

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

**DEFINICIÓN DE TIPOS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS Y  
CARACTERIZACIÓN DE SU RESPUESTA A DIFERENTES INTENSIDADES DE  
PERTURBACIÓN EN UN BOSQUE MUY HÚMEDO TROPICAL  
MESOAMERICANO**

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

*Magister Scientiae* en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y  
Biodiversidad

Por

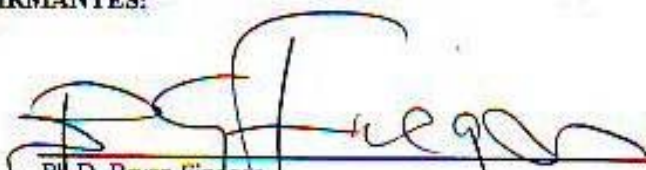
Beatriz Eugenia Salgado Negret

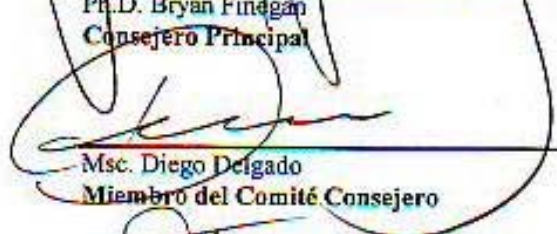
Turrialba, Costa Rica, 2007


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:

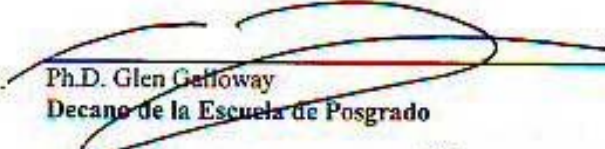
**Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales  
y Biodiversidad**

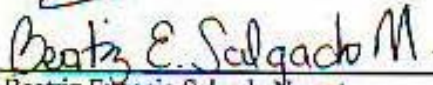
**FIRMANTES:**

  
Ph.D. Bryan Fingán  
Consejero Principal

  
Msc. Diego Delgado  
Miembro del Comité Consejero

  
Ph.D. Fernando Casanoves  
Miembro del Comité Consejero

  
Ph.D. Glen Galloway  
Decano de la Escuela de Posgrado

  
Beatriz Eugenia Salgado Negret  
Candidato

# DEDICATORIA

*A mis papás, Carlis y Dani*

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi consejero principal Bryan Finegan por ser un excelente guía, por los invaluable aportes al documento y sobretodo por las largas discusiones que hicieron de este trabajo un proyecto a futuro. Gracias por su apoyo y por creer en mí.

A Fernando Casanoves por los infinitos análisis y modelos evaluados, por dedicarle más tiempo del establecido a este trabajo, pero sobretodo por su gran apoyo y amistad.

A Diego Delgado por el tiempo dedicado a la revisión de varios borradores y por sus excelentes aportes que enriquecieron el manuscrito.

A Hugo Brenes por las incontables bases de datos que generó, pero sobretodo por su paciencia. Don Hugo no hubiera sido posible sin usted!

A Nelson Zamora en el INBio, por ayudarme con la identificación de los rasgos funcionales y por corregir varias veces la base de datos.

A Gustavo López por que siempre me asesoró en momentos de crisis.

A la Organización Internacional de Maderas Tropicales (ITTO) por el apoyo financiero para realizar esta maestría y el trabajo de investigación.

Al CATIE por el apoyo financiero para cursar la maestría.

A la cátedra de bosques por permitirme trabajar con los datos de las parcelas permanentes de investigación.

Al Instituto Interamericano para el Cambio Global (Supported by the Inter-American Institute for Global Change Research - IAI) CRN 2015 que es apoyado por US National Science Foundation (GrantGEO-0452325).

A mis compañeras de batalla y familia en CATIE Carolina Alcázar, Carolina Useche, Olga Caro, Sonia Ospina y Adriana Cárdenas....no hubiera sido lo mismo sin ustedes.

A mis padres por permitirme soñar libremente, por estar siempre cerca, por sus enseñanzas, por todo mil gracias!

A Carlis y Dani por estar siempre tan cerquita, por estar siempre ahí.

A Leo por la paciencia, por el apoyo, por el cariño, por tantos momentos... por todo! Gracias cielo.

A todas aquellas personas que no he nombrado pero que hicieron parte de este logro. Muchas gracias.

## CONTENIDO

DEDICATORIA .....	III
AGRADECIMIENTOS .....	IV
CONTENIDO .....	V
RESUMEN .....	VIII
SUMMARY .....	X
ÍNDICE DE CUADROS .....	XII
ÍNDICE DE FIGURAS .....	XIV
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivos del estudio .....	2
1.1.1 <i>Objetivo general</i> .....	2
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i> .....	2
2 MARCO CONCEPTUAL .....	4
2.1 Tipos funcionales de las plantas y el funcionamiento ecosistémico .....	4
2.2 Tipos funcionales y su respuesta a la perturbación .....	7
2.3 Tipos funcionales de especies arbóreas.....	11
2.4 Función de las especies raras en los grupos funcionales de especies arbóreas .....	15
2.5 Impacto del manejo forestal en la estructura y composición de los bosques naturales. 16	
2.6 Dinámica temporal de los bosques naturales manejados .....	19
3 BIBLIOGRAFÍA.....	22
4 ARTÍCULO I. ....	26
4.1 Introducción.....	27
4.2 Materiales y métodos.....	32
4.2.1 <i>Área de estudio</i> .....	32
4.2.2 <i>Parcelas permanentes de muestreo</i> .....	34
4.2.3 <i>Rasgos funcionales</i> .....	35
4.2.3.1 Identificación de rasgos funcionales .....	35
4.2.3.2 Estrato.....	36
4.2.3.3 Agente dispersor.....	36
4.2.3.4 Tipo de polinizador .....	37
4.2.3.5 Sistema sexual .....	37

4.2.3.6	Tasa de crecimiento .....	38
4.2.4	<i>Reconstrucción filogenética y mapeo de rasgos funcionales</i> .....	39
4.2.5	<i>Identificación de tipos funcionales de las especies arbóreas</i> .....	39
4.2.6	<i>Distribución de especies raras en los tipos funcionales identificados</i> .....	40
4.3	Resultados .....	40
4.3.1	<i>Identificación de rasgos funcionales</i> .....	40
4.3.1.1	Tasa de crecimiento.....	40
4.3.1.2	Estrato.....	41
4.3.1.3	Rasgos reproductivos .....	42
4.3.2	<i>Interacciones entre rasgos funcionales</i> .....	43
4.3.2.1	Relación entre tasa de crecimiento y estrato .....	43
4.3.2.2	Relación entre tasa de crecimiento y estrato con los rasgos reproductivos dispersión, polinización y sistema sexual .....	45
4.3.2.3	Rasgos reproductivos .....	50
4.3.3	<i>Análisis filogenéticos</i> .....	52
4.3.4	<i>Identificación de tipos funcionales de especies arbóreas</i> .....	54
4.3.5	<i>Proporción de especies raras en los tipos funcionales de especies arbóreas</i> .....	57
4.4	Discusión .....	58
4.4.1	<i>Distribución de los rasgos funcionales en las especies identificadas</i> .....	58
4.4.2	<i>Análisis filogenético</i> .....	62
4.4.3	<i>Identificación de tipos funcionales de especies arbóreas</i> .....	64
4.4.4	<i>Distribución de especies raras</i> .....	70
4.5	Conclusiones .....	73
4.6	Recomendaciones.....	75
4.7	Bibliografía.....	75
ANEXOS .....		81
5	ARTÍCULO II.....	103
5.1	Introducción.....	104
5.2	Materiales y métodos.....	107
5.2.1	<i>Área de estudio</i> .....	107
5.2.2	<i>Parcelas permanentes de muestreo</i> .....	108
5.2.3	<i>Tipos funcionales de especies arbóreas</i> .....	109
5.2.4	<i>Identificación de los tratamientos</i> .....	110
5.2.5	<i>Diseño experimental</i> .....	112
5.3	Resultados .....	113
5.4	Discusión .....	120

5.5	Conclusiones .....	131
5.6	Recomendaciones.....	132
5.7	Bibliografía.....	132

## RESUMEN

En los bosques tropicales, la perturbación afecta directamente la diversidad taxonómica y la diversidad funcional de la cual dependen los procesos ecosistémicos. La complejidad y alta diversidad vegetal en estos bosques hace que muchos autores propongan métodos de agrupación de especies arbóreas de acuerdo a sus rasgos denominados tipos funcionales de plantas (TFP). Este enfoque permite simplificar la alta diversidad taxonómica en un menor número de grupos con similares efectos y respuestas en el ecosistema, permiten la comparación de comunidades con pocas semejanzas taxonómicas y aportan al entendimiento del papel de la biodiversidad en los procesos ecosistémicos. Los objetivos de este estudio fueron (i) identificar los tipos funcionales de especies arbóreas en dos bosques muy húmedos tropicales en Costa Rica, (ii) conocer la distribución de las especies raras en los TFP y (iii) entender su respuesta a la perturbación ocasionada por actividades de manejo forestal. Para el estudio se utilizaron datos de 13-16 años de mediciones de individuos con  $dap \geq 10$  cm en 13 parcelas permanentes de muestreo (PPM) de 1 ha de superficie en 2 bosques bajo aprovechamiento forestal selectivo. Se registraron 317 especies arbóreas y se determinaron cinco rasgos funcionales: tres reproductivos (tipo de dispersión, agente polinizador y sistema sexual) y uno vegetativo (altura del árbol adulto) mediante revisión de información secundaria; y con el análisis de los datos de las PPM se determinó la tasa absoluta de crecimiento diamétrico. Con los rasgos funcionales se realizaron análisis de conglomerados para identificar los TFP, y con análisis de tablas de contingencia se determinó la distribución de las especies raras en los TFP. Los bosques fueron clasificados en tres niveles de perturbación: testigo, baja y alta, y mediante un análisis de varianza se evaluó la respuesta de los TFP en función de la perturbación y el tiempo para las variables: porcentaje de especies e individuos, porcentaje de especies raras e individuos de especies raras, tasa de reclutamiento, tasa de mortalidad y porcentaje de área basal. Los resultados del estudio fueron: (i) se identificaron cinco tipos funcionales con los rasgos estrato y tasa de crecimiento, ya que los rasgos reproductivos estuvieron distribuidos de manera homogénea en todos los TFP y no ayudaron en la separación de los grupos, (ii) la proporción de especies raras difirió entre los TFP, (iii) la tasa de reclutamiento fue la única variable en registrar diferencias estadísticas en función de los periodos de tiempo, (iv) la mayoría de los TFP variaron sus porcentajes de



especies e individuos en función de la perturbación, con excepción del grupo de especies del estrato arbóreo inferior en todas las tasas de crecimiento (TFP-1); los TFP-1 y TFP-2 (estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento muy lenta y lenta) variaron en función de los tratamientos para el porcentaje de especies raras y de área basal; y finalmente (v) los TFP-2 y TFP-3 (estratos arbóreo medio y superior con tasas de crecimiento rápidas) variaron la tasa de reclutamiento y los TFP-1, TFP-2 y TFP-3 variaron la tasa de mortalidad. Este análisis funcional mostró elevada relevancia ecológica y sugirió una flora regional moldeada por altas tasas naturales de recambio, con tipos funcionales que responden a la intensidad de perturbación.

**Palabras clave:** bosque tropical, tipos funcionales de plantas, especies raras, perturbación, dinámica forestal.

## SUMMARY

In tropical forests, disturbance directly affects taxonomic and functional diversity of which eco-systemic processes depend. These forests' high vegetal diversity and complexity makes many authors suggest to group tree species according to their traits, known as plants functional types (PFT). This approach allows simplifying high taxonomic diversity into a lesser number of groups with similar effects and responses within the ecosystem; it also allows comparing communities with little taxonomic similarities and provides knowledge regarding biodiversity's role within the eco-systemic processes. The objectives of this study were: (i) to identify forest species functional types in two very humid tropical forests of Costa Rica, (ii) to know the distribution of rare species within PFTs and (iii) to understand their response to disturbance caused by forest management activities. Data for this study was obtained from measures taken during a period of 13 to 16 years to individuals showing dbh  $\geq$  10 cm in 13 permanent sampling plots (PSP) of 1 ha in two forests under selective forest exploitation. Through secondary information review, 317 tree species were registered and five functional traits were determined: three reproductive (dispersion type, pollination agent and sexual system) and one vegetative (height of adult tree); and by using the PSP data analysis, the absolute diametric growth rate was determined. Using functional traits, conglomerate analysis were conducted to identify PFT, and by using contingency charts analysis, rare species distribution within PFTs was determined. Forests were classified into three disturbance levels: check, low and high and through a variance analysis, PFTs response was evaluated in terms of disturbance and variables time: species and individuals percentage, rare species and their individuals percentage, recruiting rate, mortality rate and basal area percentage. Results of this study were (i) five functional types were identified showing stratum and growth rate traits, since reproductive traits were homogeneously distributed in all PFTs and did not help to separate groups, (ii) rare species proportion differed between PFTs, (iii) recruitment rate was the only variable showing statistical differences in terms of time periods, (iv) most PFTs varied their species and individuals percentage in regards to disturbance, with the exception of species group from the inferior tree stratum for all growth rates (PFT-1). PFT-1 and PFT-2 (medium tree strata with very slow and slow growth rates) varied in terms of rare species percentage treatments and basal area; and finally (v) PFT-2 and PFT-3 (medium and upper tree strata with fast growth rates) varied the recruitment rate and

PFT-1, PFT-2 and PFT-3 varied their mortality rate. This functional analysis showed high ecological relevance and suggested a regional flora molded by high natural rates change with functional types responding to disturbance intensity.

**Keywords:** tropical forest, plants functional types, rare species, disturbance, forest dynamics.

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Asociación entre algunos rasgos funcionales de las plantas y distintas condiciones de perturbación.....	10
Cuadro 2. Valores medios de los parámetros de incremento diamétrico anual (mediana, primer cuartil y tercer cuartil en mm/año) usados en la formación de los grupos. ....	41
Cuadro 3. Número y porcentaje de especies en cada estado de rasgo funcional en los bosques de La Tirimbina y Corinto .....	42
Cuadro 4. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico $\chi^2$ y valores p entre los mecanismos de dispersión y polinización con los estratos.....	48
Cuadro 5. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico $\chi^2$ y valores p entre los mecanismos de dispersión y polinización con las tasas de crecimiento.....	49
Cuadro 6. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico $\chi^2$ y valores p entre los rasgos funcionales y las familias y géneros.....	52
Cuadro 7. Tipos funcionales de especies arbóreas identificados usando análisis de conglomerados con los rasgos estrato y tasa de crecimiento en La Tirimbina y Corinto.....	55
Cuadro 8. Prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para los cinco tipos funcionales identificados con los rasgos estrato y tasa de crecimiento .....	56
Cuadro 9. Distribución de los mecanismos de dispersión en los TFP identificados con los rasgos funcionales estrato y tasa de crecimiento.....	56
Cuadro 10. Porcentaje de especies catalogadas como comunes y raras en los cinco tipos funcionales de especies arbóreas en Tirimbina y Corinto .....	58
Cuadro 11. Índices de diversidad para los tipos funcionales de plantas.....	115
Cuadro 12. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm EE$ ) para el porcentaje de especies, individuos, especies raras e individuos raros en función de los tratamientos, los periodos de tiempo y sus interacciones .....	116
Cuadro 13. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm EE$ ) para el porcentaje de área basal, tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad en función de los tratamientos, los periodos de tiempo y sus interacciones .....	118

Cuadro 14. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm$ EE) para la tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad en función de los periodos de tiempo de los TFP-1 y TFP-4.....	118
Cuadro 15. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm$ EE) de las variables tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad en el periodo total de tiempo para los TFP en función de los tratamientos .....	120

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización geográfica del bosque muy húmedo tropical La Tirimbina y Corinto al noreste de Costa Rica. ....	33
Figura 2. Esquema de la disposición de las parcelas permanentes evaluadas en el bosque primario en La Tirimbina y en Corinto. ....	35
Figura 3. Proporción de especies en cada grupo de incremento diamétrico pertenecientes a las diferentes categorías de estrato: a) análisis con la totalidad de las especies. b) análisis sin especies raras ( $\leq 3$ individuos). c) análisis sin especies raras ( $\leq 13$ individuos). ....	44
Figura 4. Análisis de correspondencia entre tasa de crecimiento y estrato. ....	45
Figura 5. Proporción de especies según: a) sistema sexual; b) agente polinizador; c) agente dispersor para cada grupo de incremento diamétrico (columna 1) y estrato (columna 2). ....	46
Figura 6. Análisis de correspondencias entre los estratos y los rasgos reproductivos. ....	47
Figura 7. Análisis de correspondencias entre las tasas de crecimiento y los rasgos reproductivos. ....	50
Figura 8. Distribución de: a) síndromes de polinización y b) síndromes de dispersión entre los sistemas sexuales. ....	51
Figura 9. Análisis de correspondencias entre los rasgos reproductivos. ....	51
Figura 10. Localización geográfica del bosque húmedo tropical La Tirimbina y Corinto al noreste de Costa Rica. ....	108
Figura 11. Parcelas permanentes evaluadas en el bosque primario en La Tirimbina y Corinto. ....	109
Figura 12. Curvas rango – abundancia para los TFP. a) TFP-1; b) TFP-2; c) TFP-3; d) TFP-4; e) TFP-5. ....	114
Figura 13. Respuesta de los TFP en función de los tratamientos para: a) porcentaje de especies; b) porcentaje de individuos; c) porcentaje de especies raras; d) porcentaje de individuos raros. ....	117
Figura 14. Respuesta de los TFP en función de los tratamientos para el porcentaje de área basal. ....	119

Figura 15. Respuesta de los TFP en función de los tratamientos para: a) tasa de reclutamiento; b) tasa de mortalidad en el periodo total de tiempo. .... 120

# 1 INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos que se encuentran sujetos a la influencia de diversos procesos ambientales (Scatena 2002), y se caracterizan por su alta diversidad  $\alpha$  y por la presencia de pocas especies dominantes y gran cantidad de especies catalogadas como escasas o raras a escala local (Hubbell y Foster 1986, Lieberman y Lieberman 1994). Existen diversas hipótesis que intentan explicar la alta diversidad de estos ecosistemas, siendo la hipótesis de perturbación intermedia (Connell 1978) una de las más aceptadas, la cual postula que las perturbaciones a frecuencias e intensidades intermedias ayudan a evitar la exclusión competitiva, permitiendo la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ambientales, lo cual probablemente también estaría promoviendo la diversidad funcional de la cual dependen los procesos ecosistémicos.

En la actualidad es prácticamente un consenso, que la diversidad determina el funcionamiento ecosistémico debido a tres razones principales: comunidades con mayor diversidad de especies tienen más posibilidades de tener rasgos dominantes particularmente importantes, tienen mayor rango de los rasgos funcionales por lo que pueden usar la totalidad de los recursos (complementariedad) y tienen mayores probabilidades de tener interacciones facilitativas que las comunidades menos diversas (Petchey 2000). Según esto, queda claro que la diversidad taxonómica no es la que determina el funcionamiento ecosistémico sino su diversidad funcional (Díaz y Cabido 2001) entendiéndose esta como el rango y valor de los rasgos de los organismos que influyen las propiedades ecosistémicas (Tilman 2001).

Teniendo en cuenta lo dicho anteriormente, para entender la respuesta de las comunidades a la perturbación se debe utilizar una perspectiva funcional, en la cual los tipos funcionales de plantas son una medida ampliamente aceptada (Díaz y Cabido 2001). Estos tipos funcionales se caracterizan por tener atributos biológicos comunes que correlacionan su comportamiento denominados rasgos funcionales, los cuales son caracteres específicos y/o rasgos fenológicos de las especies que están asociados con un determinado proceso o propiedad ecosistémica (Naeem y Wright 2006) y son importantes para la respuesta de las especies al ambiente (Díaz y Cabido 2001).



Los tipos funcionales de plantas (TFP) pueden ser definidos como conjuntos de especies que responden de manera similar a las condiciones ambientales y producen un efecto similar en el ecosistema (Díaz y Cabido 1997, Lavorel *et al.* 1998, Lavorel y Garnier 2002), los cuales representan un avance en los estudios ecológicos debido a que permiten resumir la alta diversidad de especies en un número reducido de grupos con comportamientos similares ante determinados factores, comparar floras y comunidades con pocas semejanzas taxonómicas, pero lo más importante es que permite entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos (Díaz *et al.* 2002).

Los análisis funcionales unidos a los datos sobre la dinámica (reclutamiento, mortalidad, crecimiento) a largo plazo de las especies arbóreas analizados en esta investigación se plantean como un avance hacia el conocimiento del comportamiento ecológico de los bosques tropicales y sobre todo hacia el entendimiento de la respuesta de las comunidades arbóreas a la perturbación. El objetivo de esta investigación fue identificar tipos funcionales de especies arbóreas en dos bosques muy húmedos tropicales del noreste de Costa Rica y evaluar su respuesta a diferentes intensidades de perturbación.

## **1.1 Objetivos del estudio**

### ***1.1.1 Objetivo general***

Evaluar la respuesta de la flora arbórea de un bosque húmedo tropical en función de tipos funcionales y de la variación temporal de su dinámica a diferentes intensidades de perturbación.

### ***1.1.2 Objetivos específicos***

Identificar tipos funcionales de las especies arbóreas presentes en un bosque muy húmedo tropical sujeto a diferentes intensidades de perturbación ocasionadas por actividades de manejo forestal.

Determinar la proporción de las especies raras en los tipos funcionales identificados a diferentes intensidades de perturbación e identificar rasgos asociados a la rareza.

Determinar la variación en la abundancia, riqueza y área basal, de los tipos funcionales identificados, en relación al tiempo y a las diferentes intensidades de perturbación.

Determinar la variación en la abundancia y riqueza de especies raras de los tipos funcionales identificados, en relación al tiempo y a las diferentes intensidades de perturbación.

Conocer el reclutamiento y mortalidad, de los tipos funcionales identificados, en relación al tiempo y a las diferentes intensidades de perturbación.

## 2 MARCO CONCEPTUAL

### 2.1 Tipos funcionales de las plantas y el funcionamiento ecosistémico

Se sabe que las especies responden de manera individual a los cambios ambientales, pero dada la complejidad y diversidad de los sistemas naturales, muchos autores han sugerido la clasificación de la vegetación en tipos funcionales (Díaz y Cabido 1997, Díaz *et al.* 1999, Nygaard y Ejrnaes 2004), los cuales reducen la enorme complejidad de especies individuales y necesidades poblacionales en un pequeño número de patrones generales (Díaz y Cabido 1997). Los tipos funcionales de plantas (TFP) pueden ser definidos como grupos de especies que tienen similar funcionamiento a nivel del organismo, similar respuesta a los factores ambientales y/o similar papel (o efectos) en el ecosistema (Grime 2001, Lavorel y Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003). Los grupos se pueden dividir en: i) *tipos funcionales efecto*, que son grupos de especies con similar efecto en una o varias funciones ecosistémicas; y ii) *tipos funcionales respuesta*, que son grupos de especies con respuestas similares a factores ambientales particulares (Lavorel y Garnier 2002).

A pesar de la existencia de estas clasificaciones, Lavorel y Garnier (2002) afirman que los rasgos funcionales pueden simultáneamente explicar los efectos ecosistémicos como ciclos biogeoquímicos y la respuesta de las plantas a factores bióticos, es decir, un rasgo otorga información de la función que desempeña en el ecosistema, y de su respuesta ante un determinado factor ambiental. Ejemplo de esto es la profundidad de las raíces de las plantas, este rasgo puede ser una adaptación al fuego (a mayor profundidad de las raíces, las plantas tienen más posibilidades de sobrevivir al fuego) y su función ecosistémica es la de captar nutrientes (las raíces superficiales absorben nutrientes y carbono provenientes de la descomposición de la materia orgánica). En este sentido es importante tener claro que aunque las especies individuales están en áreas con un determinado gradiente ambiental no necesariamente exhiben valores de rasgos similares, es decir, diferentes tipos funcionales de plantas pueden coexistir (Westoby *et al.* 2002).

Existen dos formas para identificar los TFP: i) los métodos *a priori*, en donde la definición de los grupos es previa al estudio en cuestión, y se basan en un grupo muy

reducido de caracteres, como es el caso de las agrupaciones de especies en gramíneas con mecanismos fotosintéticos C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y leguminosas; y ii) los métodos *a posteriori*, los cuales se basan en la recolección de información de diferentes rasgos funcionales relacionados con el proceso ecosistémico de interés y la posterior identificación de los TFP (Díaz y Cabido 1997).

Estos TFP son determinados teniendo en cuenta los rasgos funcionales, para los cuales existen diferentes clasificaciones. Por un lado se destaca la clasificación de rasgos vegetativos que son el tamaño, longevidad y composición química, que tienden a estar asociados con los procesos ecosistémicos *in situ* (productividad, ciclo de nutrientes); y los regenerativos, el modo de dispersión y la persistencia de las semillas, los cuales determinan la estabilidad, recolonización después de las perturbaciones y la migración en el paisaje (Díaz *et al.* 1999). Otra clasificación es la que divide los rasgos en fáciles de medir (*soft traits*), los cuales hacen referencia a aquellos que no representan estrictamente una función de la planta, sino que son características de relativa facilidad de medición u observación y que están estrechamente relacionadas con algún aspecto funcional, fisiológico o ecológico, por ejemplo la arquitectura del dosel o la profundidad de las raíces; y rasgos fisiológicos (*hard traits*) que generalmente son menos accesibles pero que presentan un papel funcional directo como la tasa de crecimiento o la tasa fotosintética (Hodgson *et al.* 1999). Es importante aclarar que estas clasificaciones son artificiales, pues la facilidad con que se mide un determinado rasgo funcional es subjetiva.

Los rasgos funcionales y sus interacciones son los que están influenciando los procesos ecosistémicos, más que el número de especies *per se* (Tilman *et al.* 1997); por lo tanto, es la diversidad funcional la que afecta en el corto plazo la dinámica de los recursos y en el largo plazo la estabilidad de los ecosistemas (Díaz y Cabido 2001), siendo el número de tipos funcionales la medida dominante de la diversidad funcional (Tilman *et al.* 1997). Teniendo en cuenta esto, la marcada reducción o pérdida de un grupo funcional, al igual que la incorporación de especies pertenecientes a un nuevo grupo para ese sistema, podría tener un gran impacto en su funcionamiento y generar cambios drásticos en los diferentes procesos ecosistémicos (Walker *et al.* 1999, Díaz y Cabido 2001), lo que significa que en el momento de decidir qué conservar, se debería tener en cuenta los tipos funcionales más que a las especies individuales.

El término estabilidad hace referencia a la permanencia del ecosistema cerca al equilibrio (Gunderson 2000), y es el que caracteriza cualitativamente la respuesta a la perturbación (¿el sistema retorna a su estado original después de la perturbación o no?) (Neubert y Caswell 1997). Un componente de la estabilidad ecológica es la resiliencia, que significa la velocidad con que un ecosistema retorna su estado original después de una perturbación (Stone *et al.* 1996). Díaz y Cabido (2001) afirman que la resiliencia y resistencia de los ecosistemas están fuertemente influenciadas por los rasgos de las especies de plantas dominantes; por ejemplo, comunidades de rápido crecimiento tienden a tener mayor resiliencia y menor resistencia, y lo opuesto se observa en las comunidades dominadas por especies de crecimiento lento.

Relacionando la resiliencia y los tipos funcionales se destaca el trabajo de Walker *et al.* (1999), quienes afirman que algunos grupos de especies dominantes y menores son funcionalmente similares en el ecosistema, y que esta similitud proporciona resiliencia contra las perturbaciones o variaciones ambientales. Así, las especies que dominan bajo determinadas condiciones ambientales sirven para mantener el funcionamiento ecosistémico bajo esas condiciones, mientras que las especies menores serán funcionalmente similares a las dominantes pero tendrán diferentes tolerancias y requerimientos ambientales, por lo tanto son las que hacen resilientes los ecosistemas manteniendo su funcionamiento bajo condiciones cambiantes (Walker *et al.* 1999).

Siguiendo con las relaciones entre diversidad funcional y estabilidad ecosistémica, es importante entender dos conceptos: “redundancia funcional” y “seguro funcional”. El primer concepto se refiere cuando las especies de un mismo grupo funcional cumplen una misma función ante una determinada situación y la desaparición de alguna no afecta los procesos ecosistémicos, debido a que las especies restantes compensan su ausencia; el segundo concepto se refiere a la mayor variación en cuanto a la respuesta de las especies en una comunidad y la mínima riqueza de tipos funcionales requerida para brindarle resiliencia a un ecosistema; en este caso se espera que la riqueza funcional contribuya con el efecto de aseguramiento, debido a que a mayor diversidad funcional hay un incremento en las probabilidades de que una especie responda diferencialmente a las condiciones variables y a la perturbación (Díaz y Cabido 2001).

La simplificación de las especies en tipos funcionales es ventajosa para el modelamiento predictivo de las respuestas de la vegetación a cambios generados por el hombre en el ambiente. Además, proporciona un acercamiento importante para entender la respuesta de la vegetación a factores ambientales, y de esta manera tener las herramientas necesarias para generar estrategias de manejo y conservación de los bosques naturales.

## **2.2 Tipos funcionales y su respuesta a la perturbación**

Uno de los principales objetivos de la identificación de los tipos funcionales es identificar su respuesta a los diferentes cambios ambientales, siendo la perturbación un factor clave que influencia la dinámica, composición y estructura de los ecosistemas. La perturbación en términos generales es definida como un evento relativamente discreto que genera un cambio en la estructura física del ambiente (Clark 1990), y como una rápida liberación o reubicación de los recursos del ecosistema (Sheil y Burslem 2003), cuya intensidad influencia el grado de recuperación de la diversidad florística (Asquith 2002).

