1.5)	-	0,68
	2	6.7 (5.0)	5.0 (3.5)	3.7 (2.9)	6.0 (1.4)	3,0	
	3	4.3 (2.3)	4.7 (1.5)	4.0 (1.7)	-	5.0 (5.6)	
Muerto caído	1	4.0 (2.0)	4.3 (1.5)	4.3 (4.0)	5.3 (2.1)	-	0,38
	2	2.3 (2.1)	5.0 (2.0)	1.3 (1.5)	2.5 (0.7)	2,0	
	3	4.3 (3.5)	3.3 (1.2)	3.0 (4.4)	-	4.3 (0.6)	
Desraizado	1	5.7 (2.3)	9.0 (6.2)	2.0 (1.0)	11.0 (6.1)	-	0,12
	2	5.0 (1.0)	9.7 (1.2)	7.0 (4.0)	13.5 (3.5)	15,0	
	3	5.3 (1.5)	5.0 (1.7)	2.7 (2.1)	-	12.7 (5.5)	
Quebrado natural	1	1.7 (1.5)	1.7 (0.6)	1.0 (1.0)	4.3 (1.5)	-	0,51
	2	-	1.3 (1.5)	-	4.5 (2.1)	7	
	3	3.0 (2.6)	2.3 (0.6)	0.7 (1.2)	-	2.3 (0.6)	
Cortados	1A	6.0 (4.6)	2.3 (0.6)	0.3 (0.6)	2.0 (1.0)	-	0,0001
	2B	-	0.3 (0.6)	-	-	1,0	
	3B	-	-	1.0 (1.0)	-	-	

*Letras distintas entre las categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ($P>F$ Tukey $\alpha=0.05$)

5. DISCUSION

5.1 Caracterización florística y estructural de los fragmentos

5.1.1 Generalidades

Los análisis multivariados mostraron un ordenamiento de las parcelas por diferencias en patrones de composición, y con más detalle los análisis de covarianza y varianza permitieron distinguir estas diferencias entre los fragmentos a nivel de algunas especies y familias. Así, la caracterización de la comunidad arbórea en las parcelas de los fragmentos a nivel de estructura, composición, riqueza, y diversidad nos muestra dos tipos de bosque, diferenciados por los patrones de distribución y predominancia de algunas especies y familias, que parecen estar asociadas a condiciones edáficas y topográficas predominantes en los mismos, sobre todo a nivel de fertilidad, e inclusive con respecto a las perturbaciones antropogénicas a las que fueron sometidos.

Dado que el área de estudio comparte características climáticas, geológicas, edáficas y condiciones medioambientales con la estación Biológica La Selva (zona de vida de bosque muy húmedo tropical, según Holdridge); para efectos de comparación, se tomó en cuenta estudios de la vegetación realizados en esta estación. Estos estudios son representativos de bosque en sustrato de vieja terraza aluvial (PPM de 4 ha) y en suelo Ultisol tipo residual (PPM de 4.1 ha) con los rangos de elevación para las dos parcelas que varían de 32 a 71 m.s.n.m. (Hartsohorn & Hammel 1994).

5.1.2 Composición y diversidad

Los patrones de composición encontrados en este estudio son congruentes con la hipótesis de respuesta individualista de algunas familias, especies y gremios forestales a una variación de topografía y suelos. A nivel de familias una mayor riqueza y abundancia de chrysobalanáceas, burseráceas, sapotáceas, euphorbiáceas y lauraceas, están asociadas con baja fertilidad, condiciones típicas de suelos residuales (Gentry & Ortiz 1993, Sollins *et al.* 1994, Gentry 1990). Esta es la razón por la que estas familias fueron menos abundantes e inclusive ausentes en Ladrillera³; tal es el caso de las chrysobalanaceas que por el contrario fueron más abundantes en Rojomaca y Paniagua.

Especies de esta familia como, *Licania affinis* y *Maranthes panamensis* parecen tener preferencia por topografía más ondulada; y en La Selva, por ejemplo estas especies fueron reportadas en los riscos y cumbres de los ríos Peje y Sarapiquí (Hartshorn & Hammel 1994). De la misma forma Individuos y especies de las familias burseráceae y Lauraceae fueron más abundantes en Selva Verde y Paniagua (Cuadro 4). Especies y géneros representativas de estas familias, *Protium pittieri*, *P. ravenii* –burseráceas-, *Ocoteas* y *Licarias* –Lauraceas- fueron más abundantes en Selva Verde. *P. schippii*, *L. Sarapiquensis*, y *Tetragastris panamensis*, lo fueron más en Paniagua (Cuadro 4). Otros estudios en bosque muy húmedo tropical en la región norte de Nicaragua encontraron que *T. panamensis* estuvo asociada con sitios bien drenados, pendientes de suaves a moderadas y suelos de textura franca con presencia de piedras (Pérez 2.000).

A nivel de especies los patrones de distribución por preferencias de suelo y/o topografía son más evidentes. La ausencia de *Euterpe precatoria* por ejemplo en Ladrillera3 y su alta abundancia en los demás fragmentos, especialmente en Ladrillera1, Selva Verde y Rojomaca, sugiere la preferencia de esta palma a establecerse sitios ondulados y de menor fertilidad. En La Selva esta palma se le encuentra asociada a sitios con pendientes desde moderada hasta abruptas y en suelos residuales con fertilidad intermedia a baja (Clark *et al* 1995). De la misma forma en La Selva, *Socratea exorrhiza* es otra especie de palma reportada con un patrón relacionado con las condiciones edáficas, pero además afectada por disturbios humanos (Clark *et al* 1995); este patrón se repite en el presente estudio, donde *S. exorrhiza* fue mucho más abundante en los fragmentos con topografía desde moderadamente ondulada como Rojomaca; a muy ondulada como Ladrillera1 y Paniagua, especialmente en este último.

Además otras especies como *Brosimum lactescens* y *Pentaclethra maculoba*, al parecer también siguieron un patrón de distribución de sus abundancias con respecto a topografía, de tal manera que ondulaciones más fuertes en los fragmentos Paniagua especialmente, Ladrillera1 y Selva Verde parecen favorecer sus poblaciones. Igual se comportaron las poblaciones de *P. maculoba* en las parcelas sobre terreno ondulado en La Selva (Hartshorn & Hammel 1994). Por el contrario *Dendropanax arboreus* y *Goethalsia meiantha*, fueron especies predominantes en Ladrillera3 en suelos de terraza aluvial relativamente fértiles sin ondulaciones, tal como en las parcelas en bosque primario sobre vieja terraza en La Selva (Hartshorn & Hammel 1994).

Apeiba membranacea al igual que *G. meiantha* por pertenecer a la familia Tiliaceae; generalmente puede ver favorecida su abundancia en sustratos con mayor fertilidad como el caso de las terrazas aluviales (Gentry & Ortiz 1993). En el presente estudio *A. membranacea* aunque fue más abundante en Ladrillera3, su IVI fue significativamente mayor en Selva Verde (Cuadro 4). Esto pareciera contradecir en cierta forma el patrón de abundancia esperado para especies de esta familia, sin embargo el IVI en este caso, estuvo más influenciado por el área basal que por su abundancia (Anexo 2); y es probable que la condición de bosque sin intervención pueda ser una explicación a este resultado. Por otra parte la abundancia de *Apeiba membranacea* y *Goethalsia meiantha* en Ladrillera3, explica la predominancia significativa de heliófitas durables en este fragmento; estas especies tienen una fuerte incidencia asociada con la presencia de otras especies como *Hemandia didymantha* predominantes en terrazas aluviales (Lieberman & Lieberman 1994).

Minquartia guianensis, es otra especie que presentó un comportamiento muy interesante con respecto a su abundancia en los fragmentos. Como antecedentes, en La Selva esta especie es tres veces más abundante en suelo residual que en suelo viejo de terraza aluvial, con preferencias a establecerse en pendientes suaves entre 6°-12° y evitando las bases de las cuevas (Clark & Clark, 1998). Así mismo, en la finca La Tirimbina a pocos kilómetros de los fragmentos del presente estudio, con suelos residuales del orden Ultisol y topografía de colinas bajas, *M. guianensis* es una de las especies más comunes (Finegan *et al* 1999). En el presente estudio aunque la abundancia y el IVI de la mencionada especie fueron significativamente mayores en Selva Verde, y las condiciones edáficas de este fragmento pueden ser relativamente similares a las de La Selva y La Tirimbina; este patrón no se repite en Paniagua, Ladrillera1 y Rojomaca; y por el contrario resultó ser más abundante en los suelos aluviales de Ladrillera3. Pareciera que esta especie encuentra tan buenas condiciones para establecerse en suelo aluvial como residual. Sin embargo, también puede ser que las poblaciones actuales de esta especie en muchos fragmentos fueron diezmadas, debido a la presión de uso a la que ha sido sometida históricamente, por sus cualidades como madera dura y durable. Clark & Clark (1998) (comunicación personal por R. Chavarria) mencionan que una cantidad desconocida de individuos de *M. guianensis* fueron cortados de los suelos residuales antes que La Selva fuera comprada por la OTS (Organización de Estudios Tropicales) en 1968 y que al igual que *Dipteryx panamensis*, *M. guianensis* fue una especie semi-

domesticada por los indígenas. Aducen que estas perturbaciones antropogénicas pueden haber influido en los patrones de distribución actuales de estas dos especies en La Selva. Puede ser también que el mismo río Sarapiquí o la matriz de pastos producto de la fragmentación, haya funcionado o esté funcionando como una barrera natural en la dispersión de la especie hacia la región noroeste (margen derecho) del río donde se ubican los fragmentos Rojomaca y Paniauga.

El caso anterior puede ser un ejemplo de lo que Condit (1996) enuncia: "la heterogeneidad en los bosques tropicales y la distribución de especies en diversos tipos de vegetación, puede darse a consecuencia de muchos eventos (disturbios, accidentes en el reclutamiento, adaptabilidad de las especies a cambios o nuevos hábitat, etc.), y no necesariamente a la variación edáfica, geológica, tipo de suelo o humedad". También argumenta que muchos de los estudios florísticos en bosques tropicales que intentan explicar la composición de las especies, siempre encontrarán mucha de la varianza en el término de error, y sugiere que sería más mejor tomar los inventarios florísticos, y detallar la distribución en mapas de las especies de árboles individualmente, tipos de vegetación y hábitat, como una estrategia para calcular las tasas de extinción y tratar de reducirlas. Por otra parte, Pitman *et al.* (1999) desarrollaron una metodología para la clasificación de las especies arbóreas de acuerdo con sus patrones de distribución en un rango geográfico, a la especificidad de la especie a el hábitat que ocupan y a la densidad de la población. Esta metodología clasifica las especies como "restringidas" aquellas que ocurren en un solo tipo de bosque, y "generalistas" aquellas que ocurren en más de un tipo de bosque; a la vez una especie generalista o restringida puede ser caracterizada como de rango geográfico limitado, si ha sido reportada en una determinada región (endemismo), ó puede ser caracterizada como de rango geográfico amplio, si ha sido reportada en otras regiones. La densidad de la población de una especie determinada estaría definida como, escasas cuando su abundancia es menor o igual a un individuo por hectárea; ó común, cuando hay mas de un individuo por hectárea.

Bajo el contexto anterior y en un intento de explicar los patrones de distribución de *Minuartia guianensis* para este estudio, haciendo uso de la metodología de Pitman, podría considerarse a *M. guianensis* como una especie de rango geográfico amplio - desde la Amazonía Brasileña, hasta la zona sur de Nicaragua- y generalizado, porque ocupa tanto suelos residuales como aluviales, anegados o drenados. A escala regional -

zona de estudio- esta especie podría ser clasificada como "común", puesto que estudios preliminares reportan más de un individuo por hectárea en 14 de 18 localidades diferentes (incluyendo los fragmentos de este estudio) (Finegan comunicación personal, CATIE, diciembre del 2000).

Los resultados anteriormente discutidos en relación con los patrones de distribución de las especies, se ven sintetizados en el análisis Decorana bajo el criterio de una diferenciación entre fragmentos en un gradiente de composición, por la importancia o el peso que tienen algunas especies dentro las parcelas explicadas bajo el contexto de preferencias por el tipo de suelo y las características topográficas prevaecientes en los fragmentos. En esta distribución son claves las especies *Euterpe precatoria*, *Ferdinandusa panamensis* y *Tetragastris panamensis* que contribuyen a que las parcelas de Rojomaca y Paniagua se ubiquen en el gradiente entre 0 a 100 en el eje uno; y la especie *Brosimum lactescens* distribuyendo las parcelas de Ladrillera1 y Selva Verde en un gradiente de transición a un cambio en la composición más marcado en Ladrillera3 donde son claves *Minquartia guianensis*, *Carapa guianensis*, *Apeiba membranacea* y *Goethalsia meianthia*. Las especies *Pentaclethra maculosa* y *Welfia georgii* se ubican en el centro de la gráfica de la ordenación, porque fueron especies ampliamente distribuidas en todos los fragmentos.

El análisis por conglomerados sugiere una diferenciación más marcada en la composición de los bosques de Paniagua y Rojomaca con respecto del bosque de Ladrillera3 y Selva Verde, pero además se denota una distribución casi equitativa de las parcelas de Ladrillera1 en las dos agrupaciones. Lo anterior puede sugerir también una transición en un cambio de composición, que puede estar relacionado posiblemente con las características topográficas predominantes, y a una variedad de tipos de suelos adyacentes que podrían converger en una escala de paisaje muy pequeña; formando traslapes en el fragmento. Muchas de las semejanzas encontradas en la composición de los bosque de Ladrillera3, Selva Verde y Ladrillera1, también pueden ser explicadas por la cercanía física de estos fragmentos y no tanto por el tipo de suelo predominante, puesto que muchas de estas especies podrían tener una tendencia a ser generalistas, como ilustra el caso de *M. guianensis*. Tuomisto *et al.* (1994) reportado por Condit (1996) recomiendan que para encontrar evidencia mas fuerte de los patrones de distribución de la vegetación con respecto al tipo de suelo y la disponibilidad de nutrientes, se hace necesario cubrir una área mayor de muestreo.

Con respecto a la diversidad de la vegetación de los bosques tropicales de bajura, en una escala mayor; esta se encuentra asociada directamente con la precipitación anual (Gentry 1982, Gentry & Ortiz 1993) y poco afectada por las condiciones de suelo (Clinebell *et al.* 1995, citado por Delgado & Finegan 1999, Cannon *et al.* 1998). A escala de paisaje y local es necesario tener en cuenta los gradientes ambientales naturales de cada sitio (fertilidad, drenaje, etc.). Además las perturbaciones provocadas por aprovechamiento de madera y todas las actividades relacionadas con esto, pueden incidir también en un incremento en la diversidad α (Delgado & Finegan 1999). En el presente estudio las diferencias marcadas en riqueza y diversidad entre fragmentos fueron evidentes, como también lo fue con La estación Biológica La Selva. En los fragmentos el índice H' por ejemplo, varió en un rango de 3.27 – 3.66 (Cuadro 8), menor al que reportó La Selva (H', 3.907); pero esto puede ser por el tamaño del área muestreada que en el presente estudio fue menor (0.8-1.8 ha) que los estudios en La Selva (4 ha) (Lieberman *et al.* 1996).

Todos los análisis mostraron la mayor riqueza y diversidad en Ladrillera¹ particularmente y en Paniagua, las cuales presentaron además la más alta densidad de árboles (Cuadro 9). Lo anterior puede estar relacionado con una mayor variedad de nichos producto de la topografía y el tipo de suelo, puesto los suelos residuales con pendientes altas están relacionados con la lixiviación de nutrientes del suelo, tendencia a la erodabilidad, baja fertilidad, con altos contenidos de arcilla y de aluminio (Parker 1994). En condiciones ambientales más heterogéneas y de poca preferencia por las plantas, crea menos potencial para una mayor ocupación de biomasa por individuos más competitivos. Es decir tipos de suelos menos óptimos crean más espacio para que otras especies puedan existir en condiciones edáficas limitantes, que pueden dar origen a una mayor diversidad de especies y mayor densidad de árboles (Clark *et al.* 1998).

Una mayor diversidad también puede estar ligada con la intensidad intermedia y la frecuencia de los disturbios naturales que varían en una escala espacial y temporal, tales como la formación de claros por la caída de árboles (Denslow & Hartshorn 1994). Otros autores enuncian que la mayor variación en la riqueza de especies en bosques del trópico húmedo, puede ser explicada por el dinamismo del bosque (tasa de mortalidad vs. reclutamiento) (Phillips *et al.* 1993). En este estudio las variables evaluadas asociadas con disturbios tales como, árboles muertos por desraizamiento o quebrados por causa

natural, fueron más frecuentes en Ladrillera1 y Selva Verde. Sin embargo, tomando en cuenta todo lo anterior, se esperaría que Selva Verde fuera tan diversa y rica en especies como Ladrillera1 y Paniagua, pero no es así; este último fragmento al igual que Ladrillera3 son los que presentaron menos riqueza, diversidad y abundancia de individuos.

Un mayor conocimiento de las condiciones de la vegetación en los fragmentos de bosque dispersos en el paisaje de la Zona Huetar Norte de Costa Rica, a través de la detección de los posibles patrones de distribución de algunas especies, la valoración de la diversidad y la estructura, es necesario para definir estrategias de aprovechamiento y manejo de los estos bosques. Fragmentos de bosque como el de Ladrillera3 con una abundancia relativamente alta de especies en el gremio de heliófitas durables, la presencia de grandes árboles aprovechables y la menor diversidad –todas estas características de este tipo de bosque de terraza aluvial que al mismo tiempo es escaso en el paisaje de la Zona Huetar Norte- me permite considerar una mayor fragilidad de este bosque a los cambios en la vegetación por efectos de la perturbación antrópica. Bajo esta consideración la intensidad de aprovechamiento de madera a la que pueda ser sometido este fragmento puede derivar a largo plazo en un cambio en la composición de especies y una pérdida de diversidad por la tendencia a una mayor dominancia de especies como *Goethalsia meiantha* que podrían desplazar otras especies más escasas, de crecimiento lento y diseminación por vertebrados, de los géneros *Ocotea* y *Pouteria*, que hacen sus poblaciones más vulnerables a declinar en este fragmento.

Por otra parte la cercanía de bosques bajo protección total como Selva Verde y La Selva puede jugar un papel muy importante en la mitigación de los impactos por efecto de madereo y las actividades agropecuarias prevalecientes en la zona en la composición de los fragmentos bajo su influencia tales como Ladrillera3 y Ladrillera1. El mantenimiento de las poblaciones de especies probablemente más susceptibles a la fragmentación por sus requerimientos de dispersión de semilla (Sapotaceae, Lauraceae, Chrysobalanaceae) podría igualmente ser más difícil en los bosques de Paniagua y Rojomaca; por una mayor influencia del distanciamiento por la matriz de pastos y los bosques ya perturbados que los rodean.

5.1.3 Estructura

La variable densidad de árboles ≥ 10 cm d.a.p. que fue significativamente menor en Ladrillera3 (433 ind/ha), que en los demás fragmentos se mantuvo en el rango reportado (408 – 438 ind/ha) para el bosque de terraza aluvial de La Selva. Así mismo, la densidad reportada en Rojomaca (539 Ind/ha), se mantuvo en el rango reportado (476 – 564 árboles/ha) para el bosque de terreno ondulado de dicha Estación (Lieberman & Lieberman 1994). Sin embargo son excepcionales las densidades reportadas para Selva Verde (435 ind/ha), Ladrillera1 (629 ind/ha) y Paniagua (634 Ind/ha), considerando que la vegetación se encuentra sobre terreno ondulado con suelos de tipo Ultisol.