La perturbación cumple un papel fundamental en el mantenimiento de la dinámica y de la diversidad de los ecosistemas, siendo la hipótesis de perturbación intermedia una de las más aceptadas (Asquith 2002). Esta hipótesis, propuesta por Connell en 1978, explica cómo en los bosques tropicales se evita la exclusión competitiva (en donde los competidores superiores llevan a los inferiores a la extinción), indicando que fuertes perturbaciones dirigen el ecosistema a la pérdida de especies de etapas sucesionales tardías, y las bajas intensidades de perturbación llevan a la exclusión de especies adaptadas a la colonización de sitios iluminados, por lo tanto un régimen de perturbación intermedio permite la coexistencia de todas las especies (Sheil y Burslem 2003). En este sentido es importante tener en cuenta que existen factores como la intensidad, la localización y el tiempo de creación de la perturbación que pueden influenciar la dispersión de las semillas, sobrevivencia, germinación y probabilidades de persistencia que determinan la regeneración local (Sheil y Burslem 2003).

Cuando se quiere estudiar la influencia de la perturbación en la dinámica de la vegetación, generalmente se utiliza la forma de crecimiento de la planta por ser un rasgo sensible a disturbios, además de estar relacionado con otras características fisiológicas y

morfológicas más complejas representando un papel mayor en la respuesta de las plantas a la perturbación (McIntyre *et al.* 1995). Otros rasgos importantes para el mantenimiento y/o establecimiento de las plantas después de la perturbación son el tipo de polinizador, tipo de dispersión de las semillas, reproducción vegetativa y tasa de crecimiento.

Cornelissen *et al.* (2003) afirman que la clasificación de las especies de plantas terrestres basándose en su función es la forma más eficaz para responder preguntas ecológicas a diferentes escalas (ecosistemas, paisajes o biomas), y estas preguntas incluyen las respuestas de la vegetación a diferentes cambios ambientales. Para el caso de la perturbación, donde se incluyen los procesos que destruyen la biomasa de las plantas como el fuego, las tormentas, las inundaciones, los derrumbes, entre otras, estos autores proponen 15 rasgos (Cuadro 1). A pesar que los rasgos propuestos por Cornelissen *et al.* (2003) son una clasificación general asociada con las respuestas a cualquier tipo de perturbación, estudios más detallados muestran que algunos atributos de las plantas son específicos a tipos particulares de perturbación (Lavorel *et al.* 1998, Grime 2001). Un ejemplo de esto es el área foliar específica, que es un rasgo que integra la inversión de la planta en el crecimiento contra el almacenamiento, y ha sido propuesto junto a la altura de las plantas, como rasgos importantes para evaluar la respuesta a la perturbación (Díaz *et al.* 2001).

Existen diversos estudios que han identificado tipos funcionales en respuesta a diferentes perturbaciones, por ejemplo respuestas a perturbaciones en suelos, pastoreo e inundaciones (McIntyre *et al.* 1995), variaciones climáticas a nivel de altitud y precipitación (Díaz y Cabido 1997), manejo de bosques naturales (Finegan *et al.* 1999), perturbación natural y artificial del suelo (Lavorel *et al.* 1998, Bullock *et al.* 2001), invasión de hierbas (Symstad 2000), respuesta al pastoreo (Díaz *et al.* 2001, McIntyre y Lavorel 2001, Sternberg *et al.* 2003), disponibilidad de recursos y perturbación en paisajes urbanos (Kleyer 2002), fuego (Bradstock y Kenny 2003) y diferentes niveles de herbicida en pasturas fértiles templadas (Louault *et al.* 2005).

Independientemente del tipo de perturbación al que sea sometido un sistema, la comunidad empieza un periodo de recuperación, y la tasa con la que se recupera depende de las características de la perturbación, es decir del tipo, frecuencia e

intensidad. Es evidente que los diferentes tipos de perturbación son claves en la recuperación de un ecosistema, no es lo mismo que en el bosque se caigan algunos árboles a causa del viento o la pendiente, a que un incendio acabe con el rodal, pues esta perturbación causaría daños mucho más severos a nivel de la regeneración y los ciclos de nutrientes. Por otro lado, la frecuencia puede tener importantes consecuencias para la composición y estructura del bosque, por ejemplo, altas tasas de perturbación desfavorecen a las especies arbóreas y hacen que la dominancia de la comunidad cambie a formas de vida herbáceas y arbustivas, de rápido crecimiento, vida corta y con temprana reproducción; esta distribución temporal de la perturbación es más importante a nivel del paisaje que a nivel local, debido a que determina la sincronía de los procesos de regeneración que ocurren en un área amplia, y el nivel de sincronía del crecimiento es importante debido a las estrechas relaciones entre la dinámica de la población arbórea y los cambios ecosistémicos en biomasa y producción (Pickett y White 1985).

La intensidad afecta el desarrollo de la vegetación, siendo más lenta cuando está sometida a intensidades de perturbación altas; generalmente los individuos que crecen después de la perturbación están presentes en el momento de la perturbación como plántulas, como semillas en el suelo o como semillas recién dispersadas en el área, y la severidad de esa perturbación es la que determina cual de esas estrategias tendrá mayor éxito. Por ejemplo las fuertes perturbaciones eliminarán las plántulas pero las semillas vivirán en el suelo (Pickett y White 1985). La intensidad de perturbación también puede medirse como el efecto en el funcionamiento ecosistémico, la principal influencia se da en las propiedades del suelo y a largo plazo en los ciclos de nutrientes; por ejemplo, fuegos intensos pueden volatilizar mucho nitrógeno, causar erosión severa y disminuir fuertemente la productividad primaria del sitio (Pickett y White 1985).

Teniendo en cuenta los párrafos anteriores, queda clara la importancia de caracterizar la perturbación para facilitar el entendimiento de su influencia en los diferentes procesos ecosistémicos y sobre todo en la respuesta de los tipos funcionales a estos cambios. Pero es importante recordar que las perturbaciones generan disminución de la abundancia de muchas especies y en algunos casos extinciones locales, por lo cual es urgente entender las relaciones entre la abundancia de las especies y los tipos funcionales identificados.



Cuadro 1. Asociación entre algunos rasgos funcionales de las plantas y distintas condiciones de perturbación

McIntyre <i>et al.</i> (1995)	Lavorel <i>et al.</i> (1998)		Westoby (1998) - LHS	Pausas y Lavorel (2003) - IPCD	Cornelissen <i>et al.</i> (2003)	Louault <i>et al.</i> (2005)
Forma de vida	Morfología	Estructura del dosel	Área específica de la hoja (SLA)	Capacidad de rebrote Palatabilidad (espinas, toxicidad)	Individuo completo	Longitud hoja Área lámina foliar Biomasa fresca lámina foliar
		Altura del dosel				
Unidad morfológica dispersada	Regeneración	Extensión lateral	Altura del dosel	Persistencia de propágulos (semillas y/o frutos)	Hojas	Peso seco lámina foliar Materia seca de la hoja Contenido N y C foliar
		Historia de vida		Capacidad competitiva Respuesta competitiva: tolerancia a la sombra Efecto competitivo: Altura de las plantas adultas	Ramas y Bajo el suelo	Densidad de ramas Espesor rama Distribución raíces Estrategia captura nutrientes
Capacidad reproducción vegetativa		Biomasa de las semillas	Capacidad de dispersión: rasgos morfológicos de la semilla (tamaño, forma); tipo de dispersión.		Regeneración	Modo de dispersión Tamaño y forma propágulos Biomasa semillas Capacidad de rebrote

## 2.3 Tipos funcionales de especies arbóreas

En años recientes han incrementado los estudios sobre tipos funcionales de especies arbóreas y su respuesta a los diferentes cambios ambientales, por ejemplo la respuesta de los TFP al cambio climático (Condit *et al.* 1996, Díaz y Cabido 1997, Jiang *et al.* 1999, Wang y Ni 2005), manejo forestal (Finegan *et al.* 1999, Skov 2000, Verburg y van Eijk-Bos 2003) y perturbación generada por la aplicación de sustancias químicas, tala, quema entre otras (Kleyer 1999, Müller *et al.* 2007).

En la actualidad muchas investigaciones han tratado de entender cuál es el impacto que genera el cambio climático en el funcionamiento de los ecosistemas y sobre todo cuál es la respuesta de las especies de plantas a estas alteraciones ambientales. Condit *et al.* (1996) clasificaron las especies en TFP basándose en la demografía (mortalidad, crecimiento y tendencia a colonizar claros, analizando el paradigma pioneras/tolerantes a la sombra), forma de crecimiento, fenología (decíduas / no decíduas y tiempo de vida de la hoja) y requerimientos de humedad, con el objetivo de evaluar la respuesta de los TFP al cambio climático (período de sequía) en Barro Colorado (Panamá). Estos autores no encontraron cambios sobre la estructura del bosque, ni densidad de árboles, ni proporción de especies deciduas, ni proporción de especies del sotobosque; aunque sí registraron disminución en la densidad total de las especies pioneras pero el cambio no fue consistente en el tiempo. El único cambio importante fue que las especies demandantes de humedad disminuyeron en abundancia relativa en comparación con las especies tolerantes a la sequía (Condit *et al.* 1996).

Por otro lado Jiang *et al.* (1999) identificaron ocho tipos funcionales utilizando como criterio principal la forma de crecimiento, y evaluaron la fotosíntesis neta, la transpiración, la conductancia estomática, la concentración interna de CO<sub>2</sub> y la eficiencia en el uso del agua en 215 especies en un gradiente de precipitación en China. Los autores encontraron que las hierbas en las sabanas presentaron las mayores tasas de fotosíntesis neta y las hierbas del bosque las menores, la transpiración fue menor en las hierbas de sabanas y la menor en los arbustos del bosque. Los TFP arbóreos del bosque presentaron menor fotosíntesis neta, transpiración, conductancia estomática que los TFP de las sabanas, mientras que la eficiencia

en el uso del agua fue mayor en los TFP arbóreos del bosque que en las hierbas y arbustos del desierto (Jiang *et al.* 1999).

Wang y Ni (2005) identificaron ocho tipos funcionales teniendo en cuenta rasgos vegetativos, regenerativos, fenológicos y fisiológicos en un transecto en China, y evaluaron tres funciones ecosistémicas: productividad, almacenamiento de carbono y fotosíntesis. Los resultados indicaron que algunos rasgos funcionales como la forma de vida y la tasa fotosintética fueron importantes para la separación de las especies en tipos funcionales. Por otro lado, teniendo en cuenta la tasa de recambio de los TFP a lo largo del transecto se encontró que las propiedades ecosistémicas como la productividad y el almacenamiento de carbono disminuyeron mientras que la fotosíntesis incrementó asociado al incremento de la evapotranspiración, sugiriendo que el recambio de los grupos generó cambios en el funcionamiento ecosistémico.

Otros autores han estudiado la respuesta de los TFP a la perturbación generada por el manejo forestal, por ejemplo en Costa Rica Finegan *et al.* (1999) identificaron 17 TFP basándose en la tasa de crecimiento y la altura total de 106 especies arbóreas. Los incrementos diamétricos del grupo de especies de crecimiento lento, pertenecientes en su mayoría al dosel bajo y medio, fueron cerca de 1 mm, mientras que las especies de crecimiento rápido, que fueron de dosel superior y emergentes en su totalidad especies pioneras, incrementaron cerca de 16 mm. Los tratamientos silviculturales presentaron mayor porcentaje de especies pertenecientes a los grupos de crecimiento moderado, rápido y muy rápido que las parcelas control, y el grupo de crecimiento rápido fue exclusivo de las parcelas con tratamiento forestal. Los grupos de muy rápido crecimiento presentaron altas proporciones de árboles con copas bien formadas e iluminadas y una distribución diamétrica irregular con relativamente pocos individuos en las clases diamétricas más pequeñas (Finegan *et al.* 1999).

Por otro lado, Skov (2000) estudió la influencia del “vecindario” (composición y estructura de los hábitats que rodean las parcelas evaluadas) sobre la distribución de los atributos funcionales de las plantas en dos bosques manejados en Dinamarca, y mediante los árboles de regresión determinó cinco TFP basándose en cuatro rasgos funcionales: forma de vida y altura de la planta como rasgos vegetativos y el modo de dispersión y polinización como rasgos regenerativos. Verburg y van Eijk-Bos (2003) determinaron cinco TFP basándose en la densidad de madera (maderas suaves, medio duras y duras) y la altura total (sotobosque, sub

dosel y dosel), y estudiaron su comportamiento en bosque primario y en otro expuesto al manejo forestal por un periodo de 20 años. Dos años después del aprovechamiento forestal los TFP con especies de maderas suaves del sotobosque y sub dosel duplicaron en tamaño los bosques primarios en las clases diamétricas inferiores, pero después de 10 años estos TFP disminuyeron el número de individuos en ambos tipos de bosque; además, en la clase diamétrica >60 cm, las especies de madera suave estuvieron casi ausentes en los bosques manejados, mientras que estas especies en los bosques primarios fueron constantes en el tiempo para las clases diamétricas entre 15 y 50 cm (Verburg y van Eijk-Bos 2003).

Existen otros estudios realizados con otros tipos de perturbación, como el realizado por Kleyer (1999), quien evaluó la distribución de tipos funcionales de plantas teniendo en cuenta un gradiente de perturbación y la disponibilidad de recursos del suelo en Alemania, identificando en total 30 grupos basándose en 19 rasgos funcionales relacionados con la dispersión, la germinación, la expansión vegetativa, la reproducción y la regeneración vegetativa. Kleyer (1999) encontró que las plantas con amplio rango de dispersión se concentraron en sitios con intensidades de perturbación altas o bajas, mientras que en sitios con perturbaciones intermedias y de baja a mediana disponibilidad de recursos del suelo predominaron las especies con pequeño rango de dispersión; además, la diversidad de tipos funcionales con rasgos similares fue mayor en sitios con intensidades de perturbación intermedias. Por otro lado, Müller *et al.* (2007) identificaron TFP con el objetivo de evaluar cuales de ellos lograban establecerse en las zonas de pasturas generadas por fuego en áreas aledañas al bosque, y cuales estaban relacionados con la dinámica a corto plazo en áreas de pastura. En total se identificaron nueve tipos funcionales, en donde la capacidad de rebrote fue el rasgo funcional que caracterizó a las especies capaces de colonizar las pasturas. Los arbustos pequeños muy ramificados dominaron las áreas recientemente quemadas (3 meses a 1 año) los cuales fueron reemplazados por arbustos grandes de un único eje, y la diversidad de tipos funcionales fue mayor en los bordes del bosque que en su interior o en las pasturas (Müller *et al.* 2007).

Es interesante notar que muchos autores han utilizado la clasificación de las especies en grupos ecológicos (pioneras/tolerantes a la sombra) como un rasgo funcional válido para determinar los TFP. Estos grupos ecológicos simplifican características de las especies y revelan patrones generales relacionados con la regeneración, el crecimiento y el desarrollo a lo largo de la historia de vida de las mismas (Swaine y Whitmore 1988), pero muchos autores la

consideran una clasificación arbitraria porque afirman que las especies no pueden ser clasificadas en grupos cerrados, todas ocupan un rango de luminosidad diferente permitiendo ordenarlas en un gradiente según sus preferencias lumínicas (Clark *et al.* 1992). Por ejemplo, Metzger (2000) clasificó las especies de once fragmentos de bosque en Brasil de acuerdo a su tolerancia a la sombra (tolerantes, intermedias, intolerantes) y a su agente dispersor (anemocoria, zoocoria y barocoria), con el objetivo de explorar su relación con la estructura del paisaje. La naturaleza de las relaciones entre los grupos y la estructura del paisaje cambió de acuerdo al grupo funcional, en donde las especies tolerantes a la sombra estuvieron particularmente influenciadas por la conectividad entre los fragmentos, las especies con dispersión zoocora fueron sensibles a grandes escalas mientras que las especies con dispersión barocora respondieron principalmente a escalas finas. Por otro lado, Condit *et al.* (1996) afirmaron que la dicotomía pioneras/tolerantes a la sombra es útil para describir el comportamiento demográfico de las especies arbóreas, y encontraron que las pioneras son un grupo funcional simple caracterizado por especies de rápido crecimiento, demandantes de luz, con altas tasas de recambio de las hojas, mientras que las tolerantes a la sombra formaron un grupo complejo, donde las especies presentaron hojas de larga o corta vida, demandantes o no de humedad, y deciduas o no. Los autores reconocieron que rasgos como la dispersión de las semillas o la respuesta a la perturbación habrían logrado separar los TFP y obtener respuestas más claras al cambio climático.

Es importante mencionar que muchas de las investigaciones realizadas con especies arbóreas han utilizado pocos rasgos funcionales (menos de cuatro) (Finegan *et al.* 1999, Metzger 2000, Skov 2000, Verburg y van Eijk-Bos 2003) y la mayoría de los autores han reconocido que la inclusión de otros rasgos lograría obtener respuestas más claras de los TFP a las diferentes perturbaciones, pero sobre todo generaría la posibilidad de extrapolar los datos a zonas de vida similares y realizar predicciones acerca del comportamiento de la comunidad ante futuros impactos. El éxito del enfoque de los tipos funcionales de plantas depende en su mayor parte de la escogencia de rasgos que estén involucrados con el tipo de perturbación estudiado, pero el poco conocimiento sobre la fisiología y dinámica de las comunidades boscosas (alta diversidad de especies y de respuestas ante una perturbación), y por otro lado los elevados costos (tiempo y dinero) han complicado los análisis.

## **2.4 Función de las especies raras en los grupos funcionales de especies arbóreas**

La mayoría de investigaciones con grupos funcionales de plantas se ha realizado con aquellas especies dominantes, debido a que son una buena representación del ecosistema estudiado (Cornelissen *et al.* 2003); además la falta de recursos económicos y logísticos ha limitado a los investigadores a trabajar con pocas especies, limitando así el entendimiento de las especies raras en el funcionamiento ecosistémico.

Las especies consideradas raras cubren un amplio espectro de abundancia y distribución, y existen diferentes clasificaciones. Rabinowitz (1981) menciona siete formas de rareza especificando diferencias dicotómicas en la abundancia local (alta/baja), rango geográfico (amplio/estrecho) y especificidad de hábitat (amplio/estrecho), la cual a pesar de ser una clasificación ampliamente aceptada, no identifica los atributos que determinan las diferencias demográficas entre especies (Bevill y Louda, 1999). Miller (1986) afirma que la rareza puede ser definida con relación a la variabilidad de sitios donde las especies pueden existir (escasez de sitios), o con relación a la distribución y abundancia de los individuos.

Otros autores que trataron de describir la rareza de las especies fueron Fiedler y Ahouse (1992), quienes propusieron cuatro clases de rareza de plantas, basadas en diferencias dicotómicas referentes a la distribución espacial (amplia/estrecha) y la longevidad (corta/larga): i) estrecha distribución con poblaciones grandes; ii) estrecha distribución con poblaciones pequeñas; iii) amplia distribución con poblaciones grandes; y iv) amplia distribución con poblaciones pequeñas. Desafortunadamente los datos referentes a la longevidad son generalmente escasos, lo que ha limitado el uso de este sistema. Finalmente Murray *et al.* (1999) definieron las especies raras como aquellas que presentan baja abundancia a través de su rango geográfico.

La variedad de definiciones evidencian la existencia de diversos tipos de rarezas para lo cual existen diferentes causas. En el caso de las especies arbóreas tropicales, Hubbell y Foster (1986) propusieron tres hipótesis para probar cuáles son los procesos ecológicos que podrían explicar la diversidad y abundancia de las especies raras a escala local: i) las especies requieren de una porción pequeña del hábitat disponible (especificidad de hábitat), ii) ausencia

de las condiciones idóneas para su regeneración exitosa, y iii) la especie es una inmigrante reciente de una población fuera del área de estudio. Pero estos factores pueden mezclarse en una sola especie, así la rareza de especies puede ser la combinación de una inmigración a larga distancia, junto a una inhabilidad para incrementar su población una vez que se ha estabilizado. Otras hipótesis que podrían explicar las causas de la rareza de especies es que son competitivamente inferiores a las especies abundantes disminuyendo su presencia en la comunidad, o que son especies pasajeras.

Respecto al papel que desempeñan las especies raras en los ecosistemas, Walker *et al.* (1999) afirman que existe similitud funcional entre las especies dominantes y las escasas, concluyendo que las especies escasas pertenecen al mismo grupo funcional que las dominantes en términos del funcionamiento del ecosistema, pero que pertenecen a diferentes tipos funcionales en cuanto a su respuesta a las variables ambientales. Estos autores también comprobaron la capacidad de algunas especies escasas para incrementar su abundancia en respuesta a la disminución de sus equivalentes funcionales (especies dominantes), lo que hace referencia al papel amortiguador de estas especies raras frente a los cambios ambientales (Walker *et al.* 1999). Por otro lado, Lyons *et al.* (2005) afirman que las especies menos comunes y raras contribuyen significativamente al funcionamiento ecosistémico, destacando su papel en la resistencia de las comunidades a nuevas invasiones y en los ciclos de nutrientes. Un ejemplo es el *Equisetum* sp. de Alaska, que a pesar de contribuir con menos del 5% a la biomasa sobre y bajo el suelo Marsh *et al.* (2000) afirman que actúa como una bomba de nutrientes que transporta recursos limitantes como fósforo, y en menor cantidad potasio y calcio, desde los horizontes menores a los superiores, quedando disponibles para la comunidad de plantas dominantes.

## **2.5 Impacto del manejo forestal en la estructura y composición de los bosques naturales**

El manejo forestal es una práctica silvicultural que tiene el propósito de tratar el bosque para generar ingresos económicos, preservando la fertilidad del suelo, la estabilidad hidrológica y todos los niveles de biodiversidad (Montagnini y Jordan 2005), pero por ser una perturbación adicional a las que se presentan de manera natural en el ecosistema, provoca cambios en su

estructura, composición y funcionamiento en las diferentes escalas. En los trópicos el enfoque más común de manejo forestal es el aprovechamiento, es decir la extracción de los árboles con características económicas deseables, y en pocos casos se utilizan los tratamientos silviculturales, cuyo objetivo es incrementar el diámetro de las especies deseables a través de tratamientos como el refinamiento y/o liberación que buscan reducir la competencia, pero estas especies manejadas deben ser abundantes, tener una amplia distribución diamétrica y buena calidad de madera (Montagnini y Jordan 2005).

En este sentido, diversos estudios han documentado la influencia del manejo forestal en los diferentes procesos ecosistémicos. Guariguata y Pinard (1998) afirman que una tala excesiva puede generar fuertes impactos como: incrementar la susceptibilidad al fuego, retardar la regeneración de los árboles debido a la competencia con lianas, reducir la capacidad fotosintética de especies tolerantes a la sombra debido al fenómeno de foto-inhibición, acelerar el crecimiento de los árboles jóvenes, incrementar los niveles de producción de los frutos y romper la latencia de las semillas en el suelo. Finegan *et al.* (2004) afirman que el aprovechamiento forestal puede ocasionar declive de algunas poblaciones de especies arbóreas cosechadas. Benítez-Malvido (1998) afirma que a nivel reproductivo se pueden afectar aquellas especies auto-incompatibles cuyos individuos se encuentran relativamente alejados, o a las especies dioicas y/o que presentan individuos con flores masculinas y femeninas en árboles separados, reduciendo la producción de semilla e incrementando el grado de endogamia en los individuos remanentes (Guariguata y Pinard 1998), además de la eliminación de árboles productores de semillas (Benítez-Malvido 1998).

Otros autores afirman que la mortalidad se incrementa después de la perturbación del dosel en los árboles del borde de los claros (Guariguata y Pinard 1998), lo que se conoce como *exposure shock* (de Graaf 1986), mortalidad generada posiblemente por la vulnerabilidad de los árboles del borde al viento, el incremento en las temperaturas, y/o las plagas. Guariguata y Pinard (1998) afirman que esto se debe a que los árboles del borde desarrollan copas asimétricas (más pesadas hacia un lado) hacia el centro del claro por la mayor cantidad de luz, presentando mayores probabilidades de caerse.

Otros de los cambios ocasionados por la creación de claros en el dosel mediante los aprovechamientos y/o tratamientos silviculturales, son los cambios en la abundancia,



distribución y composición de las semillas en el suelo, debido a la generación de fuertes alteraciones en la fenología de los árboles, modificaciones en las interacciones planta-animal, alta mortalidad arbórea (Benítez-Malvido 1998), alteración de los patrones espaciales de la dispersión, dormancia de las semillas de especies pioneras, y disminución de los dispersores, generando una reducción de la lluvia de semillas de la vegetación original; un ejemplo de esto son los vertebrados frugívoros del dosel, quienes podrían evitar claros recientes disminuyendo la probabilidad de depositar las semillas en estas zonas (Guariguata y Pinard 1998).

Uno de los grandes retos del manejo sostenible del bosque, es la escogencia de árboles semilleros. En la mayoría de los casos se dejan a las especies más grandes como sinónimo de vitalidad y variabilidad genética, el problema es que los árboles tienen un diámetro en el que la producción de semillas es máxima y a partir de la cual hay una reducción debida a la senectud de la especie, razón por la cual es necesario tener árboles semilleros de todos los diámetros, situación poco común en los bosques manejados (Mostacedo y Pinard 2001). Además es necesario, aunque difícil de lograr en la práctica, que la producción de semillas y la época de aprovechamiento de especies maderables estén sincronizadas para lograr una buena regeneración natural aprovechando la apertura de claros por la tala de árboles (Mostacedo y Pinard 2001).

La creación de claros también influye en la colonización por especies pioneras. Finegan *et al.* (1999) mostraron en un bosque muy húmedo tropical en Costa Rica, que los grupos de rápido y muy rápido crecimiento conformados por especies pioneras, fueron más abundantes en las parcelas silviculturalmente manejadas. Hay que tener en cuenta que las tasas de crecimiento en bosques manejados varían con relación al tiempo de la perturbación y los análisis realizados por estos autores fueron en un periodo corto de tiempo. Otros estudios muestran que aunque las especies pioneras son las más beneficiadas con la apertura de los claros del bosque, los cuales pueden contribuir al mantenimiento de la riqueza de especies, debido a la generación de nuevos nichos que permiten la colonización de nuevas especies (Guzmán-Gutiérrez 2001, Pariona 2001, Makana y Thomas 2005); además la mayoría de las especies pioneras presenta una mortalidad significativa entre el cuarto y quinto año, después de haber creado condiciones microclimáticas (Pariona 2001), permitiendo el establecimiento de especies de la siguiente etapa sucesional. La apertura de claros también acelera las tasas de crecimiento entre los

individuos de una misma especie al encontrarse bajo mejores condiciones lumínicas (Poorter *et al.* 2001).

A nivel general se puede afirmar que en los bosques primarios poco intervenidos las especies tolerantes a la sombra tienen generalmente baja susceptibilidad al declive poblacional, mientras que las especies demandantes de luz y las raras (demandantes de luz) son más susceptibles (Finegan *et al.* 2004). Esto se debe a que las especies tolerantes a la sombra son más abundantes y tienen más lugares para regenerarse y crecer, por lo tanto el aprovechamiento forestal ocasiona efectos mínimos o transitorios sobre los procesos demográficos y la diversidad genética. Lo contrario sucede con las especies demandantes de luz, las cuales están fuertemente afectadas por el aprovechamiento debido a que son poco comunes por la ausencia de las condiciones lumínicas necesarias para su regeneración, y aunque el aprovechamiento puede mejorar estas condiciones, la cosecha de los pocos árboles semilleros limita el éxito en la regeneración (Finegan *et al.* 2004).

## **2.6 Dinámica temporal de los bosques naturales manejados**

Uno de los aspectos más importantes para lograr evaluar los efectos del manejo de los bosques naturales es el estudio de su dinámica temporal. Diversas investigaciones se han realizado para proporcionar información sobre la dinámica del bosque, haciendo énfasis en los cambios a corto y largo plazo, de la estructura, la composición y los procesos demográficos (reclutamiento, crecimiento y mortalidad) generados por las operaciones silviculturales (Pélissier *et al.* 1998). En algunos casos, se ha observado una reducción en la regeneración de los árboles en los bosques aprovechados selectivamente (Hall *et al.* 2003; Makana y Thomas 2005), ocasionada por una baja disponibilidad de semillas debido a la eliminación de árboles reproductivos (Makana y Thomas 2004), alta predación de plántulas y semillas, y rápida invasión por especies de lianas en los claros generados por el aprovechamiento (Fredericksen 1998). Pero en este sentido es importante resaltar que la eliminación de algunos árboles crea diversidad microambiental e incrementa la entrada de luz, el cual es un factor de vital importancia para la regeneración y el crecimiento de las especies, especialmente porque la mayoría de las especies arbóreas tropicales tienen altas tasas fotosintéticas a niveles de luz bajos (Clark 1990).

El área basal y la densidad no presentan tendencias claras, por ejemplo Pélissier *et al.* (1998) no encontraron diferencias significativas en la densidad y el área basal de bosques aprovechados y no aprovechados en el sur de la India; pero otros autores han registrado reducciones en el área basal después de los tratamientos silviculturales (Hall *et al.* 2003, Finegan y Camacho 1999). Por ejemplo, en un tratamiento silvicultural de liberación/refinamiento en el Bosque Húmedo Tropical Tirimbina en Costa Rica se reportó una disminución cercana al 65% (Finegan y Camacho 1999), y en un bosque lluvioso subtropical en Australia se registraron reducciones del área basal entre el 26% y 77%, con recuperaciones de 0,5 m<sup>2</sup> por año, ocasionada por la mortalidad post-aprovechamiento (Smith y Nichols 2005). Por el contrario, Venegas-Villegas y Camacho-Calvo (2001) en un bosque pluvial montano con raleo selectivo de liberación, localizado entre los 2650 y 2800 m de altitud (Costa Rica), encontraron mayor incremento de área basal en las parcelas manejadas que en las del grupo control para las variables densidad promedio de árboles por ha, área basal y volumen comercial, pero los efectos no fueron estadísticamente significativos. En algunos casos, los incrementos diamétricos fueron superiores estadísticamente en los rodales aprovechados que en el grupo control (Venegas-Villegas y Camacho-Calvo 2001, Chapman y Chapman 2004, Guardia-Vaca 2004).