Por otra parte, las evidentes diferencias estructurales a nivel horizontal entre los fragmentos, pueden estar relacionadas con las actividades de aprovechamiento de madera. Rojomaca y Paniagua, por ejemplo fueron aprovechados hace más de 10 años con una intensidad mucho mayor que Ladrillera1, por eso son comunes y abundantes las especies *Ferdinandusa panamensis*, *Hampea appendiculata* y *Laetia procera*, en la clase diamétrica 10-19 cm d.a.p. Estas especies son típicas de hábitat con disturbios antropogénicos (Finegan *et al.* 1998). Por el contrario la frecuencia de árboles de grandes fustes con diámetros ≥ 90 cm d.a.p. fue mayor en Ladrillera3, Selva Verde (fragmentos sin aprovechar), e inclusive Ladrillera1 (con aprovechamiento de baja intensidad de 2 árboles por ha) (Cuadro 10).

5.2 Variación florística y estructural con respecto a la distancia al borde

5.2.1 Generalidades

La caracterización de la composición de los fragmentos descrita en el acápite 5.1, pone en evidencia la existencia de bosques con diferencias en composición y diversidad que parecen estar asociadas a las características edafológicas en la que se desarrollaron. Sin embargo hay que tomar una consideración adicional y es que estos son remanentes de bosques en los cuales la fragmentación y el efecto del borde también pueden estar influyendo en la composición, diversidad y estructura horizontal de las especies que en ellos predominan. Tratando de buscar un patrón que pusiera en evidencia el efecto de distancia al borde, este estudio consideró la evaluación de variables biológicas -

abundancia, IVI, área basal, índices de diversidad- y abióticas --densidad de luz y altitud-- como covariables.

La decisión de trabajar en fragmentos con bordes de 20 años de formación aproximadamente se planteó bajo el supuesto que las condiciones microclimáticas ya se han estabilizado, y que si existieran patrones de composición, diversidad, estructura o condiciones de perturbación tales como la proporción de árboles muertos ó la ocupación de copa por lianas, éstas reflejarían una respuesta verdadera y adaptada de la vegetación a la exposición del borde. Algunos aspectos de composición y estructura en bordes de 20 años en los fragmentos estudiados, fueron diferentes del interior del bosque; pero aun quedaron preguntas muy importantes por resolver acerca de si un borde es dinámico, estático, regresivo ó expansivo. Sin embargo, los resultados de este estudio marcaron el punto de partida para plantear algunos supuestos sobre la evolución de los bordes.

5.2.2 Composición y diversidad

La única familia de todas las seleccionadas para el análisis estadístico, que presentó un patrón de respuesta con respecto a la distancia al borde fue Euphorbiaceae. Esta familia se caracteriza por agrupar especies en la mayoría de los casos consideradas como sucesionales, pertenecientes a los gremios heliófitas efímeras (He) y heliófitas durables (Hd), tales como *Croton smithianus* (He), *Conceveiba pleiostemona* (Hd), *Hyeronima alchorneoides* (Hd), entre otras (Finegan 1992). Estas especies tienen preferencias por las áreas abiertas y proliferan en ambientes de alta luminosidad como los bordes y los claros en los bosques. Trabajando en fragmentos del bosque Atlántico del Brasil, Tabarelli *et al.* (1999) también reportaron una abundancia de especies ruderales (equivalentes a heliófitas efímeras o pioneras) de la familia Euphorbiaceae en los bordes y una abundancia correlacionada negativamente con el tamaño del fragmento. Analizando los datos de abundancia promedio para cada fragmento podríamos hacer hincapié en que la población de euphorbiáceas se está concentrando en las parcelas de borde, puesto que su población decrece significativamente hacia el interior del bosque (cuadro 12).

Especies como *Goethalsia meiantha* y *Apeiba membranacea*, de la familia Tiliaceae reflejaron un patrón de la distribución de su abundancia justamente por sus preferencias a establecerse en áreas con una mayor luminosidad, igual a las condiciones que ofrece el

borde. Además de la disponibilidad de un banco de semillas (Finegan 1996), y en algunos casos como el de Ladrillera³, a una mayor fertilidad del suelo; que combinadas con la perturbación provocada por la fragmentación, pudieron favorecer la germinación y el desarrollo de estas especies en el borde. Estas especies heliófitas durables, de rápido crecimiento también son frecuentes en los bosques secundarios neotropicales, formando poblaciones relativamente coetáneas (Finegan 1992). Especies indicadoras de perturbación como *Cecropia insignis*, no mostraron realmente un patrón con respecto a la distancia al borde, pero sí una relación positiva con el área de claros y que se hace evidente en las parcelas ubicadas a 150 m del borde en Ladrillera³; donde se observó indicios de una perturbación en el pasado (apertura de un claro) que le proporcionó condiciones óptimas de luz para la colonización y el establecimiento de esta especie. Wadsworth (1987), citado por Finegan (1992), reconoce en esta especie funciones de "cicatrización de claro".

Los patrones de distribución del grupo de palmas con respecto al borde fueron mucho más claros y generalizados. El hecho que sean las especies que dominan el dosel medio del bosque primario, la preferencia por condiciones edáficas y topográficas (Clark *et al.* 1995) y la presión antrópica que sufren muchas de ellas por su valor comestible y para construcción, pueden estar marginando la densidad poblacional en el borde con respecto a la densidad poblacional en el interior del bosque. La correlación positiva de la abundancia de *Welfia georgii* con la distancia de caminos puede deberse a la susceptibilidad de esta palma a las perturbaciones producidas por el aprovechamiento de madera, además de la disminución en la densidad poblacional en las parcelas de borde de Paniagua (4 y 7) afectadas por carreteras que separan el bosque por lo menos 5 m de la matriz de pastos. Guariguata & Dupuy (1997) en un estudio sobre regeneración vegetal en caminos de arrastre, reportan a *W. georgii* (< 5 ≤ 20 cm d.a.p.) abundancias menores en las parcelas ubicadas a borde de caminos que en las parcelas ubicadas en el interior del bosque.

Por otra parte, otros autores han sugerido que una mayor abundancia de especies intolerantes a la sombra -especialmente pioneras-, la proliferación de lianas y trepadoras, parecen ser característicos de condiciones de borde, sobre todo cuando la formación del borde es reciente (1-7 años), probablemente por las alteraciones de las condiciones microclimáticas que favorecen la competencia de las especies pioneras (Siger & Turner

1999, Benítez Malvido 1998, Laurance *et al.* 1997). Sin embargo, los bordes en estos fragmentos de la Zona Norte de Costa Rica no se caracterizaron por una mayor abundancia de especies pioneras, como tampoco de lianas (Acápita 4.3.1), pero sí por especies heliófitas durables. Es probable que durante los 20 años posteriores a la formación del borde, por procesos sucesionales las heliófitas durables han desplazado poco a poco a las heliófitas efímeras. Con respecto a las lianas, un estudio comparativo de cuatro bosques lluviosos neotropicales en Centroamérica y la Amazonía Central – La Selva, Barro Colorado, Cocha Cashu y Ducke - identificaron que en los dos bosques centroamericanos el porcentaje de especies de lianas y trepadoras fue menor (Gentry 1990). Lo anterior puede ser una característica de estos bosques, como también la razón por la cual no se encontraron diferencias entre el borde y el interior; considerando el estado sucesional que ha alcanzado un borde de 20 años.

La hipótesis de simplificación de la vegetación en el borde no se cumple para este estudio. En todos los fragmentos en lo que respecta a riqueza y diversidad no hay diferencias entre el borde y el interior del fragmento. Es difícil aseverar si este fenómeno es el resultado de los cambios producidos por la fragmentación o además la combinación de actividades por aprovechamiento de madera aunque se hayan considerado las covariables en el análisis estadístico. Podría ayudar si ampliamos el esfuerzo de muestreo de este estudio, instalando bajo el mismo diseño 5 parcelas más en el fragmento de Selva Verde, por sus condiciones de bosque sin ninguna perturbación por aprovechamiento de madera; además de considerar otros fragmentos en las mismas condiciones con tipos de vegetación encontrados en este estudio.

5.3 Estructura

A nivel de estructura horizontal una mayor acumulación de área basal se está dando en el borde del bosque en todos los fragmentos (Cuadro 19). Los análisis estadísticos mostraron que es significativa la abundancia de árboles de clase diamétrica 30-39 cm d.a.p. en las parcelas de borde; esto coincide con una abundancia alta de especies pertenecientes al gremio heliófitas durables y generalistas para la misma clase diamétrica. De la misma forma las heliófitas durables entre 20-29, 30-39 y 40-49 cm d.a.p., fueron predominantes en las parcelas de borde en todos los fragmentos de este estudio. Estas condiciones reflejan una edad de borde de 20 años aproximadamente, si tomamos como

referencia que especies como *Goethalsia meiantha*, *Laetia procera*, *Apeiba membranacea*, y *Rollinia pittieri* en los fragmentos son las que están representando esta clase diamétrica (30-39 cm d.a.p.). Estudios de regeneración de bosque secundario en la misma zona de estudio, bajo condiciones de sitio de pasturas abandonadas con 20-30 años de sucesión, reportan la dominancia de estas especies que tienden a formar rodales con altos grados de dominancia entre 25-50 cm d.a.p. (Finegan & Delgado 2000, Finegan 1992).

Aunque 20 años es tiempo muy corto para saber la magnitud de los cambios que la fragmentación ha provocado en estos bosques, en términos generales al parecer estos aun conservan las características en composición, riqueza y abundancia de la vegetación original de los bosques de zona Huetar Norte, sin descartar la posibilidad de la pérdida de especies de baja abundancia por ejemplo menores a 1 árbol/ha. Sin embargo, parece inevitable la apertura de claros sucesivos de forma natural en el borde durante un tiempo, provocadas por la caída de árboles del gremio heliófitas durables al finalizar su ciclo de vida; los cuales seguramente van a ser colonizados por especies pioneras. Bajo esas predicciones, podría suceder que las perturbaciones antes mencionadas se dieran hacia dentro del bosque; en este caso las condiciones de borde podría hacerse expansivas. Tomando en cuenta lo anterior y haciendo un balance general de las condiciones actuales de estos fragmentos, es conveniente plantear mecanismos o prioridades de manejo del borde. Además, existe un potencial de especies maderables heliófitas durables (Cuadro 21) de interés comercial que pueden ser aprovechadas periódicamente y de manera dirigida, para evitar que la caída de estos provoque la perturbación hacia el interior del bosque. Otra recomendación de manejo sería evitar el aprovechamiento y daño de las especies generalistas en los bordes, puesto que la permanencia de estas pueden mantener condiciones de sombra que limitarían la proliferación de especies pioneras solo a los claros ocasionados por la muerte natural o por aprovechamiento de las especies heliófitas durables. Los procesos de sucesión en estos claros deben dejarse sin ninguna intervención, esperando que especies colonizadoras como las *Cecropias*, cumplan su función de "cicatrización". Además de estrategias de manejo de bordes, sería conveniente monitorear los cambios, para poder modelarlos, evitando la simplificación y expansión de los bordes –dominados por especies efímeras–; y de esta manera garantizar la homogeneidad que se encontró entre el borde y el interior de estos fragmentos, con respecto a composición, riqueza y diversidad.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- La caracterización de la comunidad arbórea a nivel de composición nos indica dos tipos de bosques, uno desarrollado en suelos ondulados de tipo Ultisol y otro desarrollado sobre terraza aluvial con suelos Inceptisoles.
- De acuerdo con los tipos de bosque identificados se distinguieron patrones de distribución y predominancia de algunas especies y familias, que pueden estar asociadas a condiciones edáficas y topográficas. Algunas de estas especies fueron *Goethalsia meiantha* y *Dendropanax arboreus*, predominantes en suelo de Terraza y *Euterpe precatoria*, *Tetragastris panamensis* y *Brosimum lactescens*, predominantes en suelo de topografía ondulada.
- Las diferencias en riqueza y diversidad entre los fragmentos también puede ser explicada por el tipo de suelo y la topografía, puesto que una mayor variedad de nichos puede propiciar el establecimiento de una mayor cantidad de especies adaptadas a condiciones menos favorables; tal como Ladrillera1 y Paniagua con topografía bastante abrupta y con los más altos índices de riqueza y diversidad.
- La hipótesis de la simplificación de la vegetación en los bordes no se cumple para este estudio, dado que la riqueza, diversidad en el borde fueron similares a las condiciones de interior.
- A nivel de composición los patrones con respecto a la distancia al borde no fueron determinantes, solamente se detectó un patrón decreciente de las poblaciones de algunas palmas tales como *Welfia georgii*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria*.
- Existieron diferencias a nivel de estructura horizontal entre el borde y el interior de los fragmentos. En el borde se presentó una mayor acumulación de área basal y una abundancia de especies en las clases diamétricas 20-29, 30-39 y 40-49 cm d.a.p.; categorizadas como heliófitas durables y generalistas. Esto posiblemente explicado por el grado sucesional que a alcanzado el borde.
- No se pudo determinar si el aprovechamiento de madera está incrementando los efectos de borde sobre la comunidad vegetal, sin embargo el uso de covariables aumento la precisión del análisis estadístico.

- Se recomienda encaminar esfuerzos de investigación hacia la identificación y el estudio de tipos de bosque en la zona, para definir bosques representativos, y así determinar prioridades para conservación.
- Es recomendable el Monitoreo de la dinámica de los fragmentos en estudio, para evaluar los procesos de dinámica ecológica y detectar cambios en la comunidad vegetal. También es necesario considerar análisis edáficos, ampliar el esfuerzo de muestreo estableciendo las cinco parcelas faltantes en Selva Verde; lo mismo que en otros fragmentos de bosques desarrollados sobre terraza aluvial.
- Se deben considerar estrategias de manejo forestal en los bordes dado la dominancia de especies heliófitas durables en las mismas clases diamétricas, que posiblemente van a morir en un intervalo de tiempo durante el cual se esperaría una serie de perturbaciones naturales sucesivas; que pueden ir en detrimento del fragmento y hacer expansiva las condiciones de borde.
- Las especies heliófitas durables de interés comercial podrían ser aprovechadas convenientemente, manejando la dirección de caída hacia el borde para evitar que la apertura de claros se dé hacia el interior. También es conveniente la restricción del aprovechamiento de especies Generalistas en borde, pues su presencia puede favorecer el mantenimiento de las condiciones microclimáticas por efectos de sombra, evitando la expansión de los bordes. • Para efectos de manejo, sería recomendable determinar el alcance del borde con respecto a las características estructurales encontradas. En tal caso podrían establecerse más parcelas entre el borde hasta los 150 m del borde en los mismos fragmentos de este estudio **BIBLIOGRAFIA**

Bennet, AF. 1998. Linkages in the landscape *in* The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN, Gland, Suiza y Cambridge, RU, 254 p.

Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*. 12(2):380-389.

Brokaw, N. 1998. Fragments past, present and future. *Trend in Ecology and Evolution*. 13(10): 382-383.

- Bruna, E. 1999. Germinación de semillas en fragmentos de bosque lluvioso. *Nature* 402, noviembre 11.
- Debinski, DM; Holt, RD. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*. 4: 342-355.
- Calvo, JC. 1997. Notas para Curso de Manejo de Cuencas Hidrográficas. Ed. Instituto Tecnológico de Costa Rica. C.R.
- Cannon, CH.; Peart, DR.; 1998. Leighton, M.; Tree species diversity in commercially logged Bornean rainforest. *Science*. 281: 1366-1368.
- Clark, DA.; Clark, DB. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Biol. Trop.* 35(1):41-54.
- Clark, DA.; Clark, DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62(3):315-344.
- Clark, DA.; Clark, DB. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*. 76(8): 2581-2594.
- Clark, DA.; Clark, DB. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*. 86(1): 101-112.
- Condit, R. 1996. Defining and mapping vegetation types in mega-diverse tropical forest. *Trend in Ecology and Evolution*. 11(1): 4-5.
- Delgado, D., Finegan, B. 1999 Biodiversidad vegetal en bosques manejados *Revista Forestal Centroamericana*. 25:14-20.
- Finegan, B. Impactos humanos en la biodiversidad de bosques neotropicales. Artículo en preparación.

- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*. 11(3):119-124.
- Finegan, B; Delgado, D; Camacho, M; Zamora, N. The evaluation of ecological sustainability in neotropical rain forests management for timber production, with emphasis on plant community diversity: a discussion, and the implications of a case study. Documento en prensa.
- Finegan, B; Delgado, D; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a coged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management*. 121: 159-176.
- Finegan, B; Delgado, D. 2000. Structural and Floristic hererogeneity in a 30 year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*. 8(4):380-393.
- Gentry, AH. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia: Four Neotropical Rain Forests. Ed. Gentry, A. H. New York.
- Gentry, AH.; Ortiz, RS. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía Peruana *in Amazonía Peruana -Vegetación Tropical en el Llano Subandino-*. Ed. R. Kalliola, M.Puhakka & . Danjoy.
- Greig – smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. University California Press.
- Guariguata, MR; Dupuy, JM. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica*. 29(1): 15-28.
- Hammel, B. 1990. The distribution of diversity among Families, Genera, and Habit types in the La Selva Flora: Four Neotropical Rain Forests. Ed. Gentry Alwyn H. New York.
- Hartshorn, G.;Hartshorn, L.; Atmella, A.; Gómez LD.; Mata, A.; Mata, L.; Morales, R.; Ocampo, R.; Pool, D., Quesada, C.; Solera, C.; Solórzano, R.; Stiles, G.; Tosi, J.;

- Umaña, A., Villalobos, C.; Wells, R. 1982. Costa Rica: Contry enviromental profile a field study. Ed. Tropical Science Center U.S. Agency For International Development. Costa Rica.
- Hartshorn, G.; Hammel, BE. 1992. Vegetation types and floristic patterns: La Selva, ecology and natural History of neotropical rain forest. Ed. McDade L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A. Hartshorn, G.S. Chicago. 73-89p.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. Vol. 2 . Ed. Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica.
- Hoil, KD.; Lulow M. E. 1997. Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*. 29(4):459-468.
- Jones, G. 2000. Regeneración temprana de dos especies arbóreas dispersadas bióticamente en bosques fragmentados de la zona Norte de Costa Rica. Tesis MSc. CATIE.
- Krebs, CJ. 1998. Ecological methodology. Benjamin/Cummings imprint. England.
- Kapos, V; Waudelli, E; Camargo, JL.; Ganade, G. 1997. Borde relacionado con el medio ambiente y respuesta de las plantas debido a la fragmentación de bosque de la Amazonía central. *Tropical Forest Remnants: Ecology Management and conservation of fragmented communities*. Ed. Laurence and Bierregaard. University Chicago Press.
- Laurance, WF.; Bierregaard, RO. 1997. *Tropical Forest Remnants: Ecology Management and conservation of fragmented communities*. University Chicago Press.
- Laurance, WF.; Ferreira, LV.; Rankin de Merona, JM.; Laurance, SG.; Hutchings, RW.; Lovejoy, TE. 1998. Efectos de la fragmentación del bosque sobre los patrones de reclutamiento en comunidades de árboles. *Conservation Biology*. 12(2):460-464.