Respecto al reclutamiento y mortalidad los datos también son variables, por ejemplo Delgado *et al.* (1997) encontraron en el bosque muy húmedo tropical de La Tirimbina, que las parcelas con tratamiento silvicultural presentaron mayor reclutamiento que mortalidad e incrementos en el número de individuos cercanos al 22%, mientras que el bosque sin tratamiento presentó un equilibrio dinámico, donde el reclutamiento y la mortalidad fueron casi iguales. Otras investigaciones (Pélissier *et al.* 1998, Venegas-Villegas y Camacho-Calvo 2001) no encontraron diferencias significativas entre los bosques con y sin aprovechamiento, sin embargo, Pélissier *et al.* (1998) registraron una clara tendencia, donde las especies con  $dap \geq 40$  cm pertenecientes al dosel medio murieron cuatro veces más en el bosque aprovechado, y donde el incremento diamétrico de las especies de dosel emergente y superior fue estimulado cerca del 50%. Smith y Nichols (2005) y Finegan y Camacho (1999), por el contrario, registraron un incremento en las tasas de mortalidad en parcelas aprovechadas. Delgado *et al.* (1997) encontró que el reclutamiento de los bosques aprovechados presenta mayor dominancia de especies demandantes de luz, las cuales probablemente ya existían en el bosque antes del

aprovechamiento, razón por la cual es común no registrar fuertes incrementos en la composición de especies en estos bosques, pero sí aumentos en la densidad de las poblaciones de estas especies.

La variación en los datos reportados está relacionada con la intensidad de aprovechamiento del bosque. A nivel general podría afirmarse que en el corto plazo el aprovechamiento favorece el crecimiento de especies de interés comercial; sin embargo, en el largo plazo y con sistemas policíclicos, hay una fuerte alteración de los procesos demográficos los cuales no son uniformes en los diferentes arreglos del bosque, lo que genera alteraciones en la composición, estructura y dinámica de los mismos. En conclusión, aunque se evidencian algunos patrones generales en los cambios en la dinámica de los bosques aprovechados forestalmente, es necesario reconocer las inconsistencias o variedad de respuestas del bosque en las diferentes escalas.

### 3 BIBLIOGRAFÍA

- Asquith, NM. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *In* Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 377-406.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12(2):980-989.
- Bevill, RL; Louda, MS. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13(3):493-498.
- Bradstock, RA; Kenny, BJ. 2003. An application of plant functional types to fire management in a conservation reserve in southeastern Australia. *Journal of Vegetation Science* 14:345-354.
- Bullock, J; Franklin, J; Stevenson, MJ; Silvertown, J; Coulson, S; Gregory, SJ; Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38: 253-267.
- Chapman, CA; Chapman, LJ. 2004. Unfavorable successional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13:2089-2105.
- Clark, DB. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. *In* Bawa, KS; Hadley, M. eds. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. London (Gran Bretaña). p. 291-312. (Man and the Biosphere Series. vol 7.UNESCO).
- Condit, R; Hubbell, SP; Foster, RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 7(3):405-416.
- Connell, JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1309.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- de Graaf, NR. 1986. A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos de aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. CATIE. 43 p. (Serie técnica. Informe técnico No 298. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales).
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- Díaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 1999. Functional implications of traits-environment linkages in plant communities. *In* Weiher, E; Keddy, P. eds. *Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge. p. 338-362.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-655.
- Díaz, S; Noy-Meir, I; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497-508.
- Díaz, S; Gurvich, DE; Pérez Harguindeguy, N; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37(1-2):135-140.
- Fiedler, PL; Ahouse, JJ. 1992. Hierarchies of cause: toward an understanding of rarity in vascular plant species. *In* Fiedler, L; Jain, SK. eds. *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman & Hall, London. p. 23-47.
- Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121:177-189.

- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- Finegan, B; Hayes, J; Delgado, D; Gretzinger, S. 2004. Monitoreo ecológico del manejo forestal en el trópico húmedo. Una guía para operadores y certificadores con énfasis en bosques con alto valor para la conservación. PROARCA, CATIE, OREGON STATE UNIVERSITY. 116 p.
- Fredericksen, TS. 1998. Limitations of low-intensity selection and selective logging for sustainable tropical forestry. *Commonwealth Forestry Review* 77:262-266.
- Grime, JP. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2 ed. Wiley. Chichester, UK.
- Guardia-Vaca, S. 2004. Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultural en el bosque secundario "Florencia", San Carlos, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 110 p.
- Guariguata, MR; Pinard, MA. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112:87-99.
- Gunderson, LH. 2000. Ecological resilience: In theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:425-439.
- Guzmán-Gutiérrez, RA. 2001. Clasificación de especies forestales en gremios ecológicos en el Bosque Seco de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. *In* Mostacedo, B; Freckericksen, TS. eds. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS). Santa Cruz (Bol). p. 77-97.
- Hall, JS; Harris, DJ; Medjibe, V; Ashton, PMS. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183:249-264.
- Hodgson, JG; Wilson, PJ; Hunt, R; Grime JP; Thompson, K. 1999. Allocating C-S.R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282-294.
- Hubell, SP; Foster, RB. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. *En: Soulé, ME. Ed. Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. Massachussets. p. 205-231.*
- Ibarra-Manríquez, G; Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79(4):383-394.
- Jiang, G; Tang, H; Yu, M; Dong, M; Zhang, X. 1999. Response of photosynthesis of different plant functional types to environmental changes along Northeast China Transect. *Trees* 14:72-82.
- Kleyer, M. 1999. The distribution of plant functional types on gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 10:697-708.
- Kleyer, M. 2002. Validation of plant functional types across two contrasting landscapes. *Journal of Vegetation Science* 13:167-178.
- Lavorel, S; Touzard, B; Lebreton, JD; Clément, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecológica* 19(3):227-240.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lieberman, M; Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersión of forest trees. *In* McDade, LA; Bawa, KS; Hespeneheide, HA; Hartshorn, GS. eds. *Ecology and Natural History of a Neotropical Rain forest.* Chicago, USA. p. 106-119.
- Louault, F; Pillar, VD; Aufrère, J; Garnier, E; Soussana, JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151-160.
- Lyons, KG; Brigham, CA; Traut, BH; Schwartz, MW. 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology* 19(4):1019-1024.
- Makana, JR; Thomas, SC. 2006. Impacts of selective logging and agricultural clearing on forest structure, floristic composition and diversity, and timber tree regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. *Biodiversity and Conservation* 15(4):1375-1397.

- Marsh, AS; Arnone, JA; Borman, BT; Gordon, JC. 2000. The role of *Equisetum* in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland. *Journal of Ecology* 88:999–1011.
- McIntyre, S; Lavorel, S; Tremont, M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83:31-44.
- McIntyre, S; Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89:209-226.
- Metzger, JP. 2000. Tree functional group richness and landscape structure un a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological applications* 10(4):1147-1161.
- Miller, RI. 1986. Predicting rare plant distribution patterns in the Southern Appalachians of the South-Eastern U.S.A. *Journal of biogeography* 13(4):293-311.
- Montagnini, F; Jordan, CF. 2005. *Tropical Forest Ecology. The Basis for Conservation and Management*. Berlin. 294 p.
- Mostacedo, B; Pinard, M. 2001. Ecología de semillas y plántulas de árboles maderables en bosques tropicales de Bolivia. *In* Mostacedo, B; Freckericksen, TS. eds. *Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)*. Santa Cruz (Bol). p. 12-29.
- Müller, SC; Overbeck, GE; Pfadenhauer, J; D. Pillar, V. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest – grassland ecotones. *Plant Ecology* 189:1-14.
- Murray BR; Rice BL; Keith DA; Myerscough PJ; Howell J; Floyd AG. 1999. Species in the tail of rank–abundance curves. *Ecology* 80: 1806–1816.
- Naeem, S; Wright, JP. 2006. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6:567-579.
- Neubert, M; Caswell, H. 1997. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology* 78(3):653-665.
- Nygaard, B; Ejmaes, R. 2004. A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 15:49-56.
- Pariona-A, W. 2001. Regeneración natural después del aprovechamiento forestal en fajas a tala rasa en un bosque tropical boliviano. *In* Mostacedo, B; Freckericksen, TS. eds. *Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)*. Santa Cruz (Bol). p. 185-202.
- Pélissier, R; Pascal, JP; Houllier, F; Laborde, H. 1998. Impact of selective logging on the dynamics of a low elevation dense moist evergreen forest in the Western Ghats (South India). *Forest Ecology and Management* 105:107-119.
- Pickett. STA; White, P. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. Orlando. FL.
- Petchey, OL. 2000. Species diversity, species extinction, and ecosystem function. *The American Naturalist* 155(5):697-702.
- Poorter, L; Boot, RGA; Hayashida-Oliver, Y; Leigue-Gómez, J; Peña-Claros, M; Zuidema, PA. 2001. Dinámica de especies arbóreas en un bosque húmedo tropical en el norte de la amazonía boliviana. *In* Mostacedo, B; Freckericksen, TS. eds. *Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)*. Santa Cruz (Bol). p. 53-76.
- Poorter, L; Bongers, F; Sterck, FJ; Wöll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3):602-608.
- Poorter, L; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87(7):1733-1743.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. *In* Synge, H. ed. *The biological aspects of rare plant conservation*. Wiley, New York. p. 205-217.
- Scatena, FN. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. *In* Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 23-42.

- Sheil, D; Burslem, DFRP. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 18(1):18-26.
- Skov, F. 2000. Distribution of plant functional attributes in a managed forest in relation to neighbourhood structure. *Plant Ecology* 146:121-130.
- Smith, RGB; Nichols, JD. 2005. Patterns of basal area increment, mortality and recruitment were related to logging intensity in subtropical rainforest in Australia over 35 years. *Forest Ecology and Management* 218:319-328.
- Sternberg, M; Gutman, M; Perevolotsky, A; Kigel, J. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science* 14: 375-386.
- Stone, L; Gabric, A; Berman, T. 1996. Ecosystem resilience, stability and productivity: seeking a relationship. *The American Naturalist* 148(5):892-903.
- Swaine, MD; Whitmore, TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio* 7:81-86.
- Symstad, AJ. 2000. A test of the effect of functional group richness and composition on grassland invisibility. *Ecology* 81(1):99-109.
- Tilman, D; Johannes, K; Wedin, D; Reich, P; Ritchie, M; Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D. 2001. Functional Diversity. *In Encyclopedia of Biodiversity*. SA, Levin (ed.). Pp. 109-120. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Venegas-Villegas, G; Camacho-Calvo, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Milla, Costa Rica. CATIE. 21 p. (Serie técnica. Informe técnico No 322. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. No 20).
- Verburg, R; van Eijk-Bos, C. 2003. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 14:99-110.
- Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Wang, GH; Ni, J. 2005. Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect. *Ecology Restoration* 20:563-572.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IG. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annuals Review Ecological of Systematics* 33:125-159.



## 4 ARTÍCULO I.

**Salgado-Negret, BE. 2007. Tipos funcionales de especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical: definición, correlación filogenética y relación a la rareza local. Tesis M.Sc. CATIE.**

### **Resumen**

La alta diversidad y complejidad de los bosques tropicales hace que muchos autores propongan las agrupaciones de especies arbóreas de acuerdo a sus rasgos funcionales en tipos funcionales de plantas (TFP). Este enfoque permite simplificar la alta diversidad taxonómica en un pequeño número de grupos con efectos y respuestas similares en el ecosistema, permiten la comparación de comunidades con pocas semejanzas taxonómicas y sobre todo aportan al entendimiento del papel de la biodiversidad en los procesos ecosistémicos. Los objetivos de este estudio fueron identificar los tipos funcionales de plantas en un bosque muy húmedo tropical en Costa Rica, determinar la asociación filogenética de los TFP a nivel de género y familia; y determinar la distribución de las especies localmente raras catalogadas bajo dos criterios: i) especies con  $\leq 3$  individuos/13 ha, y ii) especies con  $\leq 13$  individuos/13 ha. Se utilizaron datos de 13-16 años de mediciones de individuos con  $dap \geq 10$  cm en 13 parcelas permanentes de muestreo de 1 ha (PPM) en bosques aprovechados selectivamente para madera. Para cada una de las 317 especies registradas se determinaron cinco rasgos funcionales: tres reproductivos (tipo de dispersión, agente polinizador y sistema sexual) y uno vegetativo (altura del árbol adulto), mediante revisión de información secundaria; y la tasa absoluta de crecimiento diamétrico, con el análisis de los datos de las PPM. Mediante un análisis de conglomerados se identificaron cinco tipos funcionales con los rasgos estrato y tasa de crecimiento, debido a que los rasgos reproductivos estuvieron distribuidos de manera homogénea en todos los TFP y no ayudaron en la separación de los grupos. El TFP-1, conformado por las especies del estrato arbóreo inferior en todas las tasas de crecimiento, registró el menor número de especies, mientras que el TFP-3, conformado por los estrato arbóreo inferior y medio con tasas de crecimiento rápidas, presentó el mayor número de especies. Los resultados mostraron que los TFP presentaron asociación a nivel de familia pero no a nivel de género. La proporción de especies raras no difirió entre los TFP cuando el criterio establecido fue de  $\leq 3$  individuos por especie, pero esta proporción si difirió cuando el criterio fue de  $\leq 13$  individuos

por especie, es decir 1indv/ha; pero teniendo en cuenta ambos criterios, el TFP-1 presentó el mayor porcentaje de especies raras. Este análisis funcional sugirió una flora regional moldeada por altas tasas naturales de recambio (TFP-3 y TFP-5), pero donde crecer lentamente y permanecer en el dosel intermedio es una opción viable.

#### **4.1 Introducción**

Los bosques tropicales son ecosistemas dinámicos y altamente diversos que se encuentran sujetos a la influencia de múltiples procesos ambientales (Scatena 2002). Existen algunas hipótesis que intentan explicar la alta diversidad de estos ecosistemas, dentro de las cuales la perturbación juega un papel fundamental en la hipótesis de perturbación intermedia, la cual postula que los ecosistemas sometidos a frecuencias e intensidades intermedias de perturbación alcanzarán la mayor diversidad de especies debido a la existencia de mayor diversidad de nichos (sitios perturbados, de edad intermedia y de dosel cerrado) (Asquith 2002).

La mayoría de estos bosques naturales tropicales se caracterizan por la presencia de pocas especies dominantes y gran cantidad de especies catalogadas como escasas o raras a escala local (Hubell y Foster 1986, Lieberman y Lieberman 1994). Existen diferentes definiciones de rareza, en las que se combinan tres factores principales: rango geográfico restringido, alta especificidad de hábitat y pequeñas poblaciones locales (Rabinowitz *et al.* 1986). Muchos autores han intentado explicar las causas que determinan la diversidad y abundancia de estas especies raras en los bosques tropicales, entre las que se destacan la ausencia de condiciones idóneas para su regeneración exitosa y/o su inmigración reciente de una población fuera del área de estudio (Hubell y Foster 1986), problemas en la dispersión y/o poco éxito en la polinización (Godínez-Ibarra y Gómez-Mata 2002), entre otras. Desafortunadamente la mayoría de investigaciones relacionadas con el funcionamiento ecosistémico se han centrado en las especies dominantes, por que son una buena representación del sistema estudiado (Cornelissen *et al.* 2003), lo que ha dificultado el entendimiento del papel de las especies raras en el funcionamiento y la dinámica de los bosques tropicales.

La compleja dinámica de los bosques tropicales, las múltiples respuestas de las especies a la perturbación, y sobre todo su gran diversidad taxonómica, son las principales razones para que

muchos autores propongan las agrupaciones de las especies arbóreas de acuerdo a sus rasgos funcionales en tipos funcionales de plantas (TFP) (Condit *et al.* 1996, Finegan *et al.* 1999, Metzger 2000, Verburg y van Eijk-Bos 2003), los cuales reducen la enorme complejidad de especies individuales y necesidades poblacionales en un pequeño número de patrones generales (Díaz y Cabido 1997). Por otro lado, con el tiempo se ha entendido que las clasificaciones taxonómicas tienen fuertes limitaciones cuando las preguntas hacen referencia a procesos ecológicos en las diferentes escalas (Cornelissen *et al.* 2003), incrementando la adopción del enfoque de ecología funcional de las plantas.

Los TFP pueden ser definidos como conjuntos de especies que responden de manera similar a las condiciones ambientales y producen un efecto similar en el ecosistema (Díaz y Cabido 1997, Lavorel *et al.* 1998, Lavorel y Garnier 2002), los cuales son el puente que une la fisiología de plantas con los procesos a nivel de comunidad y ecosistemas (Díaz y Cabido 1997). Estos TFP se caracterizan por tener atributos biológicos comunes que correlacionan su comportamiento denominados rasgos funcionales, los cuales son caracteres específicos y/o rasgos fenológicos de las especies que están asociados con un determinado proceso o propiedad ecosistémica (Naeem y Wright 2006) y son importantes para la respuesta de las especies al ambiente (Díaz y Cabido 2001). Para evaluar la respuesta a la perturbación es necesario escoger rasgos relacionados con el mantenimiento en el largo plazo de esas comunidades (Mayfield *et al.* 2006) y que sean claves en el momento de evaluar el potencial de restauración del bosque (Uhl *et al.* 1989), por ejemplo el agente dispersor, el cual es determinante en la recolonización después de las perturbaciones y el flujo genético sobre el paisaje (Díaz *et al.* 1999).

La mayoría de los autores clasifican estos rasgos funcionales en *soft traits* y *hard traits* debido principalmente a la facilidad de medición; sin embargo, estos términos generan escepticismo entre los fisiólogos porque la facilidad de medición de un rasgo es subjetiva, por lo cual se decidió clasificarlos como rasgos fáciles de medir y rasgos fisiológicos (Díaz com. pers.). El primer término hace referencia a aquellos que no representan estrictamente una función de la planta sino que son características de relativa facilidad de medición u observación y que están estrechamente relacionados con los rasgos fisiológicos, los cuales son indicadores directos de la respuesta funcional o efecto de las plantas pero que generalmente son menos accesibles (Hodgson *et al.* 1999). Un ejemplo es la combinación de la masa y forma de las semillas

(rasgos fáciles de medir) que son buenos predictores de la latencia de la semilla (Cornelissen *et al.* 2003).

Las investigaciones realizadas con rasgos y tipos funcionales se han centrado principalmente en la respuesta de las especies herbáceas a diferentes perturbaciones (McIntyre *et al.* 1995, Lavorel *et al.* 1998, Symstad 2000, Bullock *et al.* 2001, Díaz *et al.* 2001, McIntyre y Lavorel 2001, Sternberg *et al.* 2003, Louault *et al.* 2005), pero con el tiempo se han incluido las especies arbóreas en estos análisis. Algunos investigadores han estudiado diferentes tipos de rasgos funcionales para determinar sus relaciones ecológicas sin agrupar las especies en TFP. Por ejemplo, Ibarra-Manríquez y Oyama (1992) observaron que las relaciones entre rasgos reproductivos cambiaban si las especies eran dioicas y no dioicas, pero las relaciones entre el tamaño y el peso del fruto con el número y peso de las semillas fueron constantes. ter Steege y Hammond (2001) encontraron que los bosques más diversos en Guyana estaban ubicados en áreas perturbadas donde dominaban las especies con baja densidad de madera, semillas pequeñas y dispersión por aves y primates contrario a las zonas menos diversas y poco perturbadas.

Poorter *et al.* (2003) encontraron relaciones positivas entre la altura del árbol adulto y la demanda lumínica, mientras que la profundidad y el diámetro de la copa estuvieron negativamente relacionados con la estatura del árbol adulto pero no con la demanda de luz en un bosque lluvioso en Liberia. Poorter y Bongers (2006) observaron en un bosque lluvioso en Bolivia que el rápido crecimiento de las especies en claros es promovido por hojas activas fisiológicamente y de corta vida, mientras que la alta sobrevivencia en el sotobosque es incrementada por la formación de hojas de larga vida bien protegidas que reducen la pérdida de biomasa por herbivoría, daño mecánico o recambio foliar. Finalmente Wright *et al.* (2006) estudiaron siete bosques neotropicales y encontraron relaciones positivas entre la altura del árbol adulto con el tamaño del fruto y de las semillas y entre estos dos, y no encontraron relaciones entre el área foliar específica y la densidad de madera.

Otros investigadores han agrupado las especies taxonómicas en TFP basándose en sus rasgos funcionales para determinar su respuesta a diferentes cambios ambientales. Díaz y Cabido (1997) identificaron ocho TFP en una región entre subhúmeda y semiárida en Argentina con el objetivo de evaluar su respuesta al cambio climático, y concluyeron que las especies con

fotosíntesis  $C_3$ , demandas nutricionales moderadas y resistencia a la sequía y al frío, típicas de los TFP de pequeños y grandes árboles, tendrían máximo crecimiento como respuesta al cambio climático. Por otro lado, Jiang *et al.* (1999) identificaron ocho TFP en un gradiente de precipitación en China y encontraron que los TFP arbóreos del bosque presentaron menor fotosíntesis neta, transpiración, conductancia estomática que los TFP de las sabanas, mientras que la eficiencia en el uso del agua fue mayor en los TFP arbóreos del bosque que en las hierbas y arbustos del desierto. A nivel de paisaje Metzger (2000) comprobó que los tipos funcionales de especies arbóreas en un paisaje tropical fragmentado, responden de manera diferenciada dependiendo de la escala de estudio, y encontró que las especies con dispersión zoócora fueron sensibles a grandes escalas mientras que las especies con dispersión barócora respondieron principalmente a escalas finas. Verburg y van Eijk-Bos (2003) encontraron en un bosque lluvioso de tierras bajas en Borneo, que los TFP con especies de maderas suaves del sotobosque y sub dosel en los bosques aprovechados fueron el doble en tamaño de los encontrados en los bosques primarios, pero después de 10 años estos TFP disminuyeron el número de individuos en ambos tipos de bosque, además en la clase diamétrica  $> 60$  cm las especies de madera suave estuvieron casi ausentes en los bosques manejados. Slik (2005) clasificó en un bosque tropical de tierras bajas en Asia, las especies de los géneros *Macaranga* y *Mallotus* (Euphorbiaceae) de acuerdo a su estado sucesional según la densidad de madera, tamaño de las semillas y forma de la hoja, y encontró que las especies catalogadas como pioneras disminuyeron con el tiempo desde la perturbación e incrementaron con perturbaciones repetidas.

En investigaciones con especies arbóreas se han utilizado rasgos como la tasa de crecimiento y la altura total del árbol adulto de las especies para evaluar el proceso de recuperación de los bosques después de la perturbación. La tasa de crecimiento es comúnmente relacionada con la densidad de madera debido a que las especies que invierten menos en estructuras leñosas por unidad de volumen y por lo tanto producen maderas suaves, pueden crecer y responder rápidamente a la formación de claros en el bosque (Verburg y van Eijk-Bos 2003). Por otro lado, la altura total o el estrato alcanzado por los árboles adultos ha sido uno de los rasgos más utilizados para evaluar las respuestas ecosistémicas a cambios ambientales (Condit *et al.* 1996, Skov 2000, Poorter *et al.* 2006, Wright *et al.* 2006) debido a su relación con características

ecofisiológicas y a que el gradiente sotobosque-dosel de los bosques genera fuertes diferencias microclimáticas de luz, viento y concentración de CO<sub>2</sub> (Thomas 1996).

A pesar de la importancia de estos rasgos funcionales en la respuesta a la perturbación, algunos autores han encontrado conservatismo filogenético en algunos rasgos, especialmente los reproductivos (sistema sexual, dispersión y polinización), lo que implica que para el análisis estadístico estas especies no son unidades o muestras independientes. En este caso se esperaría encontrar una relación positiva entre una medida filogenética y una medición de su historia de vida, por lo tanto el análisis de la estructura filogenética de la comunidad debería proporcionar “pistas” acerca de los procesos ecológicos que organizan dicha comunidad (Webb 2000). También es de esperarse que las comunidades que presentan especies muy emparentadas tengan menor cantidad de estados de rasgo que comunidades diversas filogenéticamente (Mayfield *et al.* 2005). En este sentido, los análisis filogenéticos ayudarán a explicar si las correlaciones entre dos o más rasgos de especies son mejor explicadas por ancestría común que por causas adaptativas actuando independientemente en los rasgos de las especies (Chazdon *et al.* 2003).

La clasificación de las especies taxonómicas en TFP representa un avance en los estudios ecológicos, debido a que permite comparar floras y comunidades con pocas semejanzas taxonómicas, permite resumir la alta diversidad de especies en un número reducido de grupos con comportamientos similares ante determinados factores (Díaz *et al.* 2002) y facilita predecir la respuesta de las especies y comunidades a diferentes cambios y/o perturbaciones ambientales (Díaz *et al.* 2001, Cornelissen *et al.* 2003). Pero la principal ventaja de este enfoque de diversidad funcional, es que *permite entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos que no se logra con las clasificaciones taxonómicas ni filogenéticas* (Díaz *et al.* 2002), convirtiéndolos en una herramienta fundamental para la conservación y el manejo de los bosques.

Los análisis funcionales unidos a los datos sobre la dinámica (reclutamiento, mortalidad, crecimiento) a largo plazo de las especies arbóreas analizados en esta investigación se plantean como un avance hacia el conocimiento del comportamiento ecológico de los bosques tropicales y sobre todo hacia el entendimiento de la respuesta de las comunidades arbóreas a la perturbación. El objetivo de esta investigación fue identificar tipos funcionales de especies

arbóreas en dos bosques muy húmedos tropicales del noreste de Costa Rica, para lo cual se plantearon tres objetivos específicos: i) identificar tipos funcionales de las especies arbóreas presentes en un bosque muy húmedo tropical sujeto a diferentes intensidades de perturbación ocasionadas por actividades de manejo forestal; ii) determinar el grado de independencia filogenética de los rasgos funcionales y de los tipos funcionales identificados; y iii) determinar la proporción de las especies raras en los tipos funcionales identificados a diferentes intensidades de perturbación e identificar rasgos asociados a la rareza. Las hipótesis de la investigación son: i) no existe asociación filogenética entre los rasgos tasa de crecimiento y estrato; ii) los tipos funcionales identificados no presentan asociación filogenética; y iii) la proporción de especies raras no difiere en los tipos funcionales identificados.

## **4.2 Materiales y métodos**

### **4.2.1 Área de estudio**

Los bosques del área de estudio pertenecen a la Ecoregión de *Bosque Húmedo del Atlántico de Centroamérica* y se encuentran en la categoría de zona vulnerable y sobresaliente a nivel bioregional (Dinerstein *et al.* 1995), y dentro del Corredor Biológico San Juan – La Selva (CBSS) (Ramos 2004). El área de estudio se localiza específicamente en la finca “Tirimbina Rain Forest Center” y en el “Área de Demostración e Investigación Los Laureles de Corinto” (Figura 1). La Tirimbina está localizada en el caserío La Tirimbina en el distrito La Virgen, cantón Sarapiquí, provincia de Heredia (Costa Rica). Perteneció a la zona de vida bosque muy húmedo tropical según la clasificación de Holdridge, con altitud que varía entre 160 y 220 msnm, precipitación y temperatura media anual de 3864 mm y 24.58°C respectivamente (Finegan y Camacho 1999).

La finca La Tirimbina es un mosaico de tierra cultivada (pimienta, cacao y plantas ornamentales), bosques maduros, y bosques secundarios. En el bosque los suelos son de origen volcánico, meteorizados y con una formación superficial dominada por andesitas basálticas; fisiográficamente el paisaje se puede catalogar de Colinas Bajas de Origen Volcánico, con suelos bien drenados y arcillosos (Mata 1997). Toda el área fue aprovechada bajo plan de manejo entre 1989 y 1990.

La finca “Los Laureles de Corinto” se encuentra en el distrito de Guápiles, en el cantón Pococí, en la provincia de Limón (Costa Rica) (Figura 1). Pertenece a la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T) según Holdridge, y tiene una precipitación y temperatura media anual de 4000 mm, y 23,7 °C respectivamente (Quirós 1998). La topografía es entre plana a accidentada con pendientes que oscilan entre 0 y 45°, la altitud varía entre 235 y 345 m.s.n.m. Los suelos son de origen volcánico (Inceptisoles), ácidos, con altos niveles de aluminio, baja saturación de bases y texturas entre franco arcillosa, arcillosa y franco arenosa (Carrera *et al.* 1996). En el bosque se aprovecharon comercialmente aproximadamente 30 ha en 1992 y en 1996 se realizó un tratamiento silvicultural en 20 ha.