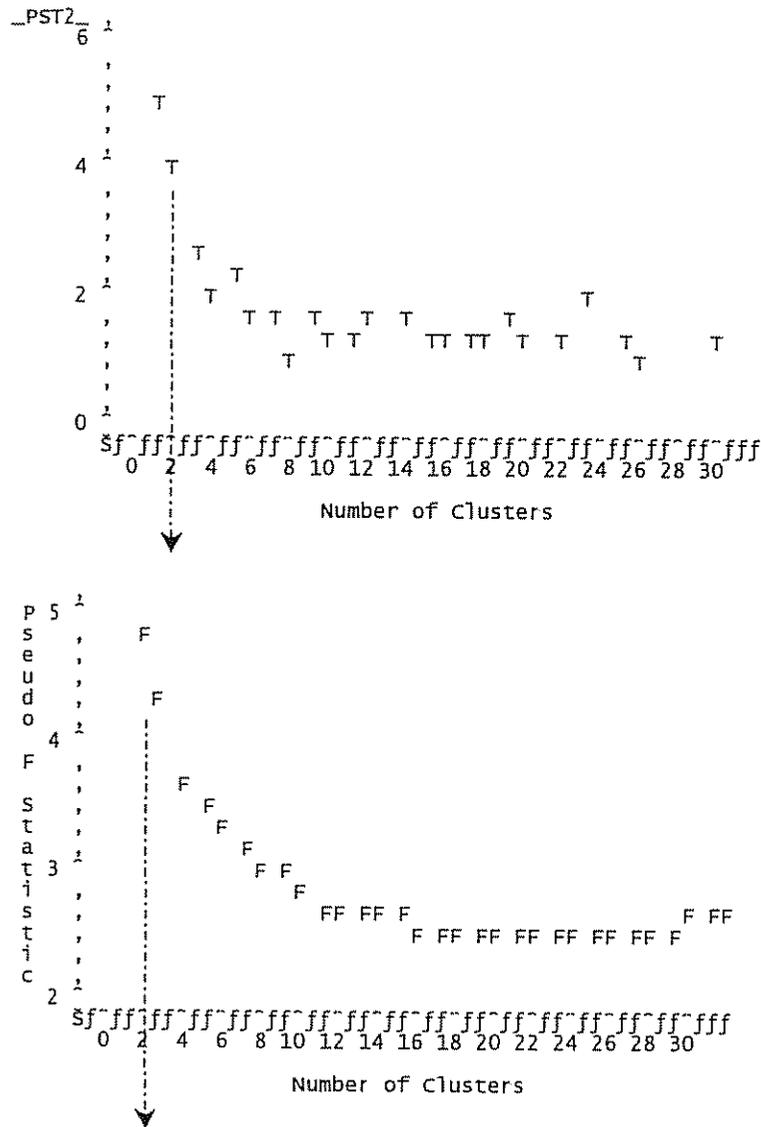
- Laurance, WF.; Ferreira, LV.; Rankin de Merona, JM.; Laurance, SG.; Gascon, C.; Lovejoy, TE. 1997. Biomass collapse in Amazonia Forest fragments. *Science* 2708, noviembre 7.
- Laurance, W.; Yensen, E. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*. 55:77-92.
- Laurance, WF.; Ferreira, LV. 1996. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 1996-1997: 797-801p.
- Laurance, WF.; Ferreira, LV.; Rankin de Merona, J.M.; Laurance, SG.; Lovejoy, TE. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*. 79(6):2032-2040.
- Lieberman, D. , Lieberman, M. 1992. Patterns of density and dispersion of forest trees *in* La Selva, ecology and natural History of neotropical rain forest. Ed. McDade L.A.; Bawa, KS.; Hespeneide, HA. Hartshorn, G.S. Chicago. 106-119p.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R.; Hartshorn, GS. 1996. *Journal of Ecology*. 84(2): 137-152.
- Lord, JM; Norton, DA. 1990. Scale and spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology*. 4:197-202.
- Matteucci, SD; Colma A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington. D.C.
- Magurran, AE; 1989. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedral. España.
- Mesquita, RCG.; Dela Monica, P.; Laurance, W. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian Forest Fragments. *Biological Conservation*. 91:129-134.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 10(2): 52-62. February.
- Nascimento, H.E.M.; Dias, A. da S.; Tabanes, A.A. J.; Viana, V.M. 1999. Estructura y dinámica de poblaciones arbóreas de un fragmento de bosque estacional semidecidual en la región de Piracicaba s.p. *Brasil Biol.* 59(2):329-342.
- Noss, R.F. 1996. Ecosystems as conservation targets. *Trends in Ecology and Evolution*. 11(8): 351. August.
- Parker, G.G. 1992. Soil fertility, nutrient acquisition, and nutrient cycling *In* La Selva, ecology and natural History of neotropical rain forest. Ed. McDade L.A.; Bawa, K.S.; Hespenehede, H.A. Hartshorn, G.S. Chicago. 54-63p.
- Pérez, M. 2000. Composición y diversidad de los bosques de la región autónoma del Atlántico Norte Nicaragüense: Una base para el manejo sostenible. Tesis MSc. CATIE. Costa Rica.
- Phillips, O.L.; May, P.; Gentry, A.H.; Sayer, S.A.; Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Ecology*. 91:285-2809. March.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.; Silman, M.R.; Nuñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*. 80 (8): 2651-2661.
- Reed, R.A.; Johnson-Bernard, J.; Baker, W. L. 1996. Fragmentación de un bosque en las montañas Rocosas a escala de paisaje, 1950-1993. *Biological Conservation*. 75:267-277.
- Sánchez-Azofeifa, G.A. 1996. Assessing land use/cover change in Costa Rica. Tesis PhD. University of New Hampshire.
- Sánchez-Azofeifa, G.A.; Harris, R.C.; Skole, D.L.; 2001. Deforestation in Costa Rica *in* A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica*. 33(3): 378-384.

- Lopez, G., Pérez, J., Kleinn, C. 2000. SAS: Aplicaciones en el campo agropecuario y de los recursos naturales. Ed. Sub-Unidad de Estadística CATIE. Costa Rica.
- Saunders, DA.; Hobbs, RJ.; Margules, CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*. 5(1):18-32.
- Steel, RGD; Torrie, J.H. 1993. Bioestadística: Principios y procedimientos. McGraw-Hill. México.
- Sitoe, AA; 2.000. A parch-model for managed tropical lowland rain forests in Costa Rica. Thesis MSc. CATIE. Costa Rica.
- Sollins, P.; Sancho, F.; Mata, R.; Sanford, RL. 1994. Soils and Soil process research *in* La Selva, ecology and natural History of neotropical rain forest. Ed. McDade L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneheide, H.A. Hartshorn, G.S. Chicago. 24-53p.
- Tabanes, AAJ.; Viana, VM.; Días, A. da. S.; 1997. Consecuencias de la fragmentación y el efecto de borde sobre la estructura, diversidad y sostenibilidad de un fragmento de bosque de Planalto de Piracicaba. *Brasil Biol.* 57(1):47-60.
- Tabarelli, M.; Mantovani, W.; Pares, CA. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the mountain Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Biological Conservation*. 91:119-127.
- Tournon, J.; Alvarado, G. 1997. Mapa geológico de Costa Rica escala 1:500 000. Ed. Tecnológica de Costa Rica
- Zar, JH; 1996. Bioestatistical analysis. Electronic Technical Publishing. New Jersey.

7. Anexos

Anexo 1: Pruebas Pseudo T y Prueba Pseudo F, respectivamente.



Anexo 2: Características de los fragmentos respecto a las 10 especies con mayor IVI para cada uno de los fragmentos