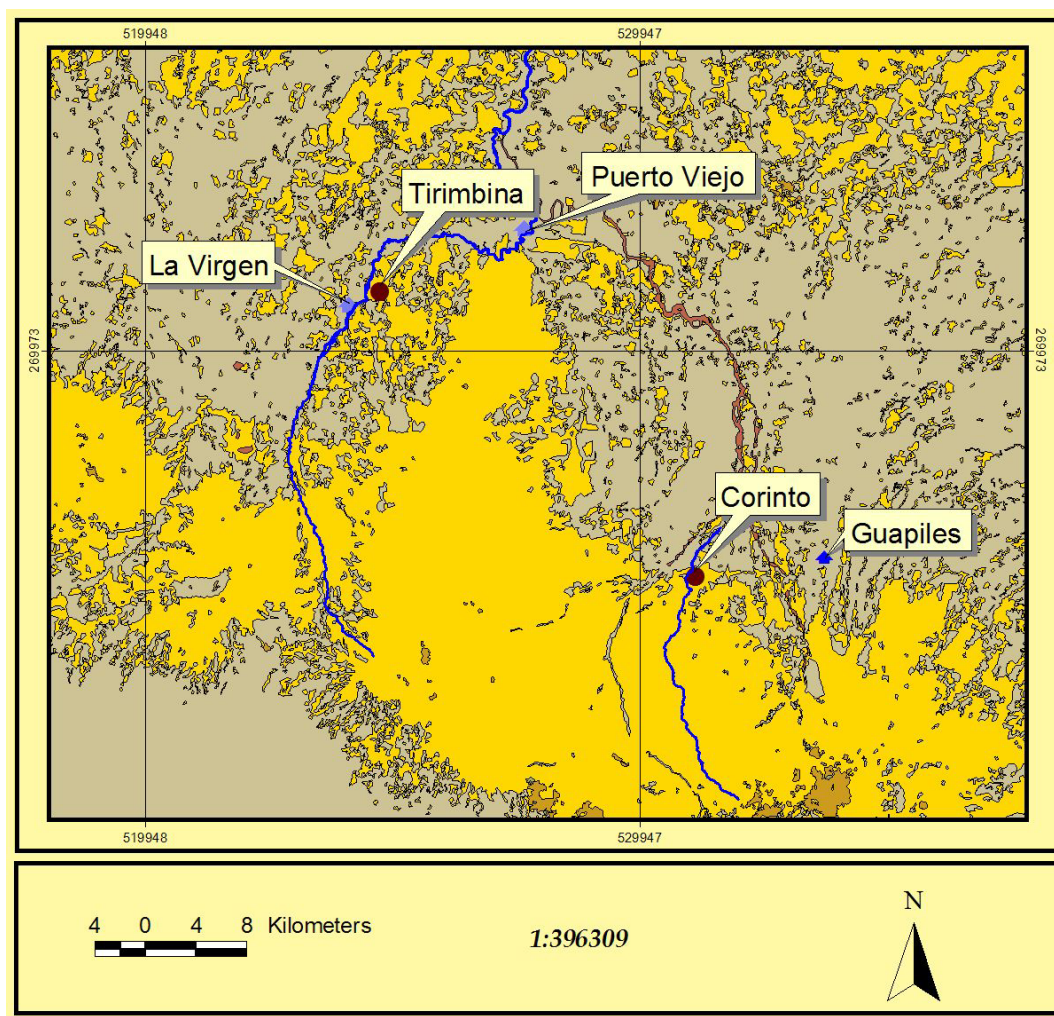


Figura 1. Localización geográfica del bosque muy húmedo tropical La Tirimbina y Corinto al noreste de Costa Rica. Mapa por JF. González y B. Salgado; fuente: Atlas de Costa Rica. 2004.



#### **4.2.2 Parcelas permanentes de muestreo**

Cada uno de los sitios estudiados tiene nueve parcelas de 180 m \* 180 m y en el centro está ubicada una parcela permanente de muestreo (PPM) de 1 ha (100 m \* 100 m) con una faja de amortiguamiento de 40 m de ancho (Finegan y Camacho 1999).

En La Tirimbina el área experimental es un cuadrado de 540 m \* 540 m (29,16 ha) con tres réplicas por tratamiento en un diseño en bloques completamente aleatorizado (Figura 2). El aprovechamiento forestal fue realizado a intervalos irregulares partir de los años 60, pero el primer tratamiento formal fue un aprovechamiento selectivo de madera ejecutado con criterio de sostenibilidad en toda el área en los años 1989 y 1990 (parcelas 2, 4 y 8). El segundo fue el tratamiento silvicultural de refinamiento-liberación aplicado en 1991, donde el refinamiento consistió en el anillamiento de todos los árboles no comerciales con diámetro superior a 40 cm exceptuando los que tenían alguna importancia ecológica, y la liberación consistió en el anillamiento de los árboles cercanos a los deseables de futura cosecha con diámetros iguales o superiores a estos (parcelas 3, 5 y 9). El tercer tratamiento fue aplicado en 1992 y consistió en la formación de un dosel protector con el objetivo de mantener un dosel continuo eliminando las copas inferiores mejorando las condiciones lumínicas de las especies comerciales demandantes de luz (parcelas 1, 6 y 7) (Finegan y Camacho 1999).

En Corinto las parcelas fueron distribuidas según un criterio fisiográfico, y al igual que en Tirimbina, hay nueve parcelas con tres repeticiones por tratamiento. El primer tratamiento es el bosque sin ningún aprovechamiento forestal (parcelas 2, 7 y 8). El segundo es con aprovechamiento forestal (parcelas 5, 6 y 9) y el tercero tiene aprovechamiento forestal y tratamiento silvicultural (parcelas 1, 3 y 4) (Quirós 1998) (Figura 2).

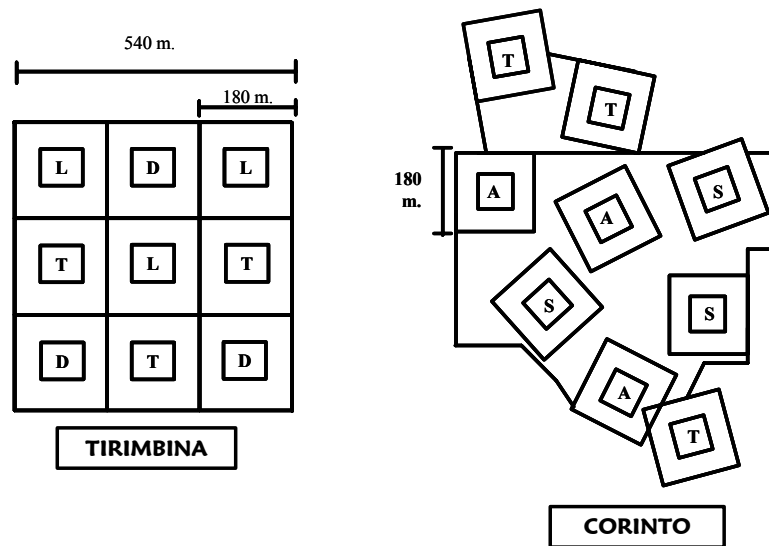


Figura 2. Esquema de la disposición de las parcelas permanentes evaluadas en el bosque primario en La Tirimbina y en Corinto. Parcelas Tirimbina: T parcelas con aprovechamiento, L parcelas con aprovechamiento y tratamiento silvicultural, D parcelas con aprovechamiento y dosel protector (no fueron muestreadas), y parcelas Corinto: T parcelas sin aprovechamiento forestal; A parcelas con aprovechamiento forestal; S parcelas con aprovechamiento forestal y tratamiento silvicultural.

Las parcelas donde se realizó el tratamiento de dosel protector en La Tirimbina no fueron incluidas en los análisis por que ahí se eliminaron totalmente los doseles intermedios, imposibilitando la toma de los datos de interés; también se excluyeron dos parcelas de Corinto porque no se ajustaban al diseño experimental. En total se utilizaron 13 parcelas permanentes (6 Tirimbina y 7 Corinto), que fueron sometidas a intervención por actividades de manejo forestal obteniendo un gradiente de perturbación (para explicación detallada ver metodología artículo II).

### 4.2.3 Rasgos funcionales

#### 4.2.3.1 Identificación de rasgos funcionales

Se elaboró un listado de todas las especies leñosas existentes en las 13 parcelas permanentes a excepción de las lianas. A las especies se les identificaron los siguientes rasgos funcionales: i) estrato, ii) tipo de dispersión, iii) agente polinizador, iv) sistema sexual y v) tasa de crecimiento, y después de los análisis de información primaria y secundaria, se consultó al especialista Nelson Zamora del Herbario del INBio quien verificó y completó la información para todos los rasgos funcionales de las especies en estudio.

Algunos autores (Condit *et al.* 1996, Gitay *et al.* 1999) han utilizado el reclutamiento y la tasa de mortalidad como rasgos para determinar tipos funcionales de especies arbóreas, pero en la mayoría de los casos la baja abundancia de muchas especies ha imposibilitado determinar estos rasgos, por lo tanto estas variables no se tuvieron en cuenta como rasgos para la identificación de los TFP, pero si serán analizadas como variables respuesta a la perturbación. Los procedimientos para la asignación de los rasgos funcionales se describen a continuación.

#### **4.2.3.2 Estrato**

De acuerdo a la altura en la madurez reproductiva, las especies pueden ser ubicadas en los siguientes estratos propuestos por Finegan *et al.* (1999): arbóreo inferior ( $\leq 4,9$  m), arbóreo medio (5 – 24,9 m), arbóreo superior (25 – 34,9 m) y emergente ( $\geq 35$  m), y la asignación de las especies a estos rangos se realizó con la colaboración de Zamora (Comunicación personal) y mediante la revisión de especímenes en la base de datos del *Missouri Botanical Garden* (<http://mobot.mobot.org/W3T>), que estaban registradas bajo las mismas condiciones ecológicas del área de estudio.

#### **4.2.3.3 Agente dispersor**

La asignación de los agentes dispersores a las especies se realizó mediante revisión de información secundaria (Croat 1978, Snow 1981, van Roosmalen 1985, Vargas 2000, Chazdon *et al.* 2003), y se dividió en cinco categorías: anemocoria (viento), hidrocoria (agua), autocoria (explosiva y gravedad) y zoocoria con dos categorías: fauna voladora y no voladora.

Muchas especies no presentaron información secundaria sobre este rasgo, por lo cual se utilizaron los síndromes de dispersión descritos por Judd *et al.* (1999): i) anemocoria, los frutos y las semillas tienen estructuras aladas con copetes o pelos; ii) hidrocoria, generalmente los frutos y/o las semillas son pequeños, secos y duros, y muchos tienen espinas o proyecciones como estructuras de anclaje, cobertura pegajosa o baja densidad y así la habilidad de flotar; iii) dispersión por fauna no voladora, presenta frutos de colores anaranjado, amarillo, café o verde, por estar protegidos y por presentar gran tamaño; iv) dispersión por fauna voladora (aves y murciélagos), tienen colores blanco, rojo o negro, sin protección, son drupas o bayas carnosas.

#### **4.2.3.4 Tipo de polinizador**

La polinización puede ser de dos tipos, abiótica, que tiene lugar por la acción del viento (anemófila) o del agua (hidrófila) y biótica, que se da por animales (Murcia 2002), pero como la mayoría de las especies de plantas son visitadas por diferentes especies de fauna se dificulta establecer cuales especies son visitantes y cuales son los polinizadores efectivos (Kress y Beach 1994). Por esta razón se decidió agrupar los agentes polinizadores en cuatro grandes grupos: insectos, aves, mamíferos (murciélagos) y viento. Los mamíferos no voladores no fueron incluidos en la lista debido a que la transferencia efectiva de polen no ha sido comprobada (Bawa 1990). Debido a la falta de información secundaria se utilizó la descripción de algunos síndromes de polinización que están determinados por la correspondencia existente entre características como la forma y el color de la flor y el animal visitante, y aunque estos síndromes no implican necesariamente interacciones específicas entre la planta y el animal evidencian de manera general el tipo de interacción existente (Murcia 2002). Los síndromes fueron descritos por Judd *et al.* (1999): i) polinización por insectos, las mariposas nocturnas visitan flores blancas con aromas fuertes y dulces, las mariposas diurnas visitan flores con colores brillantes y con aromas frescos y las abejas visitan flores de colores azul, púrpura o amarillo con aromas frescos pero fuertes que abren durante el día; ii) aves, las flores presentan colores brillantes a menudo rojizos con corolas tubulares, sin aroma que abren durante el día; iii) murciélagos, las flores son generalmente blancas con aromas fuertes que abren durante la noche.

#### **4.2.3.5 Sistema sexual**

Murcia (2002) identifica nueve categorías de sistemas sexuales, pero debido a la falta de información las especies fueron clasificadas en cuatro categorías generales: hermafroditas (flores bisexuales); dioicas (flores masculinas y femeninas en árboles separados); monoicas (flores femeninas y masculinas en la misma planta) y polígamas (flores bisexuales y unisexuales en la misma planta). En todos los casos el sistema sexual fue identificado revisando artículos y floras especializadas. Para diez especies se registró información incongruente sobre el sistema sexual, es decir tenían asignadas más de un tipo de sistema reproductor, por lo cual se escogió el rasgo que registró el mayor número de referencias bibliográficas, y para los casos que la incongruencia incluía el tipo de reproducción polígama

esta fue escogido con el objetivo de incrementar la variabilidad de los estados de rasgo (Chazdon *et al.* 2003).

#### **4.2.3.6 Tasa de crecimiento**

Este rasgo se identificó siguiendo la metodología propuesta por Finegan *et al.* (1999), donde utilizaron la mediana y el primer y tercer cuartil de los incrementos anuales de dap, debido a que captan mejor que la media la distribución de incrementos entre árboles en bosques densos, y además son menos sensibles al error de medición que el mínimo o máximo. Se utilizaron los datos de las parcelas permanentes de Tirimbina durante los periodos de 1988-2003, y para Corinto los años 1992-2000, también se tuvieron en cuenta datos de cuatro parcelas de bosque secundario en Tirimbina para los años 1987-2003, que son adyacentes al bosque aprovechado. En este análisis los datos no fueron separados por tratamiento silvicultural, debido a que el objetivo era evidenciar el potencial de crecimiento de cada especie, es decir, estas variaciones muestran cuanto puede incrementar una especie a diferentes condiciones en una misma área.

La información de la base de datos fue depurada eliminando todos los individuos que presentaron incrementos menores a -2 mm, asumiendo que esto es un error de medición (Alder 1995). La mediana, el primer y el tercer cuartil de los incrementos diamétricos fueron utilizados para caracterizar cada especie, con los cuales se realizó un análisis de conglomerados utilizando el método Ward y la distancia Euclidiana, y se aplicó la prueba de Pseudo-T y el análisis LSD-Fisher para determinar el número de grupos definitivo. En el análisis se incluyeron todas las especies que presentaron incrementos para tres individuos o más y las que presentaron menos individuos fueron asignadas a los grupos de crecimiento resultantes usando el procedimiento de análisis discriminante. Las palmas por no presentar incrementos diamétricos fueron asignadas a la clase de crecimiento muy lento. Todos los análisis se realizaron con el software estadístico SAS (2001).

Finalmente, se realizaron análisis de tablas de contingencia y análisis de correspondencia para determinar las asociaciones significativas existentes entre los rasgos funcionales evaluados. Para los mecanismos de dispersión y polinización, debido a su condición de no excluyentes, se realizaron los análisis de tablas de contingencia para cada estado de rasgo.

#### **4.2.4 Reconstrucción filogenética y mapeo de rasgos funcionales**

Para evaluar si los rasgos funcionales evaluados presentaban asociación filogenética, es decir, estaban agrupados en determinadas familias y/o géneros, se realizaron análisis de tablas de contingencia. Los mecanismos de dispersión y polinización no fueron analizados debido a que su condición de caracteres no excluyentes no permite realizar este análisis.

#### **4.2.5 Identificación de tipos funcionales de las especies arbóreas**

Para la construcción de los tipos funcionales se utilizó el análisis de conglomerados, el cual ha sido propuesto por varios investigadores (Pillar y Sosinski 2003, Nygaard y Ejrnaes 2004, Louault *et al.* 2005). Las variables utilizadas fueron: el agente dispersor y el tipo de polinizador, que fueron transformadas a variables binarias por su condición de no excluyentes (*i.e.* una especie puede presentar más de un estado de rasgo, como polinización por aves e insectos); el sistema sexual que fue identificado con variables auxiliares; y el estrato y la tasa de crecimiento que fueron transformadas a categorías ordinales, donde el estrato presentó 4 categorías y la tasa de crecimiento cinco.

Con el objeto de identificar la mejor agrupación, se hicieron conglomerados con el método de Ward y encadenamiento promedio (*Average Linkage*), y las similitudes de Gower, Jaccard y DICE combinadas cada una con ocho diferentes algoritmos para transformar similitudes a distancias, y en todos los casos se agruparon las especies en tres, cuatro y cinco grupos. En total se analizaron 144 conglomerados.

Se escogió el algoritmo de Ward con la distancia de Gower y la transformación 1-abs (similitud) como la mejor agrupación, debido a que fue el que maximizó las varianzas entre grupos y las minimizó dentro de los grupos en comparación con los otros algoritmos, distancias y transformaciones. Como el rasgo tasa de crecimiento fue determinado para las especies raras con muy pocos individuos, lo que podría generar errores, se decidió evaluar si la presencia de estas especies raras podría estar modificando las agrupaciones. En este sentido, se realizaron conglomerados identificando tres, cuatro y cinco grupos con la totalidad de especies (317), las especies con más de 3 individuos (217) y las especies con más de 13 individuos (128). En todos los casos las agrupaciones fueron similares, por lo cual se decidió hacer los análisis de conglomerados con la totalidad de especies.

Para evaluar la distribución de los estados de rasgo en cada uno de los grupos identificados y evaluar si determinados estados de rasgo eran exclusivos de un grupo, se realizaron análisis de tablas de contingencia con el estadístico  $Chi^2$  para los conglomerados con tres, cuatro y cinco grupos realizados con la totalidad de las especies. Finalmente, para saber si los TFP identificados presentaban asociaciones con determinadas familias y géneros se realizaron análisis de tablas de contingencia.

#### ***4.2.6 Distribución de especies raras en los tipos funcionales identificados***

En el listado total de especies se identificaron las especies raras en toda el área de estudio (13 ha) a través de los periodos de tiempo evaluados. Se realizaron dos clasificaciones de especies raras: i) aquellas especies que presentaron tres individuos o menos en las 13 ha; y ii) aquellas especies que presentaron 13 individuos o menos (1 ind/ha) como lo proponen Hubbell y Foster (1986). Con ambos criterios se realizaron análisis de tablas de contingencia con la prueba de  $Chi^2$  para evaluar si las proporciones de especies raras estaban distribuidas de manera homogénea en los tipos funcionales. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el Software Infostat (2004).

### **4.3 Resultados**

#### ***4.3.1 Identificación de rasgos funcionales***

##### **4.3.1.1 Tasa de crecimiento**

La prueba t-student (SAS 2001) indicó seis grupos de acuerdo a sus tasas de crecimiento anuales como el número ideal de agrupaciones, pero al igual que en el trabajo realizado por Siteo (2000) para esta zona, se escogieron cinco grupos debido a la significancia biológica de los mismos y a que uno de los seis grupos originales estaba representado únicamente por 23 especies (7.25% del total). Estos grupos fueron denominados por Finegan *et al.* (1999) como: i) crecimiento muy lento; ii) crecimiento lento; iii) crecimiento moderado; iv) crecimiento rápido y v) crecimiento muy rápido.

La mediana y el tercer cuartil de la tasa de crecimiento observado diferenciaron estadísticamente los cinco grupos escogidos (LSD Fisher  $p \leq 0.05$ ), mientras que el primer

cuartil no generó diferencias significativas entre los grupos de crecimiento lento y crecimiento moderado (Cuadro 2). Este resultado coincide con lo registrado por Finegan *et al.* (1999) quienes encontraron que el primer cuartil fue el parámetro menos importante, posiblemente porque hace referencia únicamente al 25% del total de los datos registrados.

*Cuadro 2. Valores medios de los parámetros de incremento diamétrico anual (mediana, primer cuartil y tercer cuartil en mm/año) usados en la formación de los grupos.*

Grupo tasa crecimiento	Número especies	Parámetros tasa de crecimiento		
		Primer cuartil	Mediana	Tercer cuartil
<b>Muy lento</b>	56 (17.67%)	0.18 ± 0.03 (d)	0.66 ± 0.05 (e)	1.23 ± 0.09 (e)
<b>Lento</b>	91 (28.70%)	0.80 ± 0.05 (c)	1.71 ± 0.05 (d)	2.98 ± 0.10 (d)
<b>Moderado</b>	87 (27.44%)	1.00 ± 0.07 (c)	2.79 ± 0.09 (c)	5.28 ± 0.18 (c)
<b>Rápido</b>	57 (17.98%)	2.51 ± 0.11 (b)	4.55 ± 0.13 (b)	6.75 ± 0.31 (b)
<b>Muy rápido</b>	26 (8.20%)	4.91 ± 0.49 (a)	8.64 ± 0.52 (a)	12.85 ± 1.07 (a)

Letras diferentes indican diferencias significativas. (prueba LSD Fisher,  $p \leq 0.05$ )

Para la distribución de especies por tasa de crecimiento, se encontró que la mayoría perteneció a las tasas de crecimiento lento y moderado, seguido por las tasas de crecimiento rápida, muy lenta y muy rápida (Cuadro 2 y Anexo 1).

#### 4.3.1.2 Estrato

Para el rasgo estrato, más del 50% de las especies registradas pertenecieron al estrato arbóreo medio (5 y 24.9 m), le siguieron en orden descendente los estrato emergente, arbóreo superior y arbóreo inferior (Cuadro 3 y Anexo 1).



Cuadro 3. Número y porcentaje de especies en cada estado de rasgo funcional en los bosques de La Tirimbina y Corinto

Rasgos funcionales	Estado de rasgos	Número de especies por rasgo
<b>Estrato</b>	Arbóreo inferior	38 (11.98%)
	Arbóreo medio	168 (52.99%)
	Arbóreo superior	54 (17.03%)
	Emergente	57 (17.98%)
<b>Agente Dispersor</b>	Zoocoria (voladora)	250 (71.22%)
	Zoocoria (no voladora)	43 (12.25%)
	Anemocoria	29 (8.26%)
	Autocoria	25 (7.12%)
<b>Agente Polinizador</b>	Hidrocoria	4 (1.13%)
	Insectos	306 (86.93%)
	Aves	22 (6.25%)
	Viento	15 (4.26%)
<b>Sistema Sexual</b>	Mamíferos	9 (2.55%)
	Hermafrodita	205 (64.66%)
	Dioico	78 (24.60%)
	Monoico	25 (7.88%)
	Polígamo	9 (2.83%)

#### 4.3.1.3 Rasgos reproductivos

Para los agentes dispersores, la mayoría de las especies presentó semillas dispersadas por animales (zoocoria), siendo la dispersión por voladores la más común (Cuadro 3 y Anexo 1), le siguieron en orden de importancia la dispersión de semillas por viento (anemocoria), la autocoria y por último la hidrocoria. Para el tipo de polinizador, los insectos fueron el agente más común, seguido por las aves, el viento y los mamíferos. Debido a la carencia de información para determinar de manera exacta el polinizador real o el dispersor más efectivo, se utilizaron todos los estados de rasgos citados en la bibliografía, lo que ocasionó que la sumatoria de estos rasgos no fuera 317 especies (Cuadro 3 y Anexo 1).

Para el tipo de sistema sexual, las especies que por bibliografía registraron más de un tipo de sistema reproductor fueron asignadas a los siguientes rasgos: i) polígamas, *Allophylus psilospermus* (Sapindaceae), *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Cinnamomum chavarrianum* (Lauraceae), *Cinnamomum cinnamomifolium* (Lauraceae), *Cupania glabra* (Sapindaceae) y *Talisia nervosa* (Sapindaceae); ii) dioicas, *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Siparuna guianensis* (Monimiaceae), y *Garcinia intermedia* (Clusiaceae); y iii) hermafroditas, *Pouteria durlandii* (Sapotaceae). A nivel de distribución de especies, el sistema sexual estuvo dominado por las especies hermafroditas, seguido por las especies dioicas, las monoicas y las polígamas (Cuadro 3 y Anexo 1).

### **4.3.2 Interacciones entre rasgos funcionales**

#### **4.3.2.1 Relación entre tasa de crecimiento y estrato**

El estrato y la tasa de crecimiento mostraron asociaciones significativas para la totalidad de las especies ( $\chi^2 = 50.40$ ,  $p < 0.0001$ ), al excluir de los análisis las especies con tres individuos o menos en las 13 ha ( $\chi^2 = 38.79$ ,  $p = 0.0001$ ) y las especies raras ( $\leq 13$  ind/13 ha) ( $\chi^2 = 39.96$ ,  $p = 0.0001$ ).

A nivel general se observó que los estratos inferiores presentaron gran porcentaje de especies con crecimiento lento, y los estratos arbóreo superior y emergente mayor porcentaje de especies con altas tasas de crecimiento; pero llama la atención el bajo porcentaje de especies del estrato arbóreo superior con tasas de crecimiento muy rápidas, y su ausencia al excluir las especies raras (1 indv/ha) (Figura 3). Por otro lado, en los estratos superiores también se registró un alto porcentaje de especies de crecimiento muy lento; y se observó reducción en el porcentaje de especies de estratos inferiores al incrementar la tasa de crecimiento, exceptuando cuando se excluyeron las especies raras catalogadas con 13 individuos o menos, en donde la ausencia de individuos en los estratos arbóreo inferior y superior hizo que el porcentaje de especies del estrato arbóreo medio fuera muy alto (Figura 3 y Figura 4).

Se puede concluir que los patrones de distribución del rasgo estrato por tasa de crecimiento se mantuvieron al eliminar las especies raras de los análisis (independientemente del criterio seleccionado), lo que sugiere que el cálculo de las tasas de crecimiento con muy pocos individuos no está alterando los patrones generales de correlación entre estos rasgos (Figura 3). Finalmente, el análisis de correspondencias mostró asociaciones entre el estrato emergente y la tasa de crecimiento muy rápida, y entre el estrato arbóreo superior con las tasas de crecimiento rápida y muy lenta (Figura 4), asociaciones que ya habían sido mencionadas.

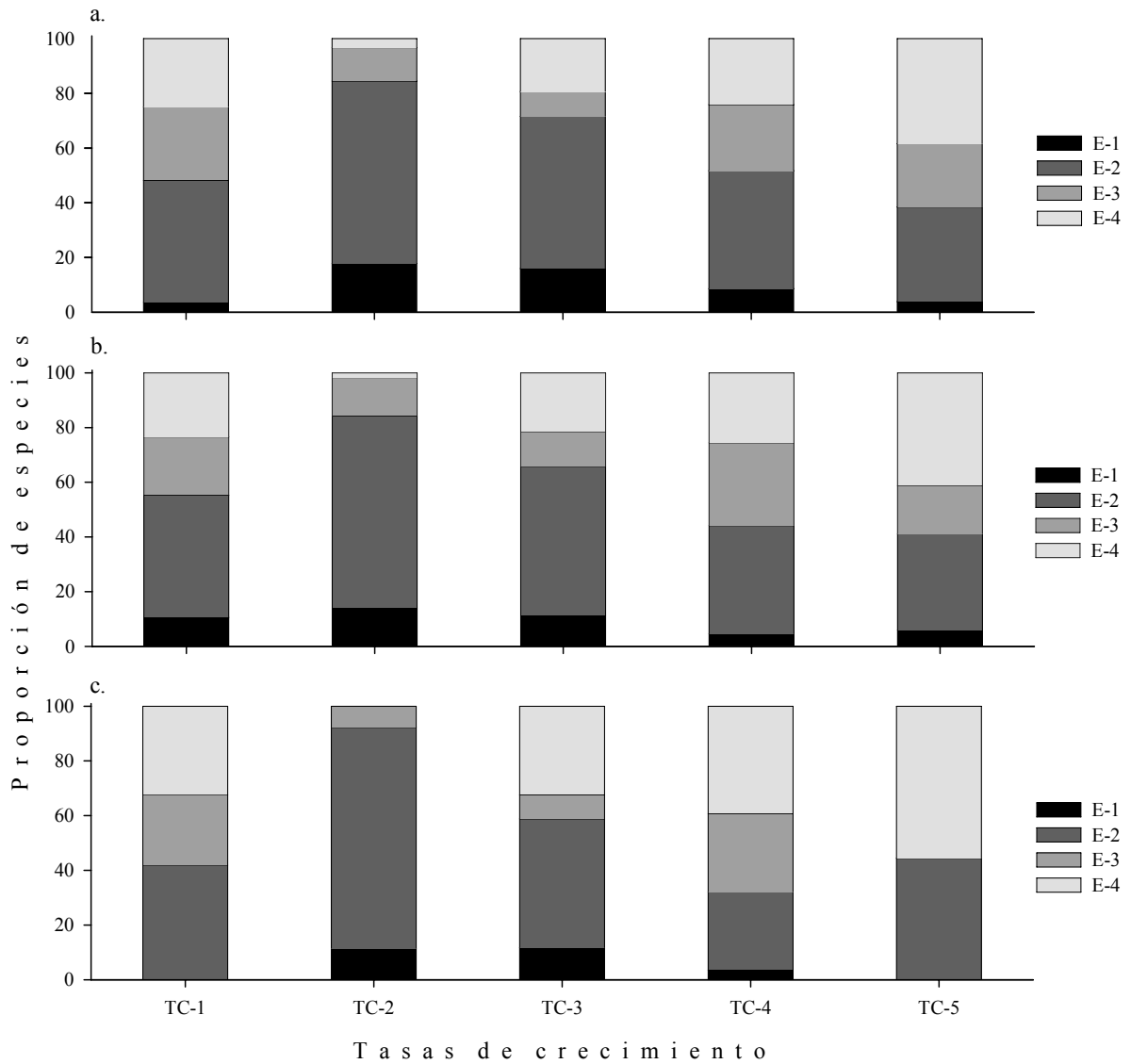


Figura 3. Proporción de especies en cada grupo de incremento diamétrico pertenecientes a las diferentes categorías de estrato: a) análisis con la totalidad de las especies. b) análisis sin especies raras ( $\leq 3$  individuos). c) análisis sin especies raras ( $\leq 13$  individuos). E-1 estrato arbóreo inferior; E-2 estrato arbóreo medio; E-3 estrato arbóreo superior; E-4 estrato emergente; TC-1 tasa de crecimiento muy lenta; TC-2 tasa de crecimiento lenta; TC-3 tasa de crecimiento moderada; TC-4 tasa de crecimiento rápida; TC-5 tasa de crecimiento muy rápida.