Fragmento	Fragmento	Densidad		Area basal		Frecuencia		Importancia
		n/ha	%	m ² /ha	%	n-parcelas	%	% IVI
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	74.44	13.81	6.92	29.65	9	2.14	15.20
	<i>Welfia georgii</i>	56.11	10.41	1.12	4.78	9	2.14	5.80
	<i>Ferdinandusa panamensis</i>	37.20	6.91	0.66	2.82	9	2.14	4.00
	<i>Tetragastris panamensis</i>	8.30	1.55	1.40	6.00	7	1.67	3.10
	<i>Ormosia intermedia</i>	11.10	2.06	0.44	1.89	9	2.14	2.00
	<i>Vochysia ferruginea</i>	7.67	1.24	0.80	3.43	6	1.43	2.00
	<i>Euterpe precatoria</i>	20.55	3.81	0.19	0.82	6	1.43	2.00
	<i>Chrysophyllum colombianum</i>	5.00	0.93	0.91	3.89	3	0.71	1.80
	<i>Dendropanax arboreus</i>	10.56	1.96	0.36	1.52	8	1.90	1.80
Rojomaca	<i>Socratea exorrhiza</i>	12.78	2.37	0.16	0.70	8	1.90	1.70
	Subtotal para 10 spp.	243.70	45.05	12.96	55.51	74	17.62	39.40
	Total 149 spp.	539.00	100	23.36	100	420	100	100
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	106.11	18.71	10.24	37.69	9	2.02	19.50
	<i>Welfia georgii</i>	36.11	6.37	0.72	2.64	9	2.02	3.70
	<i>Brosimum lactescens</i>	20.20	3.53	1.33	4.91	9	2.02	3.50
	<i>Tetragastris panamensis</i>	10.56	1.86	1.69	6.22	8	1.79	3.30
	<i>Socratea exorrhiza</i>	19.44	3.43	0.25	0.92	8	1.79	2.00
	<i>Pourouma bicolor</i>	12.22	2.15	0.48	1.78	8	1.79	1.90
	<i>Warszewiczia coccinea</i>	15.00	2.64	0.23	0.85	8	1.79	1.80
	<i>Virola sebifera</i>	10.56	1.86	0.43	1.59	7	1.57	1.70
	<i>Laetia procera</i>	7.22	1.27	0.47	1.75	6	1.35	1.50
Paniagua	<i>Iriartea deltoidea</i>	10.56	1.86	0.24	0.88	7	1.57	1.40
	Subtotal para 10 spp.	247.98	43.68	16.09	59.23	70	17.71	40.30
	Total 164 spp.	567.00	100	27.56	100	446	100	100
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	55.56	13.55	8.54	30.17	9	2.46	15.40
	<i>Welfia georgii</i>	33.89	8.27	0.80	2.83	9	2.46	4.50
	<i>Goethalsia meiantha</i>	16.67	4.07	1.61	5.68	8	2.19	4.00
	<i>Dendropanax arboreus</i>	16.67	4.07	0.84	2.96	9	2.46	3.20
	<i>Virola sebifera</i>	11.67	2.85	0.59	2.08	8	2.19	2.40
	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	4.44	1.08	1.27	4.48	4	1.09	2.20
	<i>Iriartea deltoidea</i>	14.44	3.52	0.26	0.92	8	2.19	2.20
	<i>Carapa guianensis</i>	4.44	1.08	0.78	2.75	6	1.64	1.80
	<i>Pourouma bicolor</i>	8.33	2.03	0.48	1.70	6	1.64	1.80
Ladrillera3	<i>Apelba membranacea</i>	7.78	1.90	0.33	1.17	8	2.19	1.80
	Subtotal para 10 spp.	173.88	42.41	15.49	54.75	75	20.49	39.30
	Total 133 spp.	410.00	100	28.30	100	366	100	100
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	71.00	13.10	8.49	28.29	5	1.83	14.40
	<i>Welfia georgii</i>	44.00	8.12	0.89	2.97	5	1.83	4.30
	<i>Euterpe precatoria</i>	22.00	4.06	0.25	0.83	5	1.83	2.20
	<i>Tetragastris panamensis</i>	10.00	1.85	0.87	2.90	5	1.83	2.20
	<i>Dendropanax arboreus</i>	15.00	2.77	0.44	1.47	5	1.83	2.00
	<i>Dipteryx panamensis</i>	4.00	0.74	1.14	3.80	3	1.10	1.90
	<i>Brosimum lactescens</i>	11.00	2.03	0.71	2.35	3	1.10	1.80
	<i>Lecythis ampla</i>	2.00	0.37	1.25	4.17	2	0.73	1.80
	<i>Croton schiedeanus</i>	14.00	2.58	0.19	0.62	5	1.83	1.70
Ladrillera1	<i>Iriartea deltoidea</i>	13.00	2.40	0.32	1.05	4	1.47	1.60
	Subtotal para 10 spp.	206.00	38.01	14.54	48.47	42	15.38	33.90
	Total 146 spp.	542.00	100	30.00	100	300	100	100
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	65.00	14.94	9.45	33.15	4	2.41	16.80
	<i>Welfia georgii</i>	56.25	12.93	1.01	3.55	4	2.41	6.30
	<i>Iriartea deltoidea</i>	25.00	5.75	0.48	1.70	4	2.41	3.30
	<i>Apelba membranacea</i>	6.50	1.44	1.68	5.87	4	2.41	3.20
	<i>Carapa guianensis</i>	2.55	0.57	2.08	7.30	2	1.20	3.00
	<i>Balizia elegans</i>	2.55	0.57	1.87	6.55	1	0.60	2.60
	<i>Minuartia guianensis</i>	8.75	2.01	0.62	2.17	4	2.41	2.20
	<i>Euterpe precatoria</i>	15.00	3.45	0.18	0.62	3	1.81	2.00
	<i>Ardisia fimbriifera</i>	10.00	2.30	0.21	0.72	4	2.41	1.80
Selva Verde	<i>Humiriastrum diguense</i>	2.50	0.57	1.02	3.57	2	1.20	1.80
	Subtotal para 10 spp.	194.10	44.54	18.59	65.19	32	19.28	43.00
	Total 101 spp.	435.00	100	28.51	100	300	100	100

Anexo 3: Abundancia relativa y absoluta de todas las especies y sus respectivas familias para cada uno de los fragmentos

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Anacardiaceae										
<i>Tapirira guianensis</i>	8	0,8	4	0,4	2	0,3	5	0,9	4	1,1
Annoaceae										
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	0	0	2	0,2	3	0,4	2	0,4	0	0
<i>Guatteria aeruginosa</i>	4	0,4	4	0,4	16	2,2	0	0	2	0,6
<i>Guatteria diospyroides</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Guatteria tonduzii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Rollinia pittieri</i>	0	0	2	0,2	4	0,5	1	0,2	0	0
<i>Sapranthus viridiflorus</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Unonopsis pittieri</i>	2	0,2	1	0,1	2	0,3	2	0,4	0	0
<i>Unonopsis rufescens</i>	0	0	2	0,2	0	0	1	0,2	3	0,9
<i>Xylopiya bocatorena</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
<i>Xylopiya sericophylla</i>	6	0,6	5	0,5	0	0	2	0,4	0	0
Apocynaceae										
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	1	0,1	2	0,2	0	0	0	0	0	0
<i>Lacmellea panamensis</i>	1	0,1	2	0,2	0	0	3	0,6	0	0
<i>Odontadenia verrucosa</i>	0	0	0	0	1	0,1	2	0,4	0	0
<i>Peschiera arborea</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
<i>Rauvolfia purpurascens</i>	1	0,1	0	0	6	0,8	0	0	1	0,3
<i>Tabernaemontana amygdalifolia</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
Araliaceae										
<i>Dendropanax arboreus</i>	19	2	13	1,3	30	4,1	15	2,8	6	1,7
Arecaceae										
<i>Astrocaryum alatum</i>	0	0	3	0,3	0	0	0	0	0	0
<i>Astrocaryum confertum</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euterpe precatoria</i>	37	3,8	13	1,3	0	0	22	4,1	12	3,4
<i>Iriarteia deltoidea</i>	12	1,2	19	1,9	26	3,5	13	2,4	20	5,7
<i>Socratea exorrhiza</i>	23	2,4	35	3,4	12	1,6	13	2,4	4	1,1
<i>Welfia georgii</i>	101	10,4	65	6,4	61	8,3	44	8,1	45	12,9
Bignoniaceae										
<i>Jacaranda copaia</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mussatia hyacinthina</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
Bombacaceae										
<i>Ceiba pentandra</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Ochroma pyramidale</i>	0	0	0	0	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Pachira aquatica</i>	6	0,6	7	0,7	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Quararibea bracteolosa</i>	2	0,2	9	0,9	3	0,4	0	0	0	0
<i>Quararibea ochrocalyx</i>	8	0,8	16	1,6	0	0	2	0,4	0	0
<i>Quararibea parvifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
Boraginaceae										
<i>Cordia bicolor</i>	5	0,5	2	0,2	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Cordia dwyeri</i>	4	0,4	4	0,4	3	0,4	2	0,4	0	0
<i>Cordia lucidula</i>	0	0	0	0	2	0,3	2	0,4	1	0,3
<i>Cordia megalantha</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Burseraceae										
<i>Protium costaricense</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
<i>Protium panamense</i>	0	0	8	0,8	6	0,8	1	0,2	5	1,4
<i>Protium pittieri</i>	5	0,5	8	0,8	7	0,9	3	0,6	7	2
<i>Protium ravenii</i>	11	1,1	5	0,5	0	0	5	0,9	7	2
<i>Protium schippii</i>	3	0,3	16	1,6	1	0,1	3	0,6	3	0,9
<i>Protium sp1</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Tetragastris panamensis</i>	15	1,5	19	1,9	0	0	10	1,8	2	0,6
Capparidaceae										
<i>Capparis discolor</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Capparis pittieri</i>	1	0,1	12	1,2	8	1,1	3	0,6	2	0,6
Caricaceae										
<i>Jacaratia dolichaula</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Jacaratia spinosa</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
Cecropiaceae										
<i>Cecropia insignis</i>	2	0,2	3	0,3	5	0,7	0	0	0	0
<i>Cecropia peltata</i>	0	0	4	0,4	0	0	0	0	0	0
<i>Pourouma bicolor</i>	10	1	22	2,2	15	2	4	0,7	6	1,7
<i>Pourouma minor</i>	3	0,3	8	0,8	1	0,1	1	0,2	4	1,1
Celastraceae										
<i>Maytenus guyanensis</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Chloranthaceae										
<i>Hedyosmum scaberrimum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
Chrysobalanaceae										
<i>Hirtella lemsii</i>	7	0,7	5	0,5	0	0	0	0	0	0
<i>Hirtella media</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Licania affinis</i>	9	0,9	3	0,3	0	0	0	0	0	0
<i>Licania glabriflora</i>	2	0,2	3	0,3	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Licania hypoleuca</i>	4	0,4	2	0,2	0	0	0	0	0	0
<i>Licania stevensii</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Maranthes panamensis</i>	6	0,6	1	0,1	0	0	1	0,2	0	0
Clethraceae										
<i>Clethra mexicana</i>	4	0,4	0	0	0	0	3	0,6	3	0,9
Ciusiaceae										
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1	0,1	0	0	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Chrysochlamys nicaraguensis</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Dystovomita paniculata</i>	9	0,9	0	0	0	0	5	0,9	1	0,3
<i>Garcinia madruno</i>	7	0,7	15	1,5	3	0,4	3	0,6	0	0
<i>Mariai laxiflora</i>	2	0,2	1	0,1	0	0	9	1,7	4	1,1
Combretaceae										
<i>Terminalia amazonia</i>	0	0	1	0,1	0	0	1	0,2	0	0
Dichapetalaceae										
<i>Stephanopodium costaricense</i>	0	0	3	0,3	0	0	0	0	0	0
<i>Tapura sp.</i>	2	0,2	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Dilleniaceae										
<i>Davilla nitida</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dollicarpus brevipedicellatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Dollicarpus multiflorus</i>	15	1,5	4	0,4	0	0	2	0,4	2	0,6
Ebenaceae										
<i>Diospyros sp.1</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Elaeocarpaceae										
<i>Sloanea geniculata</i>	2	0,2	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Sloanea guianensis</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Sloanea medusula</i>	2	0,2	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Sloanea tuerckheimii</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Acalypha diversifolia</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Alchornea latifolia</i>	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Alchorneopsis floribunda</i>	6	0,6	2	0,2	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Conceveiba pleiostemona</i>	0	0	5	0,5	0	0	1	0,2	2	0,6
Euphorbiaceae										
<i>Croton schiedeanus</i>	12	1,2	20	2	6	0,8	14	2,6	2	0,6
<i>Croton smithianus</i>	7	0,7	13	1,3	0	0	4	0,7	6	1,7
<i>Drypetes brownii</i>	1	0,1	4	0,4	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	1	0,1	0	0	8	1,1	1	0,2	0	0
<i>Hyeronima oblonga</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Pausandra trianae</i>	5	0,5	6	0,6	0	0	0	0	0	0
<i>Pera arborea</i>	2	0,2	1	0,1	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Phyllanthus skutchii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Sapium glandulosum</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	1	0,3
Fabaceae-Mimosaceae										
<i>Abarema adenophora</i>	2	0,2	0	0	0	0	1	0,2	2	0,6
<i>Balizia elegans</i>	0	0	3	0,3	0	0	1	0,2	2	0,6
<i>Calliandra tergemina</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Inga acuminata</i>	0	0	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0
<i>Inga alba</i>	2	0,2	2	0,2	3	0,4	1	0,2	2	0,6
<i>Inga chocoensis</i>	0	0	0	0	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Inga densiflora</i>	0	0	2	0,2	5	0,7	0	0	0	0
<i>Inga jefensis</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Inga jinicuil</i>	0	0	0	0	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Inga leiocalycina</i>	0	0	2	0,2	7	0,9	2	0,4	0	0
<i>Inga mortoniana</i>	0	0	0	0	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Inga pezzifera</i>	5	0,5	8	0,8	2	0,3	3	0,6	0	0
<i>Inga sapindoides</i>	0	0	0	0	6	0,8	0	0	0	0
<i>Inga sertulifera</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Inga sp.</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Inga thibaudiana</i>	7	0,7	2	0,2	0	0	3	0,6	0	0
<i>Inga umbellifera</i>	3	0,3	0	0	1	0,1	2	0,4	1	0,3
<i>Inga venusta</i>	5	0,5	7	0,7	0	0	4	0,7	4	1,1
<i>Pentaclethra macroloba</i>	134	13,8	191	18,7	100	13,6	71	13,1	52	14,9
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	2	0,2	0	0	3	0,4	1	0,2	0	0
<i>Zygia gigantifoliola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Zygia unifoliolata</i>	0	0	22	2,2	0	0	0	0	0	0
Fabaceae-Papilionaceae										
<i>Andira inermis</i>	0	0	1	0,1	2	0,3	0	0	1	0,3
<i>Dalbergia melanocardium</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Dipteryx panamensis</i>	2	0,2	1	0,1	1	0,1	4	0,7	0	0
<i>Dussia discolor</i>	0	0	0	0	1	0,1	1	0,2	0	0
<i>Dussia foxii</i>	0	0	1	0,1	0	0	1	0,2	0	0
<i>Dussia macrophyllata</i>	1	0,1	3	0,3	2	0,3	1	0,2	1	0,3
<i>Hymenolobium mesoamericanum</i>	1	0,1	0	0	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Lecointea amazonica</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Lonchocarpus ferrugineus</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
<i>Lonchocarpus oliganthus</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	1	0,3
<i>Machaerium cirrhiferum</i>	1	0,1	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Machaerium seemanii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Ormosia intermedia</i>	20	2,1	6	0,6	0	0	2	0,4	0	0
<i>Ormosia velutina</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Platymiscium pinnatum</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocarpus rohrii</i>	0	0	4	0,4	12	1,6	3	0,6	3	0,9
<i>Swartzia simplex</i>	0	0	1	0,1	2	0,3	0	0	0	0
<i>Swartzia sumorum</i>	3	0,3	2	0,2	0	0	0	0	0	0

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Fabaceae-Papilionaceae										
<i>Vatairea lundellii</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Flacourtiaceae										
<i>Casearia arborea</i>	23	2,4	10	1	10	1,4	8	1,5	5	1,4
<i>Casearia arguta</i>	0	0	1	0,1	2	0,3	0	0	0	0
Flacourtiaceae										
<i>Casearia commersoniana</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Hasseltia floribunda</i>	0	0	2	0,2	1	0,1	2	0,4	0	0
<i>Lacistema aggregatum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Laetia procera</i>	13	1,3	13	1,3	10	1,4	4	0,7	1	0,3
<i>Laetia thamnina</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Lozania pittieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Ryania speciosa</i>	4	0,4	1	0,1	0	0	3	0,6	0	0
Hernandiaceae										
<i>Hernandia didymantha</i>	3	0,3	11	1,1	15	2	3	0,6	2	0,6
Humiriaceae										
<i>Humiriastrum diguense</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	2	0,6
<i>Sacoglottis trichogyna</i>	2	0,2	0	0	1	0,1	2	0,4	0	0
<i>Vartanea barbourii</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
Icacinaceae										
<i>Casimirella sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
Lauraceae										
<i>Beilschmiedia aff. Alloiophylla</i>	3	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Beilschmiedia costaricensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Cinnamomum chavarrianum</i>	0	0	1	0,1	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Licaria brenesii</i>	0	0	0	0	0	0	3	0,6	0	0
<i>Licaria cufodontisii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Licaria sarapiquensis</i>	2	0,2	6	0,6	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Mezilaurus sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Nectandra umbrosa</i>	0	0	0	0	0	0	2	0,4	1	0,3
<i>Ocotea atirrensensis</i>	1	0,1	3	0,3	0	0	2	0,4	1	0,3
<i>Ocotea dendrodaphne</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ocotea hartshomiana</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Ocotea insularis</i>	0	0	1	0,1	0	0	1	0,2	3	0,9
<i>Ocotea laetevirens</i>	1	0,1	3	0,3	3	0,4	1	0,2	3	0,9
<i>Ocotea leucoxydon</i>	1	0,1	2	0,2	1	0,1	2	0,4	1	0,3
<i>Ocotea macropoda</i>	2	0,2	2	0,2	0	0	0	0	0	0
<i>Ocotea mollifolia</i>	0	0	0	0	3	0,4	0	0	1	0,3
<i>Ocotea nicaraguensis</i>	0	0	1	0,1	2	0,3	1	0,2	0	0
<i>Ocotea valerioides</i>	4	0,4	0	0	0	0	1	0,2	1	0,3
<i>Pleurothyrium oblongum</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lecythidaceae										
<i>Eschweilera costaricensis</i>	8	0,8	9	0,9	0	0	1	0,2	0	0
<i>Eschweilera integrifolia</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eschweilera longirachis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,6
<i>Lecythis ampla</i>	0	0	0	0	1	0,1	2	0,4	0	0
Loganiaceae										
<i>Strychnos peckii</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Magnoliaceae										
<i>Talauma gloriensis</i>	1	0,1	0	0	1	0,1	0	0	0	0

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Malipighiaceae										
<i>Byrsonima crista</i>	3	0,3	4	0,4	4	0,5	2	0,4	1	0,3
<i>Spachea correae</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
Malvaceae										
<i>Hampea appendiculata</i>	1	0,1	2	0,2	8	1,1	2	0,4	0	0
Melastomataceae										
<i>Henriettea odorata</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miconia affinis</i>	0	0	3	0,3	0	0	2	0,4	0	0
<i>Miconia appendiculata</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Miconia elata</i>	1	0,1	0	0	0	0	4	0,7	0	0
<i>Miconia multispicata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Miconia prasina</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miconia punctata</i>	15	1,5	0	0	1	0,1	5	0,9	0	0
<i>Miconia stevensiana</i>	0	0	0	0	0	0	3	0,6	0	0
<i>Mouriri gleasoniana</i>	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Meliaceae										
<i>Carapa guianensis</i>	2	0,2	5	0,5	8	1,1	3	0,6	2	0,6
<i>Guarea bullata</i>	1	0,1	3	0,3	1	0,1	2	0,4	2	0,6
<i>Guarea kunthiana</i>	0	0	7	0,7	12	1,6	4	0,7	1	0,3
<i>Guarea rhopalocarpa</i>	0	0	1	0,1	5	0,7	0	0	0	0
<i>Guarea sp.</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Trichilia septentrionalis</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Menispermaceae										
<i>Anomospermum reticulatum</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Monimiaceae										
<i>Siparuna guianensis</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
Moraceae										
<i>Brosimum guianense</i>	10	1	9	0,9	2	0,3	10	1,8	3	0,9
<i>Brosimum lactescens</i>	9	0,9	36	3,5	8	1,1	11	2	6	1,7
<i>Castilla elastica</i>	0	0	3	0,3	5	0,7	0	0	0	0
<i>Clarisia biflora</i>	0	0	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0
<i>Ficus maxima</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Ficus sp.</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Naucleopsis naga</i>	8	0,8	8	0,8	8	1,1	9	1,7	2	0,6
<i>Pseudolmedia spuria</i>	2	0,2	2	0,2	0	0	2	0,4	0	0
Myristicaceae										
<i>Otoba novogranatensis</i>	0	0	1	0,1	10	1,4	0	0	2	0,6
<i>Virola koschnyi</i>	3	0,3	2	0,2	8	1,1	5	0,9	3	0,9
<i>Virola multiflora</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Virola sebifera</i>	6	0,6	19	1,9	21	2,8	3	0,6	2	0,6
Myrsinaceae										
<i>Ardisia fimbriifera</i>	2	0,2	5	0,5	8	1,1	3	0,6	8	2,3
<i>Ardisia standleyana</i>	1	0,1	0	0	0	0	2	0,4	0	0
<i>Parathesis trychogyne</i>	3	0,3	3	0,3	2	0,3	1	0,2	0	0
Myrtaceae										
<i>Eugenia acapulcensis</i>	0	0	1	0,1	0	0	2	0,4	0	0
<i>Eugenia basilaris</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Eugenia sarapiquensis</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia siggersii</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia sp1</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcia sp. 1</i>	1	0,1	1	0,1	0	0	1	0,2	0	0
<i>Myrcia splendens</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Myrtaceae										
<i>Myrciaria floribunda</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
Nyctaginaceae										
<i>Neea sp1</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
Ochnaceae										
<i>Cespedesia macrophylla</i>	8	0,8	2	0,2	0	0	5	0,9	1	0,3
<i>Ouratea valerii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3
Oliaceae										
<i>Heisteria concinna</i>	0	0	0	0	4	0,5	0	0	2	0,6
<i>Heisteria scandens</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Minquartia guianensis</i>	0	0	2	0,2	8	1,1	4	0,7	7	2
Quiinaceae										
<i>Lacunaria panamensis</i>	1	0,1	3	0,3	0	0	0	0	1	0,3
<i>Quiina schippii</i>	0	0	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0
Rhamnaceae										
<i>Colubrina spinosa</i>	0	0	2	0,2	13	1,8	1	0,2	0	0
Rhizophoroceae										
<i>Cassipourea elliptica</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae										
<i>Borojoa panamensis</i>	8	0,8	6	0,6	0	0	3	0,6	2	0,6
<i>Chimarrhis parviflora</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	2	0,6
<i>Coussarea hondensis</i>	0	0	0	0	7	0,9	1	0,2	0	0
<i>Coussarea psychotriodes</i>	0	0	0	0	3	0,4	0	0	0	0
<i>Coutarea hexandra</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Faramea occidentalis</i>	15	1,5	3	0,3	7	0,9	2	0,4	1	0,3
<i>Ferdinandusa panamensis</i>	67	6,9	0	0	0	0	13	2,4	0	0
<i>Hippotis albiflora</i>	0	0	0	0	3	0,4	1	0,2	0	0
<i>Posoqueria panamensis</i>	9	0,9	4	0,4	0	0	6	1,1	0	0
<i>Psychotria eurycarpa</i>	0	0	0	0	5	0,7	1	0,2	0	0
<i>Psychotria panamensis</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	2	0,6
<i>Warszewiczia coccinea</i>	5	0,5	27	2,6	19	2,6	11	2	6	1,7
Rutaceae										
<i>Amyris pinnata</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
Sabiaceae										
<i>Meliosma donnellsmithii</i>	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Sapindaceae										
<i>Allophylus psilospermus</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Cupania aff. Grandiflora</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	1	0,3
<i>Cupania glabra</i>	7	0,7	6	0,6	0	0	3	0,6	0	0
<i>Cupania rufescens</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Matayba oppositifolia</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Matayba pseudoestipularis</i>	0	0	1	0,1	0	0	2	0,4	4	1,1
<i>Paullinia fibrigera</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Paullinia grandifolia</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Talisia nervosa</i>	1	0,1	1	0,1	1	0,1	1	0,2	0	0
Sapotaceae										
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	0	0	1	0,1	3	0,4	0	0	1	0,3
<i>Chrysophyllum colombianum</i>	9	0,9	0	0	0	0	3	0,6	0	0
<i>Chrysophyllum venezuelanense</i>	0	0	1	0,1	12	1,6	1	0,2	1	0,3
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	5	0,5	5	0,5	0	0	3	0,6	0	0
<i>Micropholis melinoniana</i>	2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0