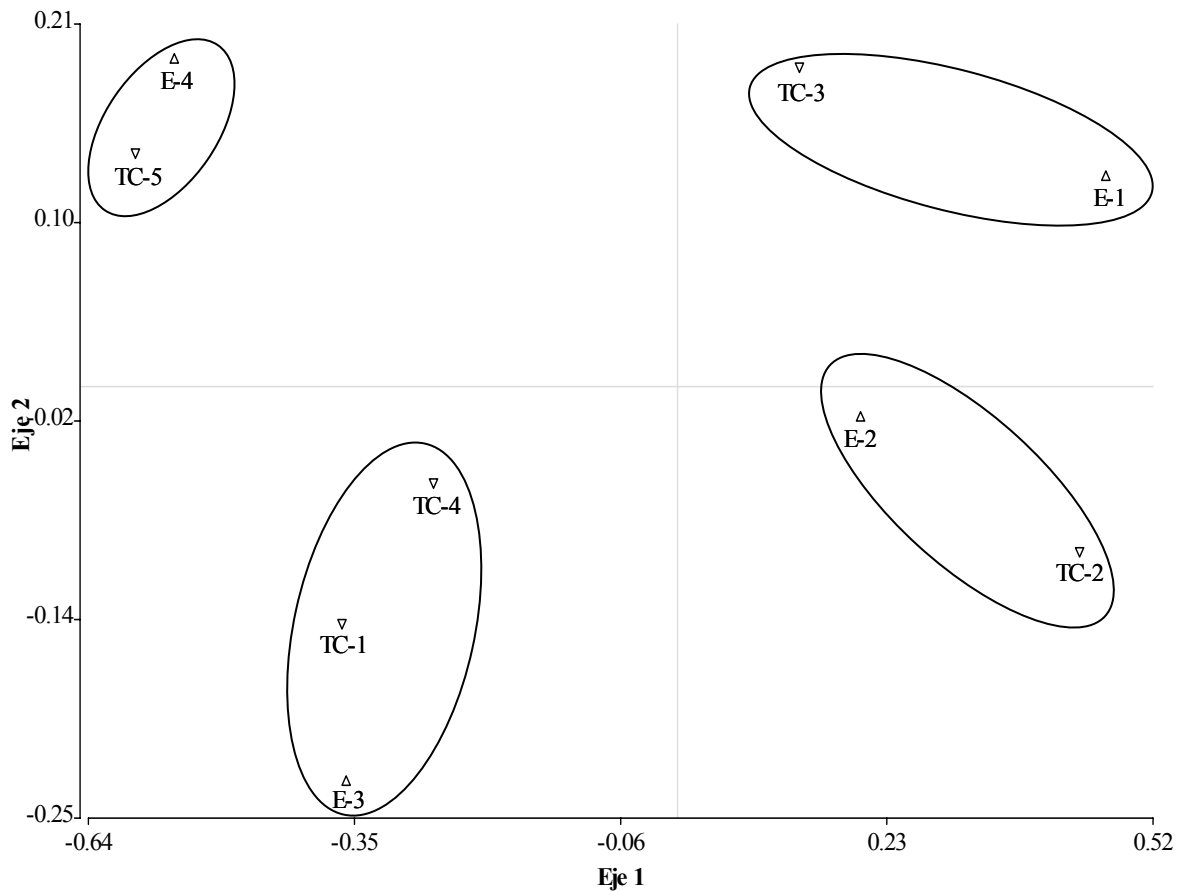


Figura 4. Análisis de correspondencia entre tasa de crecimiento y estrato. E-1 estrato arbóreo inferior; E-2 estrato arbóreo medio; E-3 estrato arbóreo superior; E-4 estrato emergente; TC-1 tasa de crecimiento muy lenta; TC-2 tasa de crecimiento lenta; TC-3 tasa de crecimiento moderada; TC-4 tasa de crecimiento rápida; TC-5 tasa de crecimiento muy rápida.

#### 4.3.2.2 Relación entre tasa de crecimiento y estrato con los rasgos reproductivos dispersión, polinización y sistema sexual

Ni el rasgo estrato ni la tasa de crecimiento mostraron asociaciones significativas con el sistema sexual ( $\chi^2 = 1.95$ ,  $p = 0.9923$  y  $\chi^2 = 19.29$ ,  $p = 0.0818$  respectivamente), pero se observó que para el rasgo estrato, el sistema sexual monoico estuvo mejor representado en el arbóreo superior mientras que las flores hermafroditas repartidas en todos los estratos (Figura 5, Figura 6).

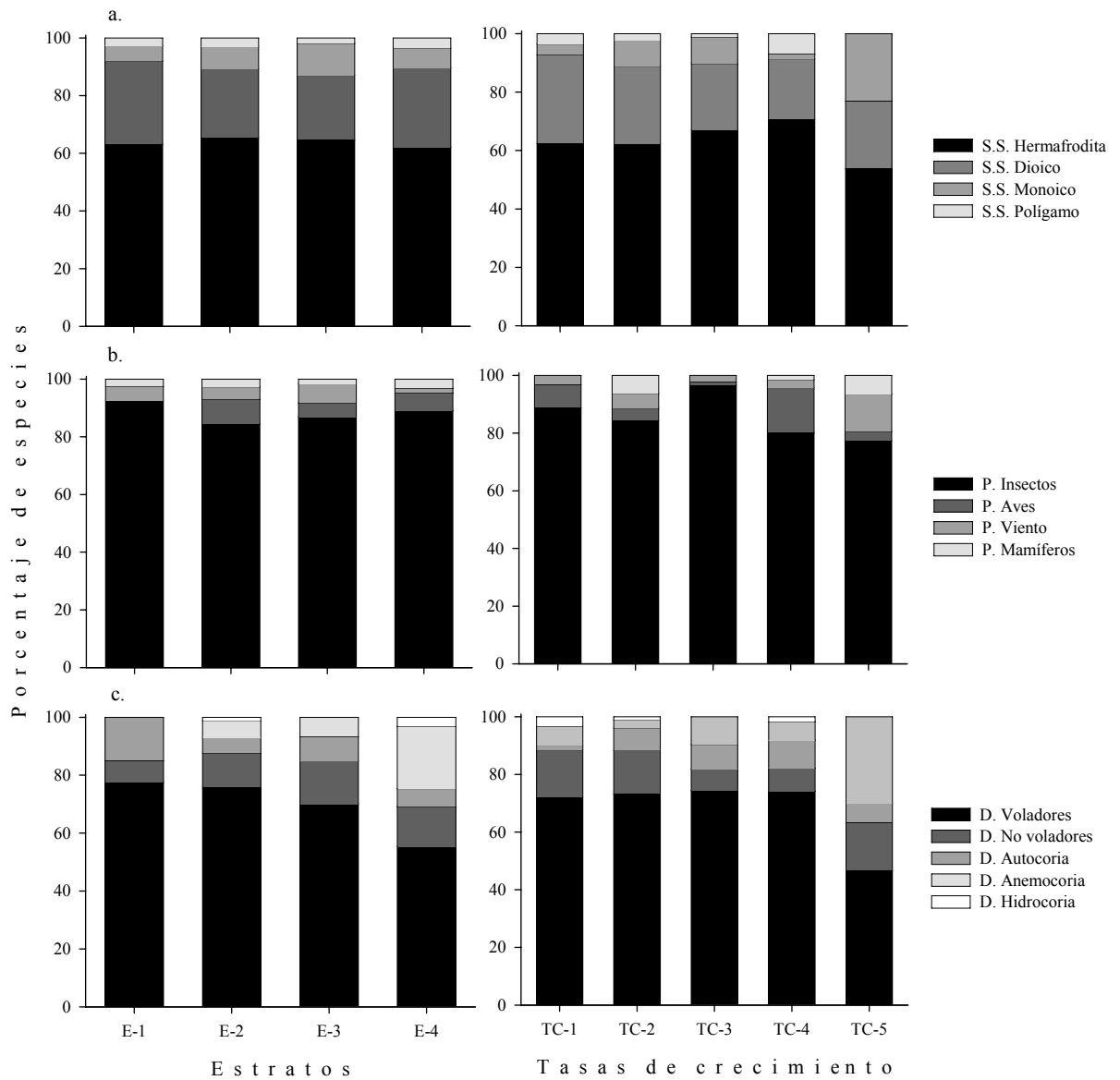


Figura 5. Proporción de especies según: a) sistema sexual; b) agente polinizador; c) agente dispersor para cada grupo de incremento diamétrico (columna 1) y estrato (columna 2). E-1 estrato arbóreo inferior; E-2 estrato arbóreo medio; E-3 estrato arbóreo superior; E-4 estrato emergente; TC-1 tasa de crecimiento muy lenta; TC-2 tasa de crecimiento lenta; TC-3 tasa de crecimiento moderada; TC-4 tasa de crecimiento rápida; TC-5 tasa de crecimiento muy rápida.

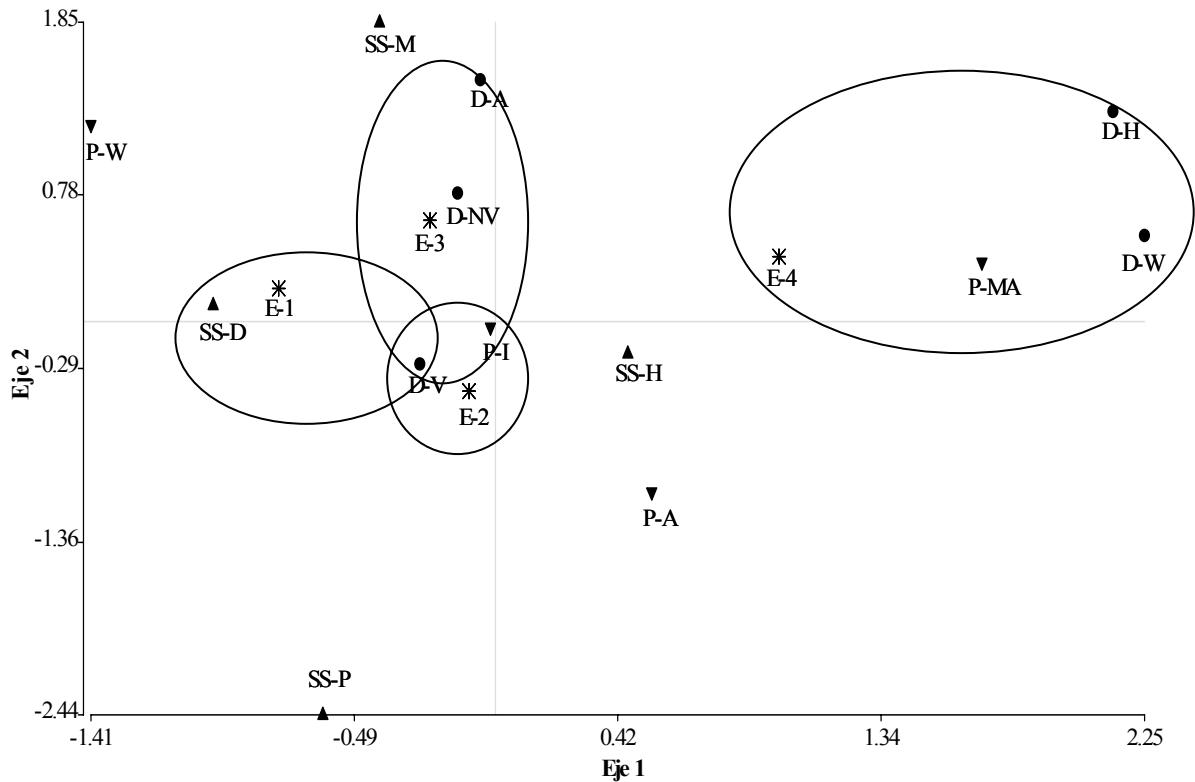


Figura 6. Análisis de correspondencias entre los estratos y los rasgos reproductivos. E-1 estrato arbóreo inferior; E-2 estrato arbóreo medio; E-3 estrato arbóreo superior; E-4 estrato emergente; SS-H sistema sexual hermafrodita; SS-D sistema sexual dioico; SS-M sistema sexual monoico; SS-P sistema sexual polígamo; P-I polinización por insectos; P-A polinización por aves; P-W polinización por viento; P-MA polinización por mamíferos; D-V dispersión por animales voladores; D-NV dispersión por animales no voladores; D-W dispersión por viento; D-A dispersión por autocoria; D-H dispersión por hidrocoria.

Para el mecanismo de dispersión se registraron asociaciones significativas con los animales voladores, los cuales estuvieron asociados a los estratos inferiores con tendencia a disminuir la proporción de especies a medida que incrementa la altura total, y con la dispersión por viento la cual estuvo mejor representada en el estrato emergente (Cuadro 4). La dispersión por animales no voladores y por autocoria estuvo mejor representada en el estrato arbóreo superior y la hidrocoria fue más común en el estrato emergente (Figura 5 y Figura 6). Para el mecanismo de polinización solo se registraron asociaciones marginales con las aves (Cuadro 4), los insectos fueron el agente más común entre los estratos medios y superiores, el estrato arbóreo inferior no registró polinización por mamíferos voladores contrario al estrato emergente (Figura 5 y Figura 6).

Cuadro 4. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico  $\chi^2$  y valores p entre los mecanismos de dispersión y polinización con los estratos

Rasgo funcional	Presencia Ausencia	Número especies	Estrato				$\chi^2$	P
			E-1	E-2	E-3	E-4		
D-V	0	67	10.5%	38.8%	17.9%	32.8%	12.67	0.0054*
	1	250	12.4%	56.8%	16.8%	14.0%		
D-NV	0	274	12.8%	53.3%	16.4%	17.5%	1.88	0.5977
	1	43	6.9%	51.2%	20.9%	20.9%		
D-W	0	288	13.2%	54.5%	17.4%	14.9%	20.67	0.0001*
	1	29	0.0%	37.9%	13.8%	48.3%		
D-A	0	292	10.9%	54.1%	16.8%	18.2%	3.72	0.2930
	1	25	24.0%	40.0%	20.0%	16.0%		
D-H	0	313	12.1%	53.0%	17.3%	17.6%	3.90	0.2722
	1	4	0.0%	50.0%	0.0%	50.0%		
P-I	0	11	0.0%	81.8%	9.1%	9.1%	5.34	0.1487
	1	306	12.4%	51.9%	17.3%	18.3%		
P-A	0	295	12.8%	51.8%	17.3%	17.9%	6.59	0.0863**
	1	22	0.0%	68.2%	13.6%	18.2%		
P-W	0	302	11.9%	52.9%	16.6%	18.5%	2.22	0.5275
	1	15	13.3%	53.3%	26.7%	6.7%		
P-MA	0	308	12.0%	52.9%	17.2%	17.9%	0.32	0.9561
	1	9	11.1%	55.6%	11.1%	22.2%		

\* diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ); \*\* diferencias significativas ( $p \leq 0,10$ ). E-1 estrato arbóreo inferior; E-2 estrato arbóreo medio; E-3 estrato arbóreo superior; E-4 estrato emergente; D-V dispersión por animales voladores; D-NV dispersión por animales no voladores; D-W dispersión por viento; D-A dispersión por autocoria; D-H dispersión por hidrocoria; P-I polinización por insectos; P-A polinización por aves; P-W polinización por viento; P-MA polinización por mamíferos.

Para el rasgo tasa de crecimiento, el sistema sexual hermafrodita presentó menor abundancia en la tasa muy rápida y fue más frecuente en la tasas de crecimiento moderada y rápida, mientras que el sistema sexual monoico fue más común en la tasa de crecimiento muy rápida. Al nivel del mecanismo de dispersión se registraron asociaciones significativas con los animales voladores y con el viento, este último rasgo estuvo asociado a las especies con tasas de crecimiento muy rápidas (Cuadro 5). A nivel general se observó que la tasa de crecimiento muy rápida mostró una fuerte disminución de especies dispersadas por animales voladores y mayor número de especies dispersadas por viento, mientras que la hidrocoria estuvo pobremente representada en todas las tasas de crecimiento (Figura 5 y Figura 7). Para los mecanismos de polinización se registraron asociaciones con los insectos, las aves que estuvieron asociadas a la tasa de crecimiento rápida, y con los mamíferos que estuvieron asociados con la tasa de crecimiento lenta (Cuadro 5). La polinización por viento fue más común en la tasa de crecimiento muy rápida y la tasa de crecimiento moderada presentó pocas especies polinizadas por aves y alta dominancia de la polinización por insectos (Figura 5 y Figura 7).

Cuadro 5. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico  $\chi^2$  y valores p entre los mecanismos de dispersión y polinización con las tasas de crecimiento

Rasgo funcional	Presencia Ausencia	Número especies	Tasa crecimiento					$\chi^2$	p
			TC-1	TC-2	TC-3	TC-4	TC-5		
D-V	0	67	17.9%	19.4%	26.9%	17.9%	17.9%	10.88	0.0279*
	1	250	17.6 %	31.2%	27.6%	18.0%	5.6%		
D-NV	0	274	16.8%	27.4%	29.2%	18.9%	7.6%	6.46	0.1672
	1	43	23.3%	37.2%	16.3%	11.6%	11.6%		
D-W	0	288	18.1%	30.6%	27.1%	18.4%	5.9%	18.40	0.0010*
	1	29	13.8%	10.3%	31.0%	13.8%	31.0%		
D-A	0	292	18.8%	28.4%	27.1%	17.5%	8.2%	4.88	0.3000
	1	25	4.0%	32.0%	32.0%	24.0%	8.0%		
D-H	0	313	17.3%	28.8%	27.8%	17.9%	8.3%	4.59	0.3315
	1	4	50.0%	25.0%	0.0%	25.0%	0.0%		
P-I	0	11	0.0%	72.7%	0.0%	9.1%	18.2%	17.21	0.0018*
	1	306	18.3%	27.1%	28.4%	18.3%	7.8%		
P-A	0	295	17.3%	29.5%	29.2%	15.6%	8.5%	17.99	0.0012*
	1	22	22.7%	18.2%	4.5%	50.0%	4.6%		
P-W	0	302	17.8%	28.5%	28.2%	18.2%	7.3%	6.12	0.1907
	1	15	13.3%	33.3%	13.3%	13.3%	26.7%		
P-MA	0	308	18.2%	27.6%	28.3%	18.2%	7.8%	13.46	0.0092*
	1	9	0.0%	66.7%	0.0%	11.1%	22.2%		

\* diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ); \*\* diferencias significativas ( $p \leq 0,10$ ). TC-1 tasa crecimiento muy lenta; TC-2 tasa crecimiento lenta; TC-3 tasa crecimiento moderada; TC-4 tasa crecimiento rápida; TC-5 tasa crecimiento muy rápida; D-V dispersión por animales voladores; D-NV dispersión por animales no voladores; D-W dispersión por viento; D-A dispersión por autocoria; D-H dispersión por hidrocoria; P-I polinización por insectos; P-A polinización por aves; P-W polinización por viento; P-MA polinización por mamíferos.

A nivel general se puede afirmar la existencia de una asociación entre el estrato emergente y la tasa de crecimiento muy rápida con la polinización por mamíferos voladores y la dispersión por agua y viento, la cual se reflejó en todos los análisis de correspondencia (Figura 4, Figura 6 y Figura 7).



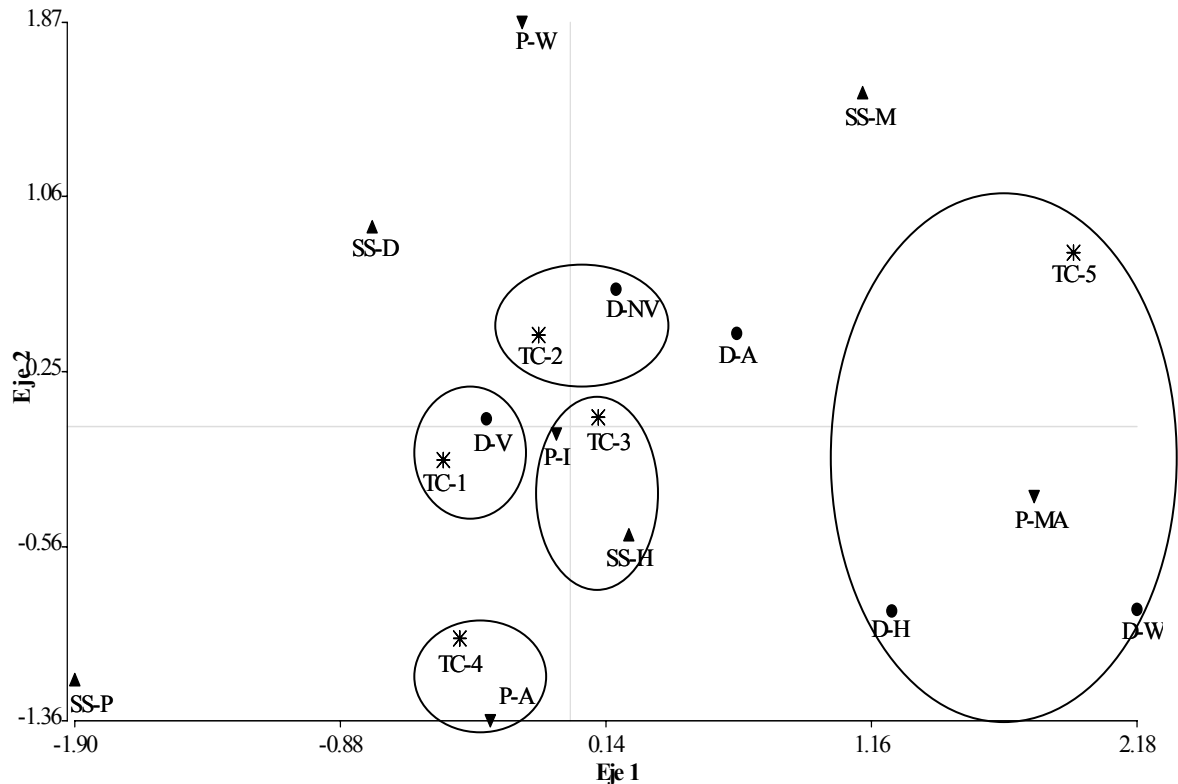


Figura 7. Análisis de correspondencias entre las tasas de crecimiento y los rasgos reproductivos. TC-1 tasa de crecimiento muy lenta; TC-2 tasa de crecimiento lenta; TC-3 tasa de crecimiento moderada; TC-4 tasa de crecimiento rápida; TC-5 tasa de crecimiento muy rápida; SS-H sistema sexual hermafrodita; SS-D sistema sexual dioico; SS-M sistema sexual monoico; SS-P sistema sexual polígamo; P-I polinización por insectos; P-A polinización por aves; P-W polinización por viento; P-MA polinización por mamíferos; D-V dispersión por animales voladores; D-NV dispersión por animales no voladores; D-W dispersión por viento; D-A dispersión por autocoria; D-H dispersión por hidrocoria.

#### 4.3.2.3 Rasgos reproductivos

Los análisis de correspondencia mostraron algunas tendencias, por ejemplo, la polinización por insectos dominó en todos los tipos de sistemas sexuales y cubrió la totalidad de las especies polígamas, todas las especies polinizadas por aves y ocho de las nueve especies polinizadas por mamíferos (murciélagos) presentaron sistema sexual hermafrodita, la polinización por viento estuvo asociada a las especies con sistema sexual dioico (Figura 8 y Figura 9).

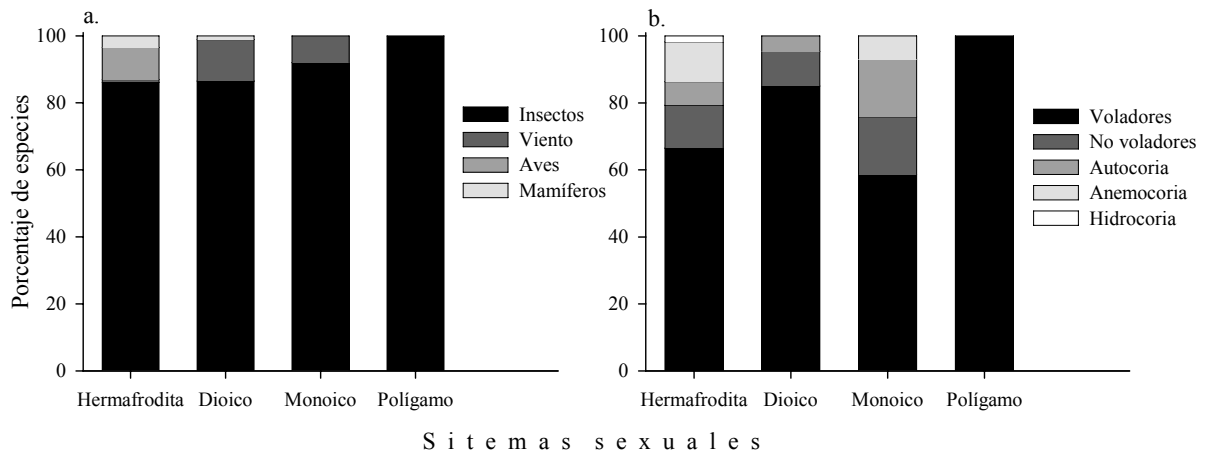


Figura 8. Distribución de: a) síndromes de polinización y b) síndromes de dispersión entre los sistemas sexuales.

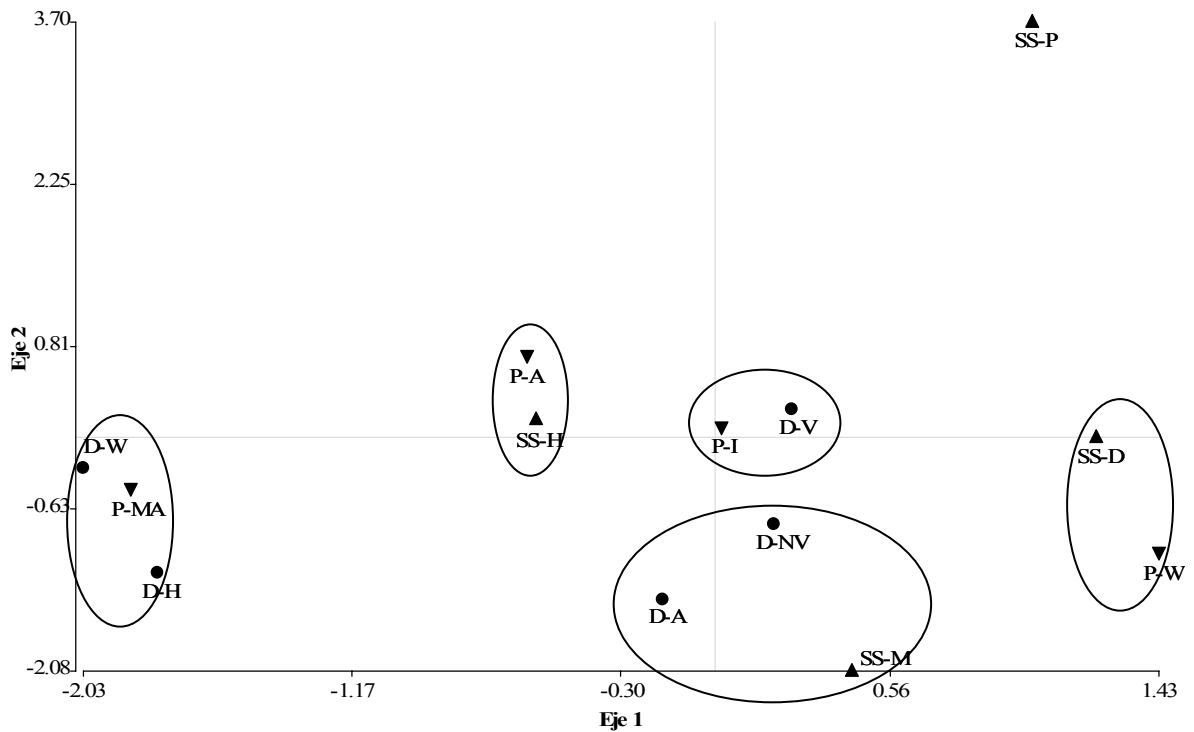


Figura 9. Análisis de correspondencias entre los rasgos reproductivos. SS-H sistema sexual hermafrodita; SS-D sistema sexual dioico; SS-M sistema sexual monoico; SS-P sistema sexual polígamo; P-I polinización por insectos; P-A polinización por aves; P-W polinización por viento; P-MA polinización por mamíferos; D-V dispersión por animales voladores; D-NV dispersión por animales no voladores; D-W dispersión por viento; D-A dispersión por autocoria; D-H dispersión por hidrocoria.

A nivel de los mecanismos de dispersión, la dispersión autócora y por animales no voladores fueron más comunes en las especies con sistema sexual monoico, mientras que la dispersión por viento estuvo ausente en las especies dioicas. La totalidad de las especies polígamas estuvieron dispersadas por fauna voladora, y la mayoría de las especies con síndrome de

anemocoria fueron hermafroditas, coincidiendo con lo registrado por Chazdon *et al.* (2003) para la misma zona de estudio (Figura 8 y Figura 9). El análisis de correspondencia confirmó las asociaciones existentes entre la polinización por mamíferos voladores y los agentes dispersores agua y viento (Figura 9), que a su vez estuvieron asociados con especies del estrato emergente.

### 4.3.3 Análisis filogenéticos

Estas asociaciones solo se realizaron para los rasgos funcionales estrato, sistema sexual y tasa de crecimiento, los cuales mostraron asociaciones a nivel de familia pero ningún rasgo mostró asociaciones a nivel de género (Cuadro 6).

Cuadro 6. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico  $\chi^2$  y valores  $p$  entre los rasgos funcionales y las familias y géneros

Rasgos funcionales	Familia		Género	
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P
Estrato	300.81	<0.0001	579.03	0.0867
Sistema sexual	421.27	<0.0001	557.16	0.2361
Tasa de crecimiento	351.3	<0.0001	668.32	0.8778

El rasgo estrato presentó asociación filogenética a nivel de familia, en donde el 58% de las especies del estrato arbóreo inferior estuvieron agrupadas en cinco familias de un total de 65: Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae y Rubiaceae; seis de las familias más diversas agruparon el 42% de las especies del estrato arbóreo medio: Annonaceae, Fabaceae, Flacourtiaceae, Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae; las familias Fabaceae, Lauraceae y Sapotaceae agruparon la mitad de las especies del estrato arbóreo superior; y el 25% de las especies del estrato emergente pertenecieron a dos familias: Fabaceae y Sapotaceae.

Para los rasgos agentes de dispersión y polinización se observaron algunas tendencias, por ejemplo la dispersión por animales voladores, que fue el agente más común, estuvo agrupado principalmente en cinco familias: Lauraceae (26 especies), Sapotaceae (15), Melastomataceae (13), Myrtaceae (8) y Burseraceae (7); el 68% de las especies dispersadas por animales no voladores perteneció a cinco familias, destacándose Chrysobalanaceae, Hippocastanaceae e Icacinaceae por tener únicamente este tipo de dispersión. El 58% de las especies que registraron autocoria pertenecieron a las familias Euphorbiaceae, Fabaceae y Elaeocarpaceae;

y el 66% de las especies polinizadas por viento estuvieron agrupadas en cinco familias, destacándose Combretaceae y Vochysiaceae por registrar únicamente este tipo de polinización. Para el agente polinizador las familias más diversas: Lauraceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Annonaceae y Meliaceae estuvieron en su totalidad polinizadas por insectos; el 78% de las especies polinizadas por mamíferos pertenecieron a la familia Bombacaceae; el 96% de las especies y el 82% de los géneros polinizados por aves perteneció a la familia Fabaceae, sin embargo, es importante aclarar que la mayoría de especies de esta familia también registró polinización por insectos, pero se desconoce cuales son los polinizadores efectivos. La polinización por viento estuvo agrupada en un 60% en las familias Cecropiaceae y Moraceae, pero al igual que en la polinización por aves, muchas especies también registraron polinización por insectos.

El sistema sexual mostró asociaciones a nivel de familia, donde el 67% de las especies polígamas pertenecieron a la familia Sapindaceae, mientras que el 60% de las especies monoicas estuvieron agrupadas en tres familias: Arecaceae, Euphorbiaceae y Moraceae. El 41% de las especies con sistema sexual dioico pertenecieron a seis familias, destacándose Burseraceae, Caricaceae, Cecropiaceae, Monimiaceae y Myristicaceae. A pesar que el sistema sexual hermafrodita estuvo representado en la mayoría de las familias, hubo 33 familias que únicamente presentaron este tipo de sistema sexual, en donde se destacan las familias Annonaceae, Apocynaceae, Bombacaceae, Fabaceae, Melastomataceae, Myrtaceae por presentar el mayor número de especies.

Por último, la tasa de crecimiento presentó asociación a nivel de familia, en donde el 43% de las especies con tasas de crecimiento muy lento estuvieron agrupadas en cuatro familias: Burseraceae, Fabaceae, Lauraceae y Sapotaceae; siete familias abarcaron el 48% de las especies con tasas de crecimiento lentas: Arecaceae, Bombacaceae, Fabaceae, Flacourtiaceae, Meliaceae, Moraceae y Rubiaceae; el 45% de las especies de crecimiento moderado estuvieron agrupadas en seis familias: Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Sapotaceae; las familias Fabaceae y Lauraceae abarcaron el 39% de las especies con tasas de crecimiento rápidas; y el 46% de las especies con tasas de crecimiento muy rápidas perteneció a las familias Cecropiaceae, Combretaceae, Lauraceae, Tiliaceae, Ulmaceae y Vochysiaceae.

#### ***4.3.4 Identificación de tipos funcionales de especies arbóreas***

Al realizar las agrupaciones de los TFP en tres, cuatro y cinco grupos con todos los rasgos funcionales, se observó que los rasgos reproductivos no lograron separar de manera coherente ninguno de estos grupos, por el contrario los rasgos estuvieron repartidos de manera casi homogénea en todos, a pesar de haber encontrado relaciones entre los rasgos reproductivos con la tasa de crecimiento y el estrato de manera independiente. Debido a esta “verticalidad” de los rasgos reproductivos, se decidió determinar los tipos funcionales basándose únicamente en dos rasgos: tasa de crecimiento y estrato. Estas agrupaciones realizadas con el método de Ward, la distancia de Gower y usando la transformación de similitud a distancia  $1 - \text{abs}(\text{similitud})$  identificaron cinco grupos como el número de agrupaciones ideal (Cuadro 7 y Anexo 3).

Con esta agrupación, el TFP-3, conformado por las especies de los estratos arbóreo medio y superior y las tasas de crecimiento de moderadas a muy rápidas presentó el mayor porcentaje de especies, seguido por el grupo de especies pertenecientes al estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento muy lenta y lenta (TFP-2), y por el grupo de especies en los estratos arbóreo superior y emergente con tasas de crecimiento lentas (TFP-4); mientras que las especies del estrato arbóreo inferior con todas las tasas de crecimiento (TFP-1) y las especies del estrato emergente con tasas de crecimiento rápidas (TFP-5) registraron los menores porcentajes de especies (Cuadro 7). En función del porcentaje de individuos, el grupo es especies del estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y rápidas registró los mayores valores, seguido por el TFP-2 y el TFP-4; y al igual que con el porcentaje de especies, el TFP-1 es el que registró los menores valores (Cuadro 7).

Cuadro 7. Tipos funcionales de especies arbóreas identificados usando análisis de conglomerados con los rasgos estrato y tasa de crecimiento en La Tirimbina y Corinto

Grupo funcional	Estados de rasgo		Número especies	Número individuos
	Estrato	Tasa de crecimiento		
1	Arbóreo inferior	Muy lenta	2	11
		Lenta	16	246
		Moderada	14	118
		Rápida	5	34
		Muy rápida	1	3
			<b>38 (11.99%)</b>	<b>412 (3.58%)</b>
2	Arbóreo medio	Muy lenta	25	1034
		Lenta	61	1261
				<b>86 (27.13%)</b>
3	Arbóreo medio	Moderada	48	1013
		Rápida	25	468
		Muy rápida	9	339
	Arbóreo superior	Rápida	14	423
		Muy rápida	6	15
			<b>102 (32.18%)</b>	<b>2258 (19.64%)</b>
4	Arbóreo superior	Muy lenta	15	630
		Lenta	11	545
		Moderada	8	56
	Emergente	Muy lenta	14	462
		Lenta	3	13
			<b>51 (16.08%)</b>	<b>1706 (14.84%)</b>
5	Emergente	Moderada	17	1240
		Rápida	13	2835
		Muy rápida	10	752
			<b>40 (12.62%)</b>	<b>4827 (41.98%)</b>

Para corroborar la agrupación realizada con la tasa de crecimiento y el estrato, se realizó un ANDEVA no paramétrico de Kruskal-Wallis con los tipos funcionales como tratamiento y los rasgos estrato y tasa de crecimiento, y para la posterior comparación de medias se utilizó la prueba de comparaciones múltiples desarrollada por Conover (1999) (Cuadro 8). Esta prueba mostró que utilizando únicamente el rasgo estrato, el número ideal de tipos funcionales sería tres, debido a que el análisis no diferenció los grupos 2 y 3, ni los grupos 4 y 5 (Cuadro 8); y al utilizar únicamente la tasa de crecimiento el análisis no diferenció los grupos 3 y 5, y los grupos 2 y 4 (Cuadro 8). A pesar que ambas agrupaciones separaron estadísticamente tres grupos, los grupos generados no fueron los mismos, por lo tanto utilizando ambos rasgos, tasa de crecimiento y estrato, se lograron diferenciar claramente los cinco grupos.

Cuadro 8. Prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para los cinco tipos funcionales identificados con los rasgos estrato y tasa de crecimiento

Tipos funcionales	Número especies	Estrato	p	Tasa crecimiento	P (K-W)
1	38	a		b	
2	86	b		a	
3	102	b	<0.0001	c	<0.0001
4	51	c		a	
5	40	c		c	

Letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ )

Es ampliamente reconocida la importancia de los mecanismos de dispersión en la recolonización después de las perturbaciones y el flujo genético sobre el paisaje (Díaz *et al.* 1999), por lo cual se decidió agregar este rasgo reproductivo a los tipos funcionales previamente identificados con los rasgos estrato y tasa de crecimiento (Cuadro 9).

Cuadro 9. Distribución de los mecanismos de dispersión en los TFP identificados con los rasgos funcionales estrato y tasa de crecimiento

Mecanismos de dispersión	TFP-1	TFP-2	TFP-3	TFP-4	TFP-5
Dispersión animales voladores	31 (77.5%)	75 (75.75%)	83 (75.45%)	38 (65.52%)	23 (52.27%)
Dispersión animales no voladores	3(7.5%)	16 (16.16%)	9 (8.18%)	8 (13.79%)	7 (15.91%)
Hidrocoria	0 (0%)	1 (1.01%)	1 (0.91%)	2 (3.45%)	0 (0%)
Autocoria	6 (15%)	4 (4.04%)	8 (7.27%)	5 (8.62%)	2 (4.55%)
Anemocoria	0 (0%)	3 (3.03%)	9 (8.18%)	5 (8.62%)	12 (27.27%)
<b>Total</b>	<b>40</b>	<b>99</b>	<b>110</b>	<b>58</b>	<b>44</b>

A nivel general se puede afirmar que la dispersión por animales voladores es el mecanismo individual más importante en todos los TFP, pero es más común en las especies de los estratos arbóreo medio con todas las tasas de crecimiento y arbóreo superior con tasas de crecimiento rápidas (TFP-2 y TFP-3). La dispersión por animales no voladores fue más importante en el TFP-2, mientras que la dispersión por viento lo fue en el TFP-5; y la dispersión por agua estuvo pobremente representada en todos los TFP (Cuadro 9).

Finalmente, el análisis de tablas de contingencia para determinar la existencia de ciertas asociaciones filogenéticas de los TFP, mostró que existe asociación a nivel de familia ( $\chi^2 = 369.22$ ,  $p < 0.0001$ ), por ejemplo, más de la mitad de las especies de la familia Fabaceae pertenecieron a los TFP-3 y TFP-5, Cecropiaceae solo fue registrada en el TFP-3; Arecaceae, Moraceae y Sapotaceae estuvieron principalmente asociadas a los TFP-2 y Lauraceae al TFP-3. No se registraron asociaciones a nivel de género ( $\chi^2 = 702.44$ ,  $p = 0.5935$ ), debido a que la mayoría presentaron pocas especies impidiendo registrar asociaciones, pero se registraron

algunas tendencias, por ejemplo el género *Guarea* (8 sp.) perteneció principalmente al TFP-2; *Inga* (18 sp.) a los TFP-2 y TFP-3; y *Ocotea* (11 sp.) al TFP-3.

#### **4.3.5 Proporción de especies raras en los tipos funcionales de especies arbóreas**

Se registraron 100 especies que estuvieron distribuidas en 39 familias y 73 géneros, que presentaron tres individuos o menos en las 13 ha; mientras que se registraron 189 especies que estuvieron distribuidas en 52 familias y 116 géneros de especies raras ( $\leq 13$  individuos en 13 ha). Bajo ambas categorías las mismas cuatro familias registraron el mayor número de especies: Lauraceae (9 géneros y 19 especies respectivamente), Fabaceae (8 y 19), Flacourtiaceae (8 y 11) y Rubiaceae (7 y 16), debido probablemente a que son las familias con mayor número de especies en la zona. Además, ninguna de las cuatro especies de la familia Cecropiaceae estuvo bajo esta categoría y por otra parte los géneros *Meliosma* con tres especies y *Ouratea*, *Ossaea*, *Rauvolfia*, *Sapium*, *Sorocea* y *Sterculia* con dos especies cada uno, presentaron todas sus especies bajo esta categoría.

Para probar la hipótesis que afirma que la proporción de especies raras no difiere entre los tipos funcionales se realizó un análisis de tablas de contingencia teniendo en cuenta las dos clasificaciones: i)  $\leq 3$  individuos/13 ha, y ii)  $\leq 13$  individuos/13 ha. Los análisis para la primera clasificación ( $\leq 3$  individuos) mostraron independencia de la proporción de especies raras y los tipos funcionales identificados ( $\chi^2 = 7.60$ ,  $p = 0.1073$ ) (Cuadro 10), donde el TFP-1 registró el mayor porcentaje de especies raras, seguidos por los TFP-2 y TFP-3. Teniendo en cuenta el segundo criterio ( $\leq 13$  individuos/13 ha), el análisis de tablas de contingencia mostró dependencia de la proporción de especies raras y los tipos funcionales identificados ( $\chi^2 = 21.29$ ;  $p = 0.0003$ ) (Cuadro 10), en donde el TFP-1 siguió presentando el mayor porcentaje de estas especies, pero le siguieron los TFP-3 y TFP-2. Es interesante observar que al cambiar de criterio, todos los TFP casi duplicaron el número de especies raras con excepción del grupo de especies del estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y rápidas (TFP-5), además en todos los casos este grupo funcional fue el que registró el menor porcentaje de especies bajo esta categoría (Cuadro 10).



Cuadro 10. Porcentaje de especies catalogadas como comunes y raras en los cinco tipos funcionales de especies arbóreas en Tirimbina y Corinto

Criterio especie rara	Especie	Tipos funcionales de especies arbóreas					Total	$\chi^2$ ; p
		1	2	3	4	5		
≤ 3 individuos	Comunes	20 (52.63%)	57 (66.27%)	70 (68.62%)	39 (76.47%)	31 (77.5%)	217	$\chi^2 = 7.60$ p = 0.1073
	Raras	18 (47.37%)	29 (33.72%)	32 (31.37%)	12 (23.53%)	9 (22.5%)	100	
	<b>Total</b>	<b>38</b>	<b>86</b>	<b>102</b>	<b>51</b>	<b>40</b>	<b>317</b>	
< 13 individuos	Comunes	5 (13.15%)	31 (36.04%)	32 (31.37%)	23 (45.09%)	27 (67.5%)	128	$\chi^2 = 21.29$ p = 0.0003
	Raras	33 (86.85%)	55 (63.95%)	70 (68.62%)	28 (54.90%)	13 (32.5%)	189	
	<b>Total</b>	<b>38</b>	<b>86</b>	<b>102</b>	<b>51</b>	<b>40</b>	<b>317</b>	

A nivel de la distribución de los rasgos funcionales se encontró, bajo ambos criterios de rareza (≤ 3 individuos y < 13 individuos), que la mayoría de las especies raras pertenecieron al estrato arbóreo medio (50% y 50.98% respectivamente), con tasas de crecimiento moderadas (26.13% y 31.42%), dispersión por animales voladores (72.9% y 76%), polinización por insectos (88.68% y 90.36%) y sistema sexual hermafrodita (67% y 69.57%).

## 4.4 Discusión

### 4.4.1 Distribución de los rasgos funcionales en las especies identificadas

Los estados de rasgos más comunes en los bosques estudiados fueron el estrato arbóreo inferior, la dispersión por animales voladores, la polinización por insectos, las flores hermafroditas y la tasa de crecimiento lento. Los resultados de los rasgos reproductivos (agente polinizador, sistema sexual y síndrome de dispersión) coincidieron con lo reportado por otros estudios en bosques tropicales (Bawa 1990, Ibarra-Manríquez y Oyama 1992, Kress y Beach 1994), pero existe poca información respecto a la tasa de crecimiento de especies arbóreas y su relación con otros rasgos funcionales.

Los resultados encontrados para los sistemas sexuales también habían sido reportados por Bawa *et al.* (1985a) en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica, Ibarra-Manríquez y Oyama (1992) en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas en México y Kress y Beach (1994) también en La Selva, quienes encontraron que las flores hermafroditas dominaron los bosques con porcentajes superiores al 60%, seguidas por las especies dioicas y las monoicas;

pero estos resultados difirieron con lo reportado para Barro Colorado donde las especies dioicas solo alcanzaron el 9% de las especies (Croat 1978). En todos los estratos las especies con flores monoicas fueron escasas pero estuvieron principalmente agrupadas en las familias Araceae, Moraceae y Euphorbiaceae. En La Selva se registró el mismo comportamiento pero el sotobosque registró un mayor número de especies con este sistema sexual (Kress y Beach 1994), contrario a lo encontrado en este estudio debido probablemente a que solo se evaluaron especies arbóreas con  $\text{dap} \geq 10$  cm y que por lo tanto no se tuvieron en cuenta familias monoicas como Araceae y Cyclanthaceae.

A nivel de agentes polinizadores, más del 95% de las especies presentaron polinización animal siendo los insectos el agente más común. La polinización registró algunos patrones a través de los estratos del bosque, pero es importante aclarar que la ubicación y forrajeo de los visitantes a un estrato determinado no es rígida (Bawa *et al.* 1985b). Por ejemplo, se encontró mayor porcentaje de especies polinizadas por insectos en el estrato arbóreo inferior, lo que coincide con lo reportado por Bawa (1990) quien afirma que los lepidópteros nocturnos son vectores importantes de los estratos inferiores del bosque, especialmente para algunos géneros de la familia Rubiaceae (*Psychotria*, *Faramea*); pero es ampliamente conocido el papel de las abejas medianas a grandes en la polinización de las especies del estrato superior y emergente del bosque (Bawa *et al.* 1985b, Bawa 1990), desafortunadamente la falta de información detallada sobre el grupo de insectos polinizadores no permitió hacer análisis sobre su estratificación en el bosque.

Se encontró que el estrato arbóreo medio (5 – 25 m) presentó el mayor porcentaje de especies polinizadas por aves (8.51%) contrastando con el estrato arbóreo superior que registró la mitad (4.92%), lo que coincidió nuevamente con lo registrado por Bawa *et al.* (1985b) para la Estación Biológica La Selva; sin embargo, al igual que en el caso del sistema sexual monoico estos porcentajes podrían cambiar al incluir en los análisis otras formas de vida. Por ejemplo la polinización por colibríes es común en las familias Bromeliaceae, Gesneriaceae y Passifloraceae, las cuales no tienen representación en los estratos arbóreos (Bawa *et al.* 1985b). La estratificación de los polinizadores puede estar afectada por el riesgo de predación, el cual es mayor en los estratos superiores del bosque. Por ejemplo, las abejas medianas a grandes que visitan los estratos emergentes del bosque tienen eficientes mecanismos de defensa, la tendencia a forragear en grandes grupos y un excelente poder de vuelo (Bawa *et al.*

1985b), características que no presentan los colibríes, como principales polinizadores del grupo de aves, lo que puede limitarlos para alcanzar dichos estratos.

Otras relaciones encontradas para la polinización se registraron con el sistema sexual, donde el 73.3% de las especies polinizadas por viento estuvieron asociadas a especies con sistema sexual dioico, relación que también fue registrada por Bawa *et al.* (1985b) y Kress y Beach (1994) en bosques lluviosos tropicales y por Bullock (1994) en un bosque seco en México. Algunos autores afirman que este tipo de polinización es poco frecuente, lo que coincide con este estudio donde únicamente el 4.3% de las especies registraron este tipo de polinización. Murcia (2002) afirma que esto puede deberse a que la densidad de la vegetación y la alta humedad del aire no favorecen el transporte de polen por el viento, pero en este sentido es importante tener en cuenta que su rareza puede deberse a la confusión de los polinizadores reales, es decir, que en muchas especies visitadas por insectos estos son robadores de polen y no verdaderos polinizadores, los cuales defienden a la planta de la herbivoría (Murcia 2002). También se observó que la totalidad de las especies polígamas estuvieron polinizadas por insectos y las especies dioicas no presentaron polinización por aves ni las monoicas por aves o mamíferos.

La familia Fabaceae es la dominante en el área de estudio, como en los bosques húmedos neotropicales en general (Gentry 1982), y todas sus especies estuvieron polinizadas por insectos. Kress y Beach (1994) afirman que el néctar y polen protegidos, y el mecanismo de viaje floral típico de la subfamilia Papilionoideae, indican polinización por abejas, aunque existen otros insectos polinizadores como lepidópteros nocturnos en el género *Pithecellobium* y coleópteros en *Pentaclethra* (Kress y Beach 1994). Otra familia importante en donde todas sus especies estuvieron polinizadas por insectos fue Myristicaceae. Ackerly *et al.* (1990) afirman que las flores no especializadas de esta familia, muy pequeñas y de colores amarillentos y café son típicas del síndrome de entomofilia, y aparentemente esta polinización está limitada a insectos que no viajan largas distancias lo que limita el flujo genético a través de la transferencia de polen, por lo tanto la genética de la población dependería de la efectividad del intercambio genético a través de la dispersión de las semillas (Ackerly *et al.* 1990)

El último rasgo reproductivo es el agente de dispersión, donde los animales voladores fueron los dispersores dominantes (71.22%) coincidiendo con otras investigaciones (Opler *et al.* 1980), y estuvieron asociados principalmente con el sistema sexual dioico, lo que coincidió con Bawa (1980) y Flores y Schemske (1984) en Puerto Rico y las Islas Vírgenes. Las aves y mamíferos voladores cubren grandes distancias por unidad de tiempo, además son complementarios no solo en las especies dispersadas sino también en las zonas de dispersión, esto se debe a que los murciélagos dispersan principalmente semillas de especies catalogadas como pioneras convirtiéndose en un componente vital para la regeneración de hábitats perturbados, mientras que las aves son importantes en la dispersión de las especies de bosque, desafortunadamente para este estudio la falta de información impidió la separación de la fauna voladora en estos dos grupos (Medellín y Gaona 1999). Le siguió en orden de importancia la dispersión por fauna no voladora que abarcó un pequeño porcentaje de especies (12.25%), cuando la dispersión es por endozoocoria se tiene la ventaja que los animales depositan por defecación mayor número de semillas en comparación con las aves o los mamíferos voladores, pero la desventaja es que dejan grandes depósitos de semillas para los predadores (Medellín y Gaona 1999); pero también existe otro grupo de dispersores que tiende a almacenar semillas y/o comer el fruto carnoso y botar la semilla. Por otro lado, fue evidente que las especies de dosel superior registraron el mayor porcentaje de especies dispersadas por viento, lo que también fue registrado por Gentry para los bosques neotropicales (1982).

El estrato mostró asociaciones significativas con el agente dispersor y con la tasa de crecimiento, y este último rasgo también contribuye a determinar la estructura del bosque y juega un importante papel en diferentes procesos ecosistémicos (Finegan *et al.* 1999) como la respuesta diferencial de las especies a la perturbación. En este estudio el estrato arbóreo medio fue el de mayor número de especies, le siguieron en orden de importancia el emergente, el arbóreo superior y por último el arbóreo inferior, lo que coincidió con lo reportado por Köhler *et al.* (2000) en un bosque lluvioso de tierras bajas en Borneo. Este rasgo es un aspecto fundamental en la biología de cualquier organismo porque determina los requerimientos biomecánicos para el soporte de la estructura y tiene importantes implicaciones en los parámetros de historia de vida como el tiempo de regeneración (Thomas 1996); además la diversidad de la estratificación del bosque genera diversidad estructural y cambios

microclimáticos que permiten la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ambientales.

Las relaciones entre la tasa de crecimiento y el estrato ya habían sido encontradas por otros autores, especialmente la dominancia de tasas de crecimiento lento en los estratos inferiores (Lieberman y Lieberman 1987, Finegan *et al.* 1999), lo que ha sido relacionado a que muchos individuos con  $dap \geq 10$  cm pertenecientes a los estratos inferiores ya son maduros (Finegan *et al.* 1999). La diferencia con el trabajo de Finegan *et al.* (1999) radica en que aquí se registraron mayor número de especies arbóreas superiores con tasas de crecimiento muy lentas y menor porcentaje de este estrato con tasas de crecimiento lento, pero esta diferencia puede deberse a que estos autores no trabajaron con la totalidad de las especies de la zona. Es importante mencionar que la tasa de crecimiento de las especies varía con la ontogenia, por lo tanto se desconoce si una especie puede ser adecuadamente caracterizada mediante un valor promedio o una única función, por lo cual sería se deben evaluar las relaciones y las agrupaciones de los rasgos utilizando otras formas de estimación para esta variable (Clark y Clark 1999).

#### **4.4.2 Análisis filogenético**

La mayoría de los rasgos evaluados mostraron asociaciones a nivel de familia y ninguno registró asociaciones a nivel de género, desafortunadamente debido a que los mecanismos de dispersión y polinización no son rasgos excluyentes no se pudieron realizar análisis de tablas de contingencia para determinar estas asociaciones.

Es importante mencionar que varios autores han registrado relaciones filogenéticas para los rasgos reproductivos, por ejemplo Chazdon *et al.* (2003) encontraron en un bosque húmedo tropical aledaño a esta zona de estudio, que todos los rasgos reproductivos y la forma de crecimiento estuvieron unidos con determinados clados en lugar de exhibir una distribución aleatoria a través de la filogenia, es decir, fueron caracteres conservativos a nivel de familia. En el presente estudio, el estrato, la tasa de crecimiento y el sistema sexual estuvieron asociados a nivel de familia.

Aunque en este estudio no se lograron realizar análisis filogenéticos ni estadísticos para los mecanismos de dispersión y polinización, se observaron algunas relaciones que otros autores

registraron como filogenéticas. Por ejemplo, las asociaciones entre la polinización por viento y los taxa unisexuales (dioicas y monoicas), las cuales también fueron registradas por Flores y Schemske (1984) y Kress y Beach (1994), donde Chazdon *et al.* (2003) afirman que si las flores unisexuales evolucionaron primero, seguidas por la polinización por viento, entonces probablemente la evolución de la polinización por viento ocurrió más rápido en clados unisexuales que en hermafroditas. Chazdon *et al.* (2003) también reportaron la asociación entre taxa hermafroditas y polinización por aves como evolutiva, y estudios sobre la evolución del dioicismo han mostrado que las plantas dioicas están correlacionadas con frutos dispersados por animales (Bawa 1980, Flores y Schemske 1984). Estas dos relaciones fueron registradas en este estudio.

Para lograr determinar las asociaciones filogenéticas de estos rasgos no excluyentes, es importante evaluar otro tipo de rasgos asociados a ellos como el tamaño, peso y/o forma de las semillas, ya que por ser datos continuos pueden ser analizados con otras pruebas estadísticas, además de ser relevantes para las relaciones de la planta con su entorno y de tener la capacidad de reflejar la acción de diferentes presiones selectivas (Díaz *et al.* 2002).

A nivel de sistema sexual, Bawa *et al.* (1985a) encontraron que las especies dioicas y hermafroditas estuvieron distribuidas en un amplio rango de familias, y la familia Arecaceae mantuvo el mayor porcentaje de especies monoicas, lo que coincidió con lo registrado en este estudio, aunque en este caso Moraceae también registró un alto porcentaje de especies con este último sistema sexual. Para el tipo de polinizador ya se habían registrado asociaciones filogenéticas por parte de otros investigadores, por ejemplo, Bullock (1994) encontró en un bosque seco tropical que la anemofilia está representada en 13 familias lo que evidencia que es una característica que tiene diversos orígenes, a pesar que está mejor representada en Euphorbiaceae y Moraceae (Bullock 1994). Stebbins (1970 citado en Bullock 1994) sugiere que Moraceae es un ejemplo de familia que involucra ancestros polinizados por viento adaptados a climas tropicales relativamente secos, los cuales invadieron los trópicos húmedos y como adaptación secundaria desarrollaron la polinización por insectos, en este estudio se encontraron especies de la familia Moraceae polinizadas tanto por viento como por insectos.

En este estudio solo se logró identificar las asociaciones de los rasgos funcionales a nivel de género y familia mediante análisis de tablas de contingencia, pero lo ideal sería explorar

técnicas filogenéticas específicas como el test de cambios concentrados (*concentrated-changes test*) para examinar si las asociaciones observadas entre los rasgos reflejan asociaciones filogenéticas (Chazdon *et al.* 2003).

#### **4.4.3 Identificación de tipos funcionales de especies arbóreas**

Uno de los pasos más importantes para garantizar el entendimiento de los procesos ecosistémicos, es identificar los rasgos funcionales que determinen los procesos de interés (Naeem y Wright 2006), y en este caso en particular se escogieron cinco rasgos funcionales: tres reproductivos (sistema sexual, agente polinizador y agente dispersor), uno vegetativo (estrato) y uno fisiológico (tasas de crecimiento), los cuales están potencialmente relacionados con la respuesta de las comunidades a la perturbación.

Aunque de manera independiente se registraron asociaciones entre los rasgos funcionales evaluados, por ejemplo entre las especies del estrato emergente con tasas de crecimiento muy rápidas y la polinización por viento, al realizar las agrupaciones de los TFP los rasgos reproductivos estuvieron distribuidos de manera casi homogénea por lo cual no ayudaron a la separación de los grupos. Esto se debió probablemente a que los estados de rasgo fueron muy amplios, por ejemplo para el agente polinizador se agruparon todos los insectos en una categoría (insectos) y para el agente dispersor se agruparon las aves y los murciélagos en una sola categoría (voladores). Estas tendencias poco claras en los rasgos reproductivos también fueron registradas por Díaz y Cabido (1997) para los rasgos modo de dispersión y forma de la semilla, dificultando los análisis y la predicción de su capacidad colonizadora o de reestablecimiento después de la perturbación.

En estudios relacionados con la respuesta a perturbaciones se deben tener en cuenta otros rasgos importantes, como es el caso de la capacidad de rebrote la cual está relacionada con la recuperación de las especies después de una perturbación, la densidad de madera que está asociada inversamente a la tasa de crecimiento y con la defensa de las especies contra daños mecánicos y ataque de patógenos y herbívoros; y el peso y forma de las semillas por estar relacionados con la capacidad de las especies para colonizar nuevas áreas (Cornelissen *et al.* 2003). Además, los tres rasgos reproductivos fueron variables categóricas que se convirtieron a binomiales, por lo cual las agrupaciones de las especies en TFP tuvieron que realizarse con

análisis de conglomerados, pero lo ideal sería identificar otros rasgos funcionales que aporten la misma información pero que sean cuantitativos, con el objetivo de realizar otros análisis estadísticos como componentes principales (Díaz *et al.* 2004), y sobre todo entender las relaciones entre los rasgos con otros métodos aparte de los análisis de tablas de contingencia. Es importante aclarar que algunos rasgos categóricos aportan información “exclusiva”, es decir, que no puede ser reemplazada por otros rasgos, como es el caso de los sistemas sexuales.