Familia - Genero - Especie	Abundancia relativa en cada fragmento									
	Rojomaca		Paniagua		Ladrillera 3		Ladrillera 1		Selva verde	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Sapotaceae										
<i>Pouteria aff. Reticulata</i>	0	0	2	0,2	1	0,1	4	0,7	0	0
<i>Pouteria amygdalcarpa</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Pouteria builliformis</i>	0	0	1	0,1	0	0	1	0,2	0	0
<i>Pouteria calistophylla</i>	1	0,1	2	0,2	1	0,1	3	0,6	1	0,3
<i>Pouteria campechiana</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Pouteria chiricana</i>	0	0	2	0,2	0	0	0	0	0	0
<i>Pouteria cuspidata</i>	0	0	1	0,1	0	0	1	0,2	0	0
<i>Pouteria durlandii</i>	11	1,1	9	0,9	0	0	4	0,7	2	0,6
<i>Pouteria filipes</i>	6	0,6	4	0,4	0	0	0	0	0	0
<i>Pouteria reticulata</i>	1	0,1	4	0,4	2	0,3	0	0	0	0
<i>Pouteria silvestris</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Pouteria torta</i>	4	0,4	0	0	2	0,3	0	0	1	0,3
<i>Pradosia atrovioacea</i>	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0	0	0
<i>Sarcaulus brasiliensis</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
<i>Sideroxylon contrerasii</i>	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0
Simarubaceae										
<i>Simarouba amara</i>	4	0,4	6	0,6	6	0,8	0	0	0	0
Solanaceae										
<i>Cestrum aff. Microcalyx</i>	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0
<i>Markea leucantha</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sterculiaceae										
<i>Sterculia recordiana</i>	1	0,1	2	0,2	1	0,1	0	0	2	0,6
<i>Theobroma angustifolium</i>	0	0	0	0	2	0,3	1	0,2	0	0
<i>Theobroma simiarum</i>	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
Symplocaceae										
<i>Symplocos sp.</i>	1	0,1	0	0	1	0,1	0	0	0	0
Tiliaceae										
<i>Apeiba membranacea</i>	6	0,6	7	0,7	14	1,9	3	0,6	5	1,4
<i>Goethalsia melantha</i>	0	0	0	0	30	4,1	2	0,4	0	0
<i>Luehea seemannii</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
Ulmaceae										
<i>Ampelocera macrocarpa</i>	1	0,1	5	0,5	2	0,3	3	0,6	0	0
Verbenaceae										
<i>Vitex cooperi</i>	0	0	0	0	2	0,3	0	0	0	0
Violaceae										
<i>Rinorea aff. Deflexiflora</i>	17	1,8	4	0,4	0	0	1	0,2	0	0
Vochysiaceae										
<i>Qualea paraensis</i>	0	0	0	0	0	0	2	0,4	0	0
<i>Vochysia allenii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,2	0	0
<i>Vochysia ferruginea</i>	12	1,2	2	0,2	0	0	2	0,4	1	0,3

Anexo 5: Medias de área basal por clase diamétrica y gemios forestales heliófitas durables (HD) y generalistas (G); y el valor de la probabilidad del análisis de varianza para cada uno de los fragmentos en estudio.

Clase Diamétrica	*G (DS) **Gremio	Rojomaca	Paniagua	Ladrillera3	Ladrillera1	Selva Verde	P>F
10-19	G	1.19 (0.18)	1.17 (0.19)	0.79 (0.13)	1.12 (0.14)	0.95 (0.12)	0,017
	HD	0.28 (0.13)	0.11 (0.06)	0.15 (0.06)	0.17 (0.07)	0.07 (0.04)	0,180
	GEN	0.17 (0.08)	0.25 (0.08)	0.11 (0.04)	0.15 (0.08)	0.13 (0.04)	0,002
20-29	G	0.67 (0.24)	0.91 (0.31)	0.66 (0.20)	0.81 (0.14)	0.46 (0.06)	0,148
	HD	0.19 (0.15)	0.19 (0.16)	0.15 (0.13)	0.14 (0.08)	(0.09 (0.04)	0,760
	GEN	0.28 (0.15)	0.38 (0.17)	0.18 (0.09)	0.33 (0.10)	0.15 (0.12)	0,017
30-39	G	0.71 (0.37)	0.97 (0.56)	0.57 (0.25)	0.95 (0.44)	0.67 (0.33)	0,009
	HD	0.12 (0.15)	0.22 (0.33)	0.19 (0.19)	0.12 (0.13)	0.12 (0.09)	0,630
	GEN	0.48 (0.27)	0.58 (0.24)	0.28 (0.21)	0.67 (0.24)	0.26 (0.15)	0,555
40-49	G	0.82 (0.31)	1.04 (0.32)	1.05 (0.43)	0.75 (0.41)	0.71 (0.30)	0,185
	HD	0.12 (0.14)	0.07 (0.17)	0.29 (0.29)	0.15 (0.10)	0.12 (0.08)	0,370
	GEN	0.67 (0.29)	0.82 (0.31)	0.55 (0.30)	0.57 (0.40)	0.56 (0.29)	0,021
50-59	G	0.55 (0.28)	0.57 (0.31)	0.66 (0.34)	1.09 (0.76)	0.70 (0.36)	0,557
	HD	0.10 (0.16)	0.03 (0.08)	0.24 (0.24)	0.14 (0.20)	0.06 (0.12)	0,150
	GEN	0.39 (0.23)	0.51 (0.32)	0.24 (0.25)	0.71 (0.45)	0.64 (0.38)	0,220
60-69	G	0.32 (0.37)	0.33 (0.33)	0.65 (0.42)	0.34 (0.24)	0.32 (0.26)	0,320
	HD	-	0.04 (0.11)	0.22 (0.25)	-	-	0,026
	GEN	0.32 (0.37)	0.26 (0.32)	0.28 (0.29)	0.26 (0.15)	0.24 (0.16)	0,620
70-79	G	0.23 (0.29)	0.25 (0.24)	0.39 (0.59)	0.10 (0.22)	0.77 (0.77)	0,782
	HD	0.04 (0.13)	0.10 (0.21)	0.04 (0.13)	-	0.22 (0.25)	0,600
	GEN	0.09 (0.19)	0.15 (0.23)	0.24 (0.38)	0.10 (0.22)	0.44 (0.51)	0,672
80-89		0.18 (0.38)	0.11 (0.23)	0.26 (0.41)	0.45 (0.61)	-	-
90-99	G	-	0.07 (0.22)	0.23 (0.35)	-	0.34 (0.39)	-
100-109		-	-	0.29 (0.61)	0.16 (0.35)	0.20 (0.41)	-
>=110		-	-	0.14 (0.41)	0.24 (0.54)	0.58 (0.68)	-

Anexo 4: Familias reportadas para cada uno de los fragmentos (individuos ≥ 10 cm d.a.p.). 1.8 ha en Rojomaca, Paniagua y Ladrillera3; 1.0 ha en Ladrillera1; 0.8 has en Selva Verde