Los tipos funcionales fueron identificados mediante el método *a posteriori*, utilizando los rasgos estrato y tasa de crecimiento. El estrato está relacionado con la arquitectura del bosque y es importante debido a que hace referencia al uso vertical y horizontal del gradiente de luz (Poorter *et al.* 2003, Poorter *et al.* 2006). Se espera que las especies de gran estatura crezcan eficientemente en altura para alcanzar el dosel del bosque y su tamaño reproductivo, pero a costo de una baja inversión en el diámetro de las ramas y en expansión horizontal de copa, y alta inversión en extensión vertical (Kohyama and Hotta 1990); mientras que las especies pequeñas deben incrementar la interceptación de luz teniendo copas anchas y largas (Poorter *et al.* 2003). La tasa de crecimiento evidencia cómo las especies están utilizando los recursos en el sistema, por ejemplo especies de rápido crecimiento tienden a presentar baja densidad de madera (ter Steege y Hammond 2001, Wright *et al.* 2003), ser mejores colonizadoras y dominar los estadios tempranos de sucesión; mientras que las especies de crecimiento lento tienen mayor densidad de madera y por lo tanto mayores defensas contra daños mecánicos, predadores y patógenos (Rowe y Speck 2005) y menor vulnerabilidad a la sequía; y además tienden a dominar estadios sucesionales tardíos (Lugo y Scatena 1996). A la clasificación con estos dos rasgos se decidió incluir el agente dispersor por ser un rasgo clave para la respuesta a la perturbación y por carecer de otros rasgos que aporten la misma información. La distribución casi homogénea de este rasgo en los TFP identificados podría indicar que el mecanismo de dispersión no será el factor limitante para la recuperación de los TFP y además podría ayudar a la resiliencia del sistema bajo estas intensidades y frecuencias de perturbación.

Las agrupaciones basadas en la tasa de crecimiento de las especies arbóreas no son nuevas, empezaron en 1936 con Richards cuando describió las capas estructurales del dosel del bosque lluvioso y diferenció las especies arbóreas de acuerdo a su potencial de crecimiento (Köhler *et al.* 2000), enfoque que ha seguido siendo desarrollado por otros investigadores (Condit *et al.*



1996, Denslow 1996). La combinación de tasa de crecimiento con altura total también ha sido utilizada por varios investigadores que han realizado estudios en el noreste de Costa Rica (Lieberman *et al.* 1985a, 1990, Finegan *et al.* 1999), en Borneo (Köhler *et al.* 2000) y a mayor escala en los bosques de *Pentaclethra* en Centro América (Siteo 2000).

Algunos de los resultados de este trabajo coincidieron con lo reportado por Finegan *et al.* (1999), por ejemplo, que las especies catalogadas como pioneras de larga vida como *Inga alba*, *Balizia elegans* y *Simarouba amara*, presentaron tasas de crecimiento de rápidas a muy rápidas y que la mayoría perteneció a los estratos superiores. Por otro lado, para muchas de las especies registradas por Finegan *et al.* (1999) en esta misma zona, este estudio registró tasas de crecimiento más rápidas, debido posiblemente a que estos investigadores evaluaron un periodo de tiempo menor, y a que los análisis los hicieron independientemente en cada uno de los tratamientos silviculturales (dosel protector, liberación y refinamiento). Como en este trabajo se mezclaron todos los tratamientos y tipos de cobertura (bosque primario y secundario) para obtener el potencial de crecimiento, las especies presentes en las parcelas perturbadas que en su mayoría registraron mayores tasas de crecimiento, incrementaron los valores de los parámetros estadísticos (mediana y cuartiles). Por ejemplo, las especies *Carapa guianensis* o *Minquartia guianensis*, las cuales según lo reportado por Finegan *et al.* (1999) presentaron en las parcelas testigo tasas de crecimiento muy lento y en las parcelas con tratamiento silvicultural crecimiento lento, en este estudio registraron tasas de crecimiento moderadas. Esto también se pudo deber a que son especies capaces de responder positivamente a la perturbación (Finegan *et al.* 1999).

Estas diferencias registradas entre las tasas de crecimiento para las mismas especies también muestran la alta plasticidad de este rasgo, el cual no solo cambia con la ontogenia de los árboles (Clark y Clark 1999), sino que en bosques manejados cambia con relación al tiempo transcurrido desde iniciada la perturbación (Alder 1995), y está relacionado con la forma y la iluminación de la copa (Clark y Clark 1992, Clark y Clark 1999, Finegan *et al.* 1999). Se ha documentado que es un rasgo difícil de estimar cuando la abundancia de individuos es baja (Finegan *et al.* 1999), pero cuando se compararon las asociaciones entre estrato y tasa de crecimiento determinada con las especies dominantes y con las raras, no se registraron cambios en dichas tendencias.

A nivel de la distribución de las especies en los tipos funcionales identificados, el TFP-3 que está conformado por las especies de los estratos arbóreo medio con tasas de crecimiento entre moderada y muy rápida y el estrato superior con tasas de crecimiento entre rápida y muy rápida, presentó el mayor número de especies (32.17%), lo que se debe principalmente a que está conformado por dos grandes grupos de especies: un primer grupo hace referencia a aquellas especies que colonizan rápidamente los claros del bosque y que logran mantenerse en el tiempo, como es el caso de la mayoría de las especies del género *Inga*, y las especies *Ferdinandusa panamensis* (Rubiaceae), *Hasseltia floribunda* (Flacourtiaceae), *Cordia dwyeri* (Boraginaceae), *Conceveiba pleiostemona* (Euphorbiaceae), entre otras, las cuales son relativamente comunes en el área de estudio (> 40 indiv en 13 ha). El segundo grupo son aquellas especies que colonizan rápidamente los claros del bosque y desaparecen con el cierre del dosel por sus necesidades lumínicas, como es el caso de *Trema micrantha* en Barro Colorado, la cual estuvo limitada a claros superiores a 350 m<sup>2</sup> (Brokaw 1985). A nivel general se puede afirmar que estas especies logran mantenerse en el bosque debido a la gran dinámica de perturbación natural de los bosques tropicales que genera las condiciones ideales para su regeneración y crecimiento, entre estas especies se destacan *Croton smithianus* (Euphorbiaceae), *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), y las especies del género *Cecropia*.

El TFP-5, conformado por especies pertenecientes al estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y muy rápidas, fue uno de los grupos que registró menor número de especies (40), pero a su vez fue el que registró el mayor porcentaje de individuos (41.98%). Entre estos se destaca la especie *Pentaclethra macroloba*, la cual registró el 20.2% de los individuos de los bosques estudiados y el 48% de los individuos de este TFP, esta alta abundancia se debe principalmente a que presenta semillas tóxicas que no son fácilmente depredadas, es una especie tolerante a suelos infértiles y es tolerante a la sombra logrando sobrevivir y crecer en el denso sotobosque de los bosques primarios (Hartshorn 1983).

Existe un consenso que los rasgos que presentan las especies dominantes son probablemente los que determinan la magnitud, tasa y dirección de los procesos ecosistémicos (Grime 1998), por lo cual se esperaría que este TPF fuera uno de los más influyentes a nivel del funcionamiento del sistema y especialmente la especie *Pentaclethra macroloba*, la cual muy probablemente está influenciando procesos ecosistémicos como el ciclaje de nutrientes por su

alto aporte de hojarasca y sobre todo porque su descomposición es superior a las de otras especies ricas en lignina o celulosa como algunas palmas (Denslow 1996).

El bajo porcentaje de especies en el TFP-5 puede deberse a que muchas especies presentan semillas pequeñas que son dispersadas por viento, las cuales deben alcanzar sitios con claros porque tienden a producir plántulas con cotiledones delgados y fotosintéticos que no sobreviven en condiciones de oscuridad (Dalling 2002), como podría ser el caso de *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) y *Cedrela odorata* (Meliaceae) las cuales presentaron muy pocos individuos. Por otro lado, dentro de este TFP existe otro grupo de especies con grandes semillas como *Carapa guianensis* (Meliaceae), *Minquartia guianensis* (Olacaceae) o *Lecythis ampla* (Lecythidaceae) que pueden presentar limitaciones en la dispersión y no logran ubicarse en sitios seguros (Wright *et al.* 2006), para las cuales se han registrado relaciones negativas entre el tamaño de las semillas y la presencia en el banco de semillas del suelo (Dalling *et al.* 1998).

Otras posibles explicaciones para el bajo porcentaje de especies dentro de este TFP-5, es que las altas tasas de crecimiento de estas especies que les permite alcanzar rápidamente el dosel superior, genera poca inversión en la expansión horizontal de la copa y en crecimiento diamétrico (Poorter *et al.* 2003), generando que algunas de estas especies sean inestables y tengan dificultades para mantenerse mecánicamente en el dosel superior.

El TFP-4, conformado por los estratos arbóreo superior y emergente con tasas de crecimiento lentas, presentó un número intermedio de especies. Este TFP, contrario al TFP-5, tiene especies con tasas de crecimiento lento y así se asume que tiene altas inversiones en expansión de la copa y diámetro (Poorter *et al.* 2003), lo que les permite mantenerse en el tiempo en el dosel del bosque; y además sostener grandes frutos con grandes semillas, las cuales producen cotiledones gruesos y con carbohidratos y nutrientes minerales mejor adaptados para sobrevivir bajo el dosel de los estratos superiores, plántulas más fuertes capaces de emerger entre las gruesas capas de hojarasca y sobretodo defensas estructurales, morfológicas y químicas contra patógenos y herbívoros (Hammond y Brown 1995, Dalling 2002), como podría ser el caso de *Pachira aquatica* (Bombacaceae) y *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae).

Por otro lado, ter Steege y Hammond (2001) afirman que los incrementos en la perturbación limitan el reclutamiento de las especies de crecimiento lento, además son especies que pasan largos periodos de tiempo en los estratos bajos, lo que incrementa la probabilidad de ser afectadas por caídas de árboles, daños mecánicos (Kanno *et al.* 2001), herbivoría y/o patógenos. Posiblemente el alto porcentaje de especies para el TFP-2, conformado por especies del estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento lentas, se debe a que muchas de estas especies tienen la capacidad para regenerarse vegetativamente (rebrote), el cual ha sido catalogado por algunos autores como un rasgo adaptativo desarrollado por las especies de doseles inferiores que les permite persistir en ambientes limitados de luz y sobre todo recuperarse de los daños (Kanno *et al.* 2001). Algunas especies de este TFP con regeneración vegetativa son: *Casearia arborea* (Flacourtiaceae), *Graffenrieda galeottii* (Melastomataceae), *Guatteria recurvisepala* (Annonaceae), *Hyeronima oblonga* (Euphorbiaceae) y *Myrcia splendens* (Myrtaceae).

Por último, el TFP-1 con especies pertenecientes al estrato arbóreo inferior en todas las tasas de crecimiento registró el menor número de especies (38) y el menor porcentaje de individuos (3.58%), lo que probablemente se debe a que las condiciones lumínicas en el sotobosque son bajas, a menudo menores al 2% de la luz solar total, lo que afecta tanto a las especies demandantes de luz como a las tolerantes a la sombra (Gentry y Emmons 1987, Amézquita 1998). Además, estas bajas intensidades lumínicas junto a la competencia con las especies arbóreas del dosel ocasionan estrés en las plantas del sotobosque generando mayor sensibilidad a la sequía y nutrientes del suelo (Gentry y Emmons 1987). En este estudio no se tuvieron en cuenta este tipo de variables lo que impide proponer hipótesis. Es probable que muchas de las especies del estrato arbóreo inferior no presenten capacidad de rebrote (*Psychotria*) (Vandermeer *et al.* 1990) lo que les dificulta recuperarse de las perturbaciones y daños mecánicos que han sido registrados como las principales causas de mortalidad en este estrato del bosque (Kanno *et al.* 2001), y que son comunes en los bosques tropicales.

Aunque en los ecosistemas boscosos los árboles son el grupo dominante, y por lo tanto el que determina la mayoría de funciones y procesos ecosistémicos, es importante incluir en los análisis de diversidad funcional la mayoría de las especies y grupos posibles, por ejemplo, la alta diversidad taxonómica de los bosques tropicales se debe principalmente al alto porcentaje de especies no leñosas (hierbas, arbustos, epífitas, entre otras) que constituyen cerca del 25%

de los individuos muestreados en 1000 m<sup>2</sup> (Gentry y Dodson 1987, Gentry y Emmons 1987) y las lianas que componen hasta una tercera parte de la diversidad de especies leñosas en los bosques neotropicales (Gentry 1982); por lo tanto estas especies son partícipes de los diferentes procesos ecosistémicos realizados en el bosque. Por otro lado, las lianas también juegan un papel vital en la respuesta a cambios ambientales debido a que algunas colonizan rápidamente los claros en el bosque impidiendo la regeneración “normal” de la fase del claro para las especies arbóreas por competencia lumínica y por interferencia mecánica, y además pueden reducir la abundancia de árboles (Schnitzer y Carson 2001).

Finalmente se puede concluir que el enfoque de diversidad funcional ayuda a entender el funcionamiento de los bosques tropicales, donde la diversidad de especies arbóreas es tan elevada y la cantidad de respuestas y relaciones con las variables ambientales es tan compleja; pero es importante aclarar que este enfoque no puede reemplazar a las clasificaciones taxonómicas ni su capacidad para categorizar la diversidad genética, por lo tanto deben ser entendidas como enfoques complementarios (Díaz *et al.* 2002).

#### **4.4.4 Distribución de especies raras**

Desde hace varios años se ha reconocido el papel de la biodiversidad en el mantenimiento del funcionamiento ecosistémico, pero parece existir un consenso en el sentido de que es suficiente trabajar con las especies que conforman entre el 70% y 80% de la biomasa o cobertura por que son una buena representación del sistema estudiado (Cornelissen *et al.* 2003); y además porque sus rasgos funcionales son los que gobiernan y dirigen los procesos ecosistémicos (Chapin *et al.* 1993, Schwartz *et al.* 2000, Cornelissen *et al.* 2003, Laurance *et al.* 2004). Estas afirmaciones unidas a la falta de recursos económicos y logísticos han limitado el entendimiento del papel de las especies raras en el funcionamiento y la dinámica de los bosques tropicales.

Las especies raras pueden ser definidas desde diferentes puntos de vista, por ejemplo pueden existir en hábitats raros, pueden estar localizadas en áreas pequeñas o pueden presentar pocos individuos (Rabinowitz *et al.* 1986); pero existe poca información acerca de los factores que están limitando su densidad y distribución y si estos factores son los mismos en todos los casos. En este documento se determinó la rareza a escala local, y aunque el 30% de las

especies estuvieron bajo esta categoría, el criterio para su determinación fue arbitrario y relativamente flexible ( $\leq 3$  individuos en 13 ha); al adoptar el criterio de  $\leq 1$  individuo por hectárea para clasificarla como rara (Hubbell y Foster 1986), el porcentaje incrementó al 60% de las especies registradas en el área. Por otro lado, es importante mencionar que para determinar realmente la baja abundancia de las especies arbóreas es necesario hacer levantamientos de vegetación en grandes áreas, debido a que muchas especies son raras localmente pero no en una escala regional, este es el caso de *Hymenolobium mesoamericanum* y *Sclerolobium costaricense*, que en el área de estudio son catalogadas como raras (dos individuos), pero Vidal-Riveros (2004) las reporta como comunes en todo el corredor San Juan – La Selva.

El alto porcentaje de especies con tasas de crecimiento muy lentas y lentas en ambas categorías ( $\leq 3$  indv/13 ha y  $\leq 13$  indv/13 ha), hace que las especies potencialmente presenten tendencias hacia un declive poblacional, debido a que una tasa de crecimiento lenta significa que la velocidad con la que los árboles maduros son reemplazados es menor (Finegan *et al.* 2004); además la rareza local las hace vulnerables ante la pérdida de hábitat. Por otro lado, el 11% y 21% de las especies raras presentó sistema sexual dioico para cada categoría ( $\leq 3$  indv y  $\leq 13$  indv). Este rasgo hace que las especies presenten polinización cruzada obligatoria asegurando la variabilidad genética dentro de una población, pero sus bajas densidades incrementan la probabilidad que no ocurra la polinización (Gillespie 1999). Por otro lado, es importante mencionar que algunas especies dioicas también presentan limitaciones como polinización por insectos que no se desplazan a largas distancias, lo que las hace depender únicamente de la dispersión para el intercambio genético (Ackerly *et al.* 1990), un ejemplo es la especie *Virola multiflora* (Myristicaceae) (TFP-3) que solo registró un individuo en el área estudiada.

En el área de estudio más del 50% de las especies con tasas de crecimiento muy lentas y lentas y con sistema sexual dioico están catalogadas como raras, lo que significa que aunque estas características dificultan el crecimiento poblacional de estas especies, la presencia de un alto porcentaje de especies comunes muestra que la rareza no responde en su totalidad a la presencia de estos rasgos funcionales. Estas especies raras estuvieron repartidas en todos los TFP, algunas especies fueron *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae), *Hedyosmum bonplandianum* (Chloranthaceae), *Mayna odorata* (Flacourtiaceae), *Guarea talamancana* (Meliaceae),

*Mollinedia costaricensis* (Monimiaceae) pertenecientes al estrato arbóreo inferior con todas las tasas de crecimiento (TFP-1); *Maquira costaricana* (Moraceae), *Sorocea pubivena* (Moraceae), *Coussarea talamancana* (Rubiaceae), *Richeria obovata* (Euphorbiaceae) pertenecientes al estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento lentas y muy lentas (TFP-2); y *Jacaratia costaricensis* (Caricaceae), *Elaeoluma glabrescens* (Sapotaceae), *Coccoloba tuerckheimii* (Polygonaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae) pertenecientes a los estratos arbóreo superior y emergente (TFP-4).

En lo referente al sistema sexual, no solo el dioicismo es una característica que puede generar condiciones de rareza al limitar la polinización, existen fenómenos fisiológicos como la auto-incompatibilidad en las especies hermafroditas (Gillespie 1999), en donde los óvulos de una planta no pueden ser fecundados por polen de ese mismo individuo (Murcia 2002), que junto a la ausencia de polinizadores efectivos (Bawa 1974), podría estar causando la baja densidad poblacional de las especies *Posoqueria latifolia*, *Psychotria chiapensis*, *P. eurycarpa*, *P. brachiata* pertenecientes a la familia Rubiaceae y *Swartzia simplex* perteneciente a la familia Fabaceae, las cuales son especies auto-incompatibles y están catalogadas como raras en el área estudiada.

Al evaluar la distribución de las especies raras en los grupos identificados, se encontró que el TFP-1 fueron las que registraron el mayor porcentaje de especies raras bajo ambos criterios, lo que puede ser causado por un artefacto de muestreo, lo que significa que muchos de los individuos de estas especies no alcanzaron el diámetro mínimo de muestreo ( $dap \geq 10$  cm) y por lo tanto no fueron incluidas en los análisis. Sin embargo, otras especies pudieron presentar limitaciones en el estableciendo de las plántulas y desarrollo a lo largo de su vida ocasionadas por las bajas condiciones lumínicas registradas en el sotobosque (Gentry y Emmons 1987) o a daños mecánicos ocasionados por la dinámica natural del bosque combinado con la ausencia de rasgos que les permitan recuperarse del mismo (regeneración vegetativa).

El TFP-3 también registró un alto porcentaje de especies raras, y su rareza puede estar relacionada con la especialización de nicho. Hubbell y Foster (1986) encontraron en Barro Colorado que muchas especies raras se regeneraban en zonas con altas condiciones lumínicas, como sería el caso de las especies *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), *Trema micrantha* (Ulmaceae) y *Trichospermum galeottii* (Tiliaceae), que

pertenecen a este TFP, las cuales solo podrían incrementar su abundancia en presencia de perturbaciones muy fuertes como el establecimiento de bosques secundarios, ya que la dinámica natural de los bosques tropicales genera pequeños claros que no permiten el mantenimiento de grandes poblaciones de estas especies (Brokaw 1985, Hubbell y Foster 1986). Por otro lado su rareza también puede ser producto de una migración a larga distancia de poblaciones fuera de la parcela unida a un régimen desfavorable de regeneración (Hubbell y Foster 1986). Estos mismos factores podrían limitar el incremento poblacional de otras especies con altos requerimientos lumínicos como *Jacaratia costaricensis* (Caricaceae), *Pterocarpus rohrii* (Fabaceae), *Hernandia dudymantha* (Hernandiaceae), *Apeiba membranaceae* (Tiliaceae) perteneciente al TFP-5; pero a nivel general existe poca información acerca de la regeneración de las especies arbóreas.

Las bajas densidades poblacionales de estas especies raras las hacen más propensas a la extinción, pero según varios investigadores los cambios en la diversidad taxonómica de un sistema afectan el funcionamiento ecosistémico solo si estos cambios implican variaciones en la diversidad funcional (Naeem *et al.* 2007). En este sentido es importante manejar los bosques bajo un enfoque precautorio, debido al desconocimiento de los rasgos funcionales que influyen la mayoría de procesos ecosistémicos y sobretodo su distribución entre las especies raras. Por otro lado, asumiendo que las especies raras tienen los mismos rasgos de las especies dominantes, a nivel genético pueden presentar alelos más resistentes a cambios en las condiciones ambientales (cambio climático), lo que implicaría que su papel puede estar relacionado con la resiliencia del sistema.

## **4.5 Conclusiones**

Los estados de rasgos que dominaron los diferentes tratamientos a través del tiempo fueron el estrato arbóreo inferior, la dispersión por animales voladores, la polinización por insectos, las flores hermafroditas y la tasa de crecimiento lento.

Los rasgos estrato, tasa de crecimiento y sistema sexual presentaron asociaciones filogenéticas a nivel de familia, pero ninguno registró asociaciones a nivel de género. A pesar que los mecanismos de dispersión y polinización no pudieron ser analizados, se registraron algunas tendencias.



La agrupación de las especies teniendo en cuenta los cinco rasgos funcionales fue confusa debido a la verticalidad mostrada por los rasgos reproductivos, por lo tanto se identificaron cinco tipos funcionales basándose en los rasgos estrato y tasa de crecimiento. Estos TFP mostraron cierta relevancia ecológica, y la distribución homogénea de los rasgos reproductivos evidenció que no serán los rasgos que limitarán la recuperación de los grupos ni del ecosistema en general después de una perturbación.

El grupo funcional conformado por las especies arbustivas en todas las tasas de crecimiento (TFP-1) registró el menor número de especies, mientras que el grupo conformado por los estrato arbóreo inferior y medio con tasas de crecimiento rápidas (TFP-3) presentaron el mayor número de especies. Los TFP-1 y TFP-5 registraron el menor y mayor porcentaje de individuos respectivamente, lo que resalta su participación en los procesos ecosistémicos.

El alto porcentaje de especies raras del estrato arbustivo (TFP-1) puede estar relacionado con un artefacto de muestreo más que con limitaciones propias de las especies; mientras que las especies raras de los estratos superiores pueden deberse a problemas en la dispersión, regeneración, migraciones a larga distancia, entre otros factores.

Las tasas de crecimiento lentas y el dioicismo son rasgos que pueden limitar el crecimiento poblacional de las especies raras, pero el alto porcentaje de especies comunes con estos mismos rasgos evidencia que la rareza no responde exclusivamente a estas características.

En este tipo de enfoque se debe tener claro cual es el proceso ecosistémico o respuesta de interés para determinar los rasgos funcionales que pueden ser sensibles, y después evaluar la relación entre los rasgos escogidos para evitar el uso de rasgos que generen la misma información, es decir rasgos redundantes.

Este estudio demuestra que el enfoque de tipos funcionales de plantas facilita el entendimiento de la dinámica y funcionamiento de ecosistemas tan complejos como los bosques tropicales.

## 4.6 Recomendaciones

Incluir en los análisis otras formas de vida como las lianas, no solo por su alta diversidad y abundancia en los bosques tropicales, sino por su papel en la respuesta de las comunidades a la perturbación.

Identificar otros rasgos funcionales que puedan ser utilizados para determinar grupos de especies arbóreas sensibles a la perturbación, como es el caso de la densidad de madera, el tamaño de las semillas o la capacidad de rebrote.

Evaluar otras metodologías para determinar los rasgos como la tasa de crecimiento y ampliar los estados de rasgo evaluados para el agente dispersor y el tipo de polinizador.

Evaluar metodologías específicas para determinar el conservatismo filogenético de los rasgos de las especies evaluadas.

Aunque los análisis de conglomerados han sido comúnmente utilizados para la identificación de los tipos funcionales, sería interesante utilizar rasgos cuantitativos (sin transformar las variables a binomiales) y otros métodos de agrupación como los análisis de componentes principales u otros métodos multivariados.

Agregar a los análisis variables ambientales como análisis de suelos, precipitación, altitud, entre otras, que permitan interpretar de manera ideal la respuesta de las comunidades forestales a la perturbación.

Evaluar otras metodologías que permitan determinar la respuesta de las especies arbóreas a la perturbación como *Functional Diversity* (FD) propuesta por Petchey y Gaston (2006).

Elaborar un índice de diversidad de tipos funcionales de especies arbóreas que involucre la abundancia de las especies, permitiendo la comparación de diferentes bosques desde el punto de vista funcional.

## 4.7 Bibliografía

Ackerly, DD; Rankin-De-Merona, JM; Rodrigues, WA. 1990. Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical Ecology* 6(2):239-248.

- Alder, D. 1995. Growth modeling for mixed tropical forests. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK.
- Amézquita, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30:126-129.
- Asquith, NM. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 377-406.
- Bawa, KS. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28(1):85-92.
- Bawa, KS. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annuals Review of Ecology and Systematics* 11:15-39.
- Bawa, KS; Perry, DR; Beach, JH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72(3):331-345.
- Bawa, KS; Bullock, DR; Perry, DR; Coville, RE; Grayum, MH. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany* 72(3):346-356.
- Bawa, KS. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- Brokaw, N. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Bullock, SH. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica* 26(2):172-179.
- Bullock, JM; Franklin, J; Stevenson, MJ; Silvertown, J; Coulson, SJ; Gregory, SJ; Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38:253-267.
- Carrera, F; Orozco, L; Sabogal, C. 1996. Manejo de un bosque muy húmedo de bajura Area de Demostración e Investigación Los Laureles de Corinto. In *Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropical*. p. 1-11. (Curso Intensivo Internacional Vol. 2).
- Chapin, FS; Autumn, K; Pugnaire, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142:S78-S92.
- Chazdon, R; Careaga, S; Webb, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forest. *Ecological Monographs* 73(3):331-348.
- Clark, DA; Clark, DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monograph* 62(3):315-344.
- Clark, DA; Clark, DB. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9(3):981-997.
- Condit, R; Hubbell, SP; Foster, RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 7(3):405-416.
- Conover, WJ. 1999. *Practical nonparametric statistics*. John Wiley y Sons, Inc., New York.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Croat, TB. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, Stanford, California. 943 p.
- Dalling, JW; Hubbell, SP; Silvera, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86:674-689.
- Dalling, JW. 2002. *Ecología de semillas*. In Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 345-375.
- Denslow, JS. 1996. Functional group diversity and responses to disturbance. Orians, GH; Dirzo, R; Cushman, JH (eds). *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forest*. Springer, Berlin.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.

- Díaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 1999. Functional implications of traits-environment linkages in plant communities. *In* Weiher, E; Keddy, P. eds. Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge. p. 338-362.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-655.
- Díaz, S; Noy-Meir, I; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497-508.
- Díaz, S; Gurvich, DE; Pérez Harguindeguy, N; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37(1-2):135-140.
- Díaz, S; Hodgson, JG; Thompson, K; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshenevi, M; Pñerez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres-Espuny, L; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kasemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Dinerstein, E.; D.M. Olson; D.J. Graham; A.L. Webster; S.A. Primm; M.P. Bookbinder; y G. Ledec. 1995. Una Evaluación del Estado de Conservación de las Ecoregiones Terrestres de América Latina y El Caribe. WWF-World Bank. Washington D.C. 145 p.
- Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121:177-189.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- Finegan, B; Hayes, J; Delgado, D; Gretzinger, S. 2004. Monitoreo ecológico del manejo forestal en el trópico húmedo. Una guía para operadores y certificadores con énfasis en bosques con alto valor para la conservación. PROARCA, CATIE, OREGON STATE UNIVERSITY. 116 p.
- Flores, S; Schemske, DW. 1984. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates. *Biotropica* 16:132-139.
- Gentry, AH. 1982. Patterns of neotropical plants species diversity. *Evolutionary biology* 15:1-84.
- Gentry, AH; Dodson, CH. 1987. Contribution of non-trees to species richness of tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Gentry, AH; Emmons, LH. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of Neotropical forest. *Biotropica* 19(3):216-227.
- Gillespie, TW. 1999. Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragments of Central America. *Journal of Tropical Ecology* 15(5):637-649.
- Gitay, H; Noble, IR; Connell, JH. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10:641-650.
- Godínez-Ibarra, O; López-Mata, L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 73(2): 283-314.
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:901-910.
- Hammond, DS; Brown, VK. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76(8):2544-2561.
- Hartshorn, GS. 1983. *Pentaclethra macroloba*. *In* DH, Janzen (ed.). Costa Rica natural history. p. 301-303. University of Chicago Press, Chicago.

- Hodgson, JG; Wilson, PJ; Hunt, R; Grime JP; Thompson, K. 1999. Allocating C-S.R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282-294.
- Hubell, SP; Foster, RB. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pp. 205-231. *In*: Soulé, ME. Ed. Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. Massachussets.
- Ibarra-Manríquez, G; Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79(4):383-394.
- InfoStat. 2004. *InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- Jiang, G; Tang, H; Yu, M; Dong, M; Zhang, X. 1999. Response of photosynthesis of different plant functional types to environmental changes along Northeast Chine Transect. *Trees* 14:72-82.
- Judd, WS; Campbell, CS; Kellogg, EA; Stevens, PF. 1999. *Plant Systematics a philogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA. 464 p.
- Kanno, H; Hara, M; Hirabuki, Y; Takehara, A; Seiwa, K. 2001. Population dynamics of four understorey shrub species during a 7-Yr period in a primary beech forest. *Journal of Vegetation Science* 12(3):391-400.
- Köhler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 16(4):591-602.
- Kohyama, T; Hotta, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4:515-521.
- Kress, WJ; Beach, JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *In*: La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chapter 12. McDade, LA; Bawa, KS; Hespeneheide, HA; Hartshorn, GS. eds.. The University of Chicago Press.
- Laurance, WF; Oliveira, AA; Laurance, SG; Condit, R; Nascimento, HEM; Sanchez-Thorin, AC; Lovejoy, TE; Andrade, A; D'Angelo, S; Ribeiro, JE; Dick, CW. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428:171-175.
- Lavorel, S; Touzard, B; Lebreton, JD; Clément, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecológica* 19(3):227-240.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 73(3):915-924.
- Lieberman, D; Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(4):347-358.
- Lieberman, D; Hartshorn, GS; Lieberman, M; Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station. 1969-1985. Pp:509-521. *In* Gentry, AH. (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- Lieberman, M; Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersión of forest trees. *In* McDade, LA; Bawa, KS; Hespeneheide, HA; Hartshorn, GS. eds. *Ecology and Natural History of a Neotropical Rain forest*. Chicago, USA. p. 106-119.
- Louault, F; Pillar, VD; Aufrère, J; Garnier, E; Soussana, JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151-160.
- Lugo, AE; Scatena, FN. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet and rain forests. *Biotropica* 28:585-599.
- Mata, R. 1997. Estudio detallado de suelos: áreas de demostración e investigación La Tirimbinaa, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.
- Mayfield, MM; Boni, MF; Daily, GC; Ackerly, D. 2005. Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. *Ecology* 86(9):2365-2372

- Mayfield, MM; Ackerly, D; Daily, GC. 2006. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of Ecology* 94:522-536.
- McIntyre, S; Lavorel, S; Tremont, M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83:31-44.
- McIntyre, S; Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89:209-226.
- Medellín, RA; Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3):378-485.
- Metzger, JP. 2000. Tree functional group richness and landscape structure un a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological applications* 10(4):1147-1161.
- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. In Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 493-530.
- Naeem, S; Wright, JP. 2006. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6:567-579.
- Naeem, S; Colwell, R; Díaz, S; Hughes, J; Jouseau, C; Lavorel, S; Morin, P; Petchey, O; Wright, J. 2007. Chapter 10. Predicting the ecosystem consequences of biodiversity loss: the Biomege Framework. Pp:113-126. In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L (eds) (2007) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Nygaard, B; Ejrnaes, R. 2004. A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 15:49-56.
- Opler, PA; Gordon, WF; Baker, HG. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68(1):167-188.
- Pillar, VD; Sosinski, JEE. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* 14:323-332.
- Poorter, L; Bongers, F; Sterck, FJ; Wöll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3):602-608.
- Poorter, L; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87(7):1733-1743.
- Quirós, D. 1998. Prescripción de un tratamiento silvicultural en un bosque primario intervenido de la zona atlántica de Costa Rica. *Manejo Forestal Tropical* N. 5.
- Rabinowitz, D. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Pp. 182-204. In Soulé, ME. Ed. *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Massachusetts.
- Ramos-Bendaña, ZS. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: Herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Mg. Sc., Turrialba, Costa Rica. CATIE. 114 p.
- Rowe, N; T, Speck. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166:61-72.
- SAS Institute. 2001. SAS/STAT release 8.2. SAS Inst., Cary, NC.
- Scatena, FN. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. In: Guariguata, MR; Catan, GH. Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 23-42.
- Schwartz, MW; Brigham, CA; Hoeksema, JD; Lyons, KG; Mills, MH; van Mantgem, PJ. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122:297-305.
- Schnitzer, SA; Carson, WP. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82(4):913-919.
- Symstad, AJ. 2000. A test of the effect of functional group richness and composition on grassland invisibility. *Ecology* 81(1):99-109.

- Sitoe, AA. 2000. A patch-model for managed tropical lowland rain forest in Costa Rica. Tesis Ph.D. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 157 p.
- Skov, F. Distribution of plant functional attributes in a managed forest un relation to neighbourhood structure. *Plant Ecology* 146:121-130.
- Slik, JWF. 2005. Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. *Forest Ecology and Management* 205:241-250.
- Snow, DW. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13(1):1-14.
- Sternberg, M; Gutman, M; Perevolotsky, A; Kigel, J. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science* 14: 375-386.
- Symstad, AJ. 2000. A test of the effect of functional group richness and composition on grassland invisibility. *Ecology* 81(1):99-109.
- ter Steege, H; Hammond, DS. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82(11):3197-3212.
- Thomas, SC. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83(5):556-566.
- Uhl, C; Guimaraes-Vieira, IC. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas Region of the State of Pará. *Biotropica* 21(2):98-106.
- Vandermeer, J. Zamora, N; Yih, K; Boucher, D. 1990. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. *Revista de Biología Tropical* 38(2b):347-359.
- van Roosmalen, MGM. 1985. Fruits of the Guianan flora. Institute of systematic Botany Utrecht University. Silvicultural Department of Wageningen Agricultural University. Guyana. 483 p.
- Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la Estación Biológica La Selva y áreas circundantes. Edición 1. Versión electrónica.
- Verburg, R; van Eijk-Bos, C. 2003. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 14:99-110.
- Vidal-Riveros C. 2004. Distribución geográfica y caracterización de hábitat de seis especies arbóreas en el Corredor Biológico San Juan – La Selva, Costa Rica. Tesis Mg.Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 95 p.
- Webb, CO. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156(2):145-155.
- Webb, CO; Donoghue, MJ. 2002. *PhyloMatic*: a database for applied phylogenetics. (Online, <http://www.philodiversity.net/phyloMatic>)
- Wright, S. J., H. C. Muller-Landau, R. Condit, and S. P. Hubbell. 2003. Shade tolerance, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174–3185.
- Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, F; Harms, KE; Ibarra-Manriquez, G; Martinez-Ramos, M; Mazer, SJ; Muller-Landau, HC; Paz, H; Pitman, NC; Poorter, L; Silman, MR; Vriesendorp, CF; Webb, CO; Westoby, M; Wright, SJ. 2006. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*. Sin publicar.

## **ANEXOS**



Anexo 1. Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Fabaceae/Mim.	<i>Abarema</i>	<i>adenophora</i>	3	NV (11)	H (1,11)	I (11,17) - A (17)	4
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i>	<i>latifolia</i>	2	V (9)	D (11)	I (52)	3
Euphorbiaceae	<i>Alchorneopsis</i>	<i>floribunda</i>	3	V (26)	D (1,26)	I (1)	4
Rubiaceae	<i>Alibertia</i>	<i>atlantica</i>	2	V (52)	H (37)	I (52)	2
Sapindaceae	<i>Allophylus</i>	<i>psilospermus</i>	2	V (9,11)	P (22,29,47) - D (3)	I (22)	4
Rubiaceae	<i>Amaioua</i>	<i>pedicellata</i>	2	V (9)	H (37)	I (52)	1
Ulmaceae	<i>Ampelocera</i>	<i>macrocarpa</i>	3	V (52)	H (48)	I (1,11)	1
Annonaceae	<i>Anaxagorea</i>	<i>crassipetala</i>	2	A (1,10) - NV (11)	H (1,2,3)	I (1,2,4,11)	3
Annonaceae	<i>Anaxagorea</i>	<i>phaeocarpa</i>	2	A (1,10)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	2
Fabaceae/Pap.	<i>Andira</i>	<i>inermis</i>	3	V (52)	H (1,2,3,12,11)	I (1,2,4,11)	2
Annonaceae	<i>Annona</i>	<i>montana</i>	2	NV (10,11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	1
Tiliaceae	<i>Apeaba</i>	<i>membranacea</i>	4	NV (11,22) - H (11) - A (52)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	1
Myrsinaceae	<i>Ardisia</i>	<i>fimbrillifera</i>	2	V (9,22,26)	H (11,22)	I (11,12)	2
Myrsinaceae	<i>Ardisia</i>	<i>standleyana</i>	2	V (9,22,26)	H (22)	I (12)	2
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i>	<i>myristicifolium</i>	4	W (4)	H (52)	I (22)	3
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i>	<i>spruceanum</i>	4	W (1,11)	H (1,11)	I (1,11)	3
Arecaceae	<i>Astrocaryum</i>	<i>confertum</i>	2	V (9) - NV (11)	M (1,11)	W (1)	2
Fabaceae/Mim.	<i>Balizia</i>	<i>elegans</i>	4	NV (11)	H (1)	I (11,17) - A (17)	5
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i>	<i>costaricensis</i>	3	V (9)	H (28)	I (52)	5
Hippocastanaceae	<i>Billia</i>	<i>colombiana</i>	3	NV (11)	H (43)	I (11)	1
Moraceae	<i>Brosimum</i>	<i>alicastrum</i>	3	V (22,26) - NV (22,26)	D (2,3,8,11) - M (22)	I (2,4,11,22) - W (22)	1
Moraceae	<i>Brosimum</i>	<i>guianense</i>	2	V (26) - NV (26)	D (1)	I (1,22) - W (22)	2
Moraceae	<i>Brosimum</i>	<i>lactescens</i>	4	V (26) - NV (26)	D (1,11)	I (1,11,22) - W (22)	3
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i>	<i>arthropoda</i>	3	V (9)	H (1,2,11)	I (1,2,11)	4
Icacinaceae	<i>Calatola</i>	<i>costaricensis</i>	2	NV (11)	H	I (52)	2
Clusiaceae	<i>Calophyllum</i>	<i>brasiliense</i>	4	V (52)	D (1,3) - P (36)	I (11)	1
Capparaceae	<i>Capparis</i>	<i>pittieri</i>	1	NV (9,11)	H (1,2,3,11)	I (2,11) - MA (1,2,11)	2
Meliaceae	<i>Carapa</i>	<i>guianensis</i>	4	V (9,22)	M (3)	I (16)	3
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>arborea</i>	2	V (9) - W (11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	1
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>arguta</i>	1	V (9)	H (8)	I (52)	4
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>commersoniana</i>	2	V (9,11)	H (1,11)	I (1,11)	3

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>coronata</i>	2	V (9)	H (1)	I (1)	4
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>sylvestris</i>	2	V (5, 9)	H (1,12,11)	I (1,11)	2
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea</i>	<i>elliptica</i>	2	V (11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	2
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	<i>insignis</i>	2	V (22) - NV (22)	D (1,3,11)	W (1) - I (11,22)	5
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	<i>obtusifolia</i>	2	V (5,9,22) - NV (22)	D (1,3,11)	W (1) - I (11,22)	5
Meliaceae	<i>Cedrela</i>	<i>odorata</i>	4	W (9,22)	M (2,3,11)	I (2,4,11)	5
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	<i>pentandra</i>	4	W (1,7,11,15)	H (1,3,11)	MA (1,2,4,11)	5
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>schippii</i>	2	V (52)	M (1,3)	W (1)	5
Ochnaceae	<i>Cespedesia</i>	<i>spathulata</i>	4	W (1,11)	H (1,11,22)	I (1,11,22)	4
Solanaceae	<i>Cestrum</i>	<i>nocturnum</i>	1	V (9)	H (22)	I	2
Rubiaceae	<i>Chimarrhis</i>	<i>latifolia</i>	3	W (52)	H (37)	I (52)	2
Rubiaceae	<i>Chimarrhis</i>	<i>parviflora</i>	3	W (52)	H (11)	I (52)	3
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>colombianum</i>	3	V (9)	M (34)	I (1)	1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>venezuelanense</i>	3	V (9)	D (34)	I (11)	2
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	<i>chavarrianum</i>	2	V (9)	H (28) - P (28)	I (52)	1
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	<i>cinnamomifolium</i>	2	V (9)	H (28) - P (28)	I (52)	4
Moraceae	<i>Clarisia</i>	<i>biflora</i>	2	V (52)	D (1,3,26)	I (52)	1
Clethraceae	<i>Clethra</i>	<i>costaricensis</i>	2	W (11)	H (11)	I (11)	3
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>tuerckheimii</i>	4	V (9)	D (3)	I (52)	2
Rhamnaceae	<i>Colubrina</i>	<i>spinosa</i>	1	A (1) - NV (11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	3
Euphorbiaceae	<i>Conceveiba</i>	<i>pleiostemona</i>	3	A (52)	D (1)	I (52)	4
Melastomataceae	<i>Conostegia</i>	<i>superba</i>	2	V (9)	H (2,22)	I (22)	3
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>bicolor</i>	2	NV (22)	H (1,3,11)	I (1,11,18,22)	1
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>cymosa</i>	2	V (52)	H (52)	I (11,18)	1
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>dwyeri</i>	2	V (52)	H (3)	I (11,18,22)	3
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>lucidula</i>	2	V (52)	H (2,3)	I (11,18,22)	3
Chrysobalanaceae	<i>Couepia</i>	<i>polyandra</i>	3	NV (11)	H (1,3,27)	I (11)	1
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>hondensis</i>	1	V (9)	H (1,11)	I (1)	2
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>impetiolearis</i>	2	V (9)	H (37)	I (2)	3
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>nigrescens</i>	1	V (9)	H (37)	I (52)	3

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>psychotrioides</i>	2	V (9)	H (37)	I (52)	3
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>talamancana</i>	2	V (9)	D (1,2)	I (1,2)	2
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>billbergianus</i>	1	A (11)	M (11)	I (52)	4
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>schiedeanus</i>	1	A (1,11)	M (1,2,11)	I (1,2,4,11)	3
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>smithianus</i>	2	A (11)	M (29)	I (52)	5
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>glabra</i>	2	V (5,9)	H (13) - P (29,47)	I (22)	3
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>rufescens</i>	2	V (9)	P (29,47)	I (22)	2
Icacinaceae	<i>Dendrobangia</i>	<i>boliviana</i>	2	V (11)	H	I (52)	4
Araliaceae	<i>Dendropanax</i>	<i>arboreus</i>	2	V (5,9)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	3
Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum</i>	<i>donnell-smithii</i>	2	V (52)	H (1,2,3)	I (1,2,4)	2
Fabaceae/Pap.	<i>Dussia</i>	<i>macrophyllata</i>	4	V (52)	H (4,11)	I (4,11)	3
Clusiaceae	<i>Dystovomita</i>	<i>paniculata</i>	2	V (52)	D (36)	I (11)	2
Sapotaceae	<i>Elaeoluma</i>	<i>glabrescens</i>	3	V (52)	D (34)	I (22)	1
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>fimbriatum</i>	2	V (52)	H (11,38)	I (11)	2
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>macrophyllum</i>	2	V (52)	H (1,15,38)	I (11)	3
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>acapulcensis</i>	2	V (9)	H (19)	I (19)	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>aff. valerii</i>	1	V (9)	H (19)	I (19)	3
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>glandulosopunctata</i>	2	V (9)	H (19)	I (19)	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>mexicana</i>	1	V (9)	H (19)	I (19)	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>octopleura</i>	1	V (9)	H (19)	I (19)	2
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>sarapiquensis</i>	1	V (9)	H (19)	I (19)	3
Arecaceae	<i>Euterpe</i>	<i>precatória</i>	2	V (9)	M (1,11)	I (1,11)	2
Rubiaceae	<i>Faramea</i>	<i>occidentalis</i>	1	V (52)	H (3)	I (2,4)	2
Rubiaceae	<i>Faramea</i>	<i>parvibractea</i>	2	V (52)	H (1)	I (1)	2
Rubiaceae	<i>Ferdinandusa</i>	<i>panamensis</i>	2	W (11)	H (37)	I (52)	3
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>maxima</i>	3	V (9,22) - NV (22)	M (2,4,11)	I (2,4,11)	5
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>tonduzii</i>	2	V (9,22) - NV (22)	M (1,2,3,4,11)	I (1,2,4,11)	2
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>intermedia</i>	2	V (52)	H (1) - D (10,36)	I (11)	2
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>madruno</i>	2	V (52)	D (10,36)	I (52)	3
Violaceae	<i>Gloeospermum</i>	<i>diversipetalum</i>	2	V (52)	H (2)	I (22)	2

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Tiliaceae	<i>Goethalsia</i>	<i>meiantha</i>	4	W (1,11)	H (1,3,11)	I (1,11)	5
Melastomataceae	<i>Graffenrieda</i>	<i>galeottii</i>	2	V (11)	H (3,22)	I (22)	1
Lecythidaceae	<i>Grias</i>	<i>cauliflora</i>	2	H (11) - NV (11,22,26) - V (52)	H (3)	I (22)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>bullata</i>	2	V (9,22)	D (1,3)	I (1,4)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>glabra</i>	2	V (9,22)	D (2)	I (2)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>guidonia</i>	2	V (9,22)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>kunthiana</i>	2	V (6,9,22)	D (16)	I (16)	3
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>macrophylla</i>	2	V (9,22)	D (16)	I (16)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>pyriformis</i>	2	V (9,22)	D (16)	I (16)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>rhopalocarpa</i>	2	V (9,22)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>talamancana</i>	1	V (9,22)	D (16)	I (16)	2
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>aeruginosa</i>	2	V (9,10)	H (1,2,3)	I (1,2,4)	3
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>diospyroides</i>	2	V (9,10)	H (1,2)	I (1,2)	2
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>recurvisepala</i>	2	V (9,10)	H (11)	I (11)	1
Malvaceae	<i>Hampea</i>	<i>appendiculata</i>	2	V (5,9)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	5
Flacourtiaceae	<i>Hasseltia</i>	<i>floribunda</i>	2	V (5,9,11)	H (2,3,11)	I (2,4,11)	4
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i>	<i>bonplandianum</i>	1	V (33)	D (21)	W (33) - I (11)	2
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i>	<i>scaberrimum</i>	1	V (33)	D (1,2,3,11)	I (11) - W (33)	1
Olacaceae	<i>Heisteria</i>	<i>concinna</i>	1	V (9)	H (1,22)	I (52)	3
Melastomataceae	<i>Henriettea</i>	<i>tuberculosa</i>	2	V (6,9,11)	H (1,2,3,11,22)	I (1,22)	3
Hernandiaceae	<i>Hernandia</i>	<i>didymantha</i>	3	V (11)	M (1,3)	I (1,11)	1
Hernandiaceae	<i>Hernandia</i>	<i>stenura</i>	4	V (11)	M (1,2,3,11)	I (1,2,11)	3
Rubiaceae	<i>Hippotis</i>	<i>albiflora</i>	1	V (52)	D (37)	I (52)	2
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>lemsii</i>	2	NV (11)	H (1,2,3,11)	I (11)	2
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>media</i>	2	V (23)	H (27)	I (24)	3
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>triandra</i>	3	NV (22)	H (27)	I (24)	1
Humiriaceae	<i>Humiriastrum</i>	<i>diguense</i>	4	V (52)	H (52)	I (52)	4
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima</i>	<i>alchorneoides</i>	4	V (9)	D (1,11)	I (1,11)	1
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima</i>	<i>oblonga</i>	2	V (9)	D (2,3,11)	I (2,4,11)	1
Fabaceae/Pap.	<i>Hymenolobium</i>	<i>mesoamericanum</i>	4	W (1,11)	H (1)	I (11)	3

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	<i>skutchii</i>	4	V (9)	D (1,11)	I (1,11)	3
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>acuminata</i>	2	V (17,22)	H (1,11)	A (1,17) - I (11,17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>alba</i>	4	V (17,22)	H (41)	I (11) - A (17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>allenii</i>	4	V (17,22)	H (41)	I - A	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>chocoensis</i>	2	V (17,22)	H (41)	A (17) - I (17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>cocleensis</i>	2	V (17,22)	H (1,11)	A (1,17) - I (11,17)	3
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>densiflora</i>	2	V (17,22)	H (1,3)	A (1,17) - I (11,17,20)	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>edulis</i>	2	V (17,22)	H (1)	A (1,17) - I (17)	2
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>jinicuil</i>	2	V (22)	H (41)	I (17) - A (17)	2
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>leioalycina</i>	4	V (17,22)	H (41)	I (17) - A (17)	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>mortoniana</i>	2	V (17,22)	H (1)	I (1,17,20) - A (17,20)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>pezizifera</i>	3	V (17,22)	H (1,3,11)	A (1,17) - I (11,17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>punctata</i>	3	V (17,22)	H (1)	I (1,17,20) - A (17, 20)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>samanensis</i>	2	V (17,22)	H (41)	I (11,17) - A (17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>sapindoides</i>	2	V (17,22)	H (1,3)	I (1,17) - A (17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>sertulifera</i>	2	V (17,22)	H (1)	A (1,17) - I (11,17)	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>spectabilis</i>	2	V (17,22)	H (11)	I (11,17) - A (11,17)	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>thibaudiana</i>	2	V (17,22)	H (1,3,11)	A (1,17) - I (17)	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>umbellifera</i>	2	V (17,22)	H (1,3,11)	A (1,17) - I (11,17)	1
Arecaceae	<i>Iriartea</i>	<i>deltoidea</i>	3	V (9)	M (1,11)	I (1,11)	2
Bignoniaceae	<i>Jacaranda</i>	<i>copaia</i>	2	W (1,7,11)	H (1,3,11)	I (1,11)	4
Caricaceae	<i>Jacaratia</i>	<i>costaricensis</i>	4	V (52)	D (3)	I (4)	2
Caricaceae	<i>Jacaratia</i>	<i>dolichaula</i>	1	V (25)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Caricaceae	<i>Jacaratia</i>	<i>spinosa</i>	4	V (11)	D (2,11)	I (2,11) - MA (11)	5
Flacourtiaceae	<i>Lacistema</i>	<i>aggregatum</i>	2	V (6,13,11)	H (1)	I (11)	3
Apocynaceae	<i>Lacmellea</i>	<i>panamensis</i>	4	V (52)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	4
Quiinaceae	<i>Lacunaria</i>	<i>panamensis</i>	2	V (52)	D (3,26)	I (52)	3
Flacourtiaceae	<i>Laetia</i>	<i>procera</i>	4	V (9)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	3
Fabaceae/Pap.	<i>Lecointea</i>	<i>amazonica</i>	3	V (26)	H (52)	I (52)	3
Lecythidaceae	<i>Lecythis</i>	<i>ampla</i>	4	NV (26) - V (26)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	4
Lauraceae	<i>Licaria</i>	aff. <i>cufodontisii</i>	2	V (9)	H (28)	I (52)	2

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>aff. excelsa</i>	2	V (9)	H (52)	I (52)	4
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>misantlae</i>	2	V (9)	H (28)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>sarapiquensis</i>	2	V (9)	H (1)	I (1)	3
Fabaceae/Pap.	<i>Lonchocarpus</i>	<i>oliganthus</i>	2	A (11) - W (1,11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Flacourtiaceae	<i>Lozania</i>	<i>pittieri</i>	2	V (52)	H (2,3)	I (52)	2
Flacourtiaceae	<i>Lunania</i>	<i>mexicana</i>	2	V (52)	D (13)	I (52)	3
Fabaceae/Caes.	<i>Macrolobium</i>	<i>costaricense</i>	2	NV (11)	H (3)	I (11)	2
Moraceae	<i>Maquira</i>	<i>costaricana</i>	2	V (22) - NV (22)	D (1,2,3,11,22)	W (1,22)	2
Chrysobalanaceae	<i>Maranthes</i>	<i>panamensis</i>	4	NV (23)	H (27)	I (11)	1
Clusiaceae	<i>Marila</i>	<i>laxiflora</i>	2	W (22)	H (11)	I (52)	3
Sapindaceae	<i>Matayba</i>	<i>oppositifolia</i>	4	V (9)	P (29)	I (22)	4
Flacourtiaceae	<i>Mayna</i>	<i>odorata</i>	1	V (52)	D (35)	I (52)	2
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>brenesii</i>	2	V (52)	H (46)	I (52)	4
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>donnellsmithii</i>	2	V (52)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	3
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>vernica</i>	2	NV (11)	H (46)	I (52)	5
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>affinis</i>	2	V (9)	H (1,2,3,22)	I (1,2,4,22)	3
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>dorsiloba</i>	2	V (9)	H (1,2,3,22)	I (1,22)	2
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>minutiflora</i>	2	V (9)	H (22)	I (22)	4
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>multispicata</i>	2	V (9)	H (1,3,22)	I (1,22)	1
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>punctata</i>	2	V (9,11)	H (3,22)	I (22)	4
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>simplex</i>	1	V (9)	H (1,2,22)	I (1,22)	4
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>stevensiana</i>	2	V (9,15)	H (1,3,22)	I (1,22)	3
Sapotaceae	<i>Micropholis</i>	<i>crotonoides</i>	3	V (52)	H (31)	I (11,22)	1
Olacaceae	<i>Minuartia</i>	<i>guianensis</i>	4	NV (26)	H (1,22)	I (1)	3
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>costaricensis</i>	1	V (52)	D (45)	I (52)	2
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>pinchotiana</i>	1	V (52)	D (45)	I (52)	3
Tiliaceae	<i>Mortoniendron</i>	<i>costaricense</i>	2	A (52) - V (52)	H (3)	I (22)	2
Melastomataceae	<i>Mouriri</i>	<i>gleasoniana</i>	3	V (11)	H (1,22)	I (1,22)	2
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>leptoclada</i>	2	V (9)	H (19)	I (19)	4
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>splendens</i>	2	V (9,11)	H (1,2,11,19)	I (19)	2
Moraceae	<i>Naucleopsis</i>	<i>naga</i>	2	NV (26)	D (1,3,26)	I (52)	2

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>cissiflora</i>	3	V (9)	H (1,11)	I (52)	1
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>glabrescens</i>	3	V (9)	H (44)	I (52)	2
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>membranacea</i>	3	V (9)	H (1,3)	I (1)	4
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>purpurea</i>	3	V (9)	H (44)	I (52)	5
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>salicina</i>	4	V (5,9)	H (44)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>umbrosa</i>	2	V (9)	H (44)	I (52)	1
Nyctaginaceae	<i>Neea</i>	<i>elegans</i>	1	V (9)	D (28)	I (52)	3
Bombacaceae	<i>Ochroma</i>	<i>pyramidale</i>	2	W (7,11) - H (11)	H (2,3,11)	MA (2,4,11)	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>atirrensis</i>	2	V (9)	H (1,2)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>cernua</i>	2	V (9)	D (1)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>floribunda</i>	3	V (9)	D (22)	I (52)	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>hartshorniana</i>	4	V (9)	D (22)	I (52)	1
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>insularis</i>	2	V (9)	D (22)	I (52)	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>laetevirens</i>	2	V (9)	D (22)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>leucoxylon</i>	3	V (9)	D (22)	I (52)	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>macropoda</i>	3	V (9)	D (22)	I (52)	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>mollifolia</i>	4	V (9)	D (22)	I (52)	1
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>nicaraguensis</i>	2	V (9)	D (22)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>tenera</i>	2	V (9)	H (1,2,11)	I (1,2,11)	1
Fabaceae/Pap.	<i>Ormosia</i>	<i>amazonica</i>	2	A (52)	H (52)	I (22)	3
Fabaceae/Pap.	<i>Ormosia</i>	<i>coccinea</i>	3	A (52)	H (52)	I (52)	3
Fabaceae/Pap.	<i>Ormosia</i>	<i>velutina</i>	3	NV (11)	H (3)	I (11)	1
Melastomataceae	<i>Ossaea</i>	<i>brenesii</i>	1	V (52)	H (22)	I (22)	5
Melastomataceae	<i>Ossaea</i>	<i>robusta</i>	1	V (52)	H (22)	I (22)	3
Myristicaceae	<i>Otoba</i>	<i>novogranatensis</i>	4	V (10)	D (1,3,10,11,14)	I (11,14)	1
Ochnaceae	<i>Ouratea</i>	<i>curvata</i>	2	V (26)	H (1,22)	I (1,22)	2
Ochnaceae	<i>Ouratea</i>	<i>valerii</i>	2	V (26)	H (22)	I (22)	5
Bombacaceae	<i>Pachira</i>	<i>aquatica</i>	3	A (52) - V (52)	H (1,2,3,11)	MA (1,2,4,11)	2
Myrsinaceae	<i>Parathesis</i>	<i>fusca</i>	1	V (22,26)	H (22)	I (52)	3
Myrsinaceae	<i>Parathesis</i>	<i>trychogyne</i>	2	V (22,26)	H (22)	I (52)	3
Fabaceae/Mim.	<i>Pentaclethra</i>	<i>macroloba</i>	4	A (1,11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	4

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Euphorbiaceae	<i>Pera</i>	<i>arborea</i>	1	A (52)	D (26)	I (52)	3
Lauraceae	<i>Persea</i>	<i>americana</i>	2	V (9)	H (28)	I (52)	3
Apocynaceae	<i>Peschiera</i>	<i>arborea</i>	2	V (52)	H (1,11)	I 1,11)	1
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus</i>	<i>skutchii</i>	2	A (52)	M (29)	I (52)	3
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron</i>	<i>lindenii</i>	2	A (52)	H (13)	I (11)	4
Rubiaceae	<i>Posoqueria</i>	<i>latifolia</i>	2	V (25)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Rubiaceae	<i>Posoqueria</i>	<i>panamensis</i>	2	V (52)	H (30)	I (11)	2
Cecropiaceae	<i>Pourouma</i>	<i>bicolor</i>	2	V (9) - NV (32)	D (1,11)	W (1) - I (11)	4
Cecropiaceae	<i>Pourouma</i>	<i>minor</i>	3	NV (26) (32)	D (1,11)	W (1) - I (11)	4
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>bulliformis</i>	2	V (52)	H (31)	I (22)	1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>calistophylla</i>	3	V (9)	H (31,34)	I (22)	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>campechiana</i>	4	V (9)	H (1,3)	I (1,11,22)	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>congestifolia</i>	3	V (9)	H (31,34)	I (22)	2
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>durlandii</i>	3	V (9)	H (13,31) - D (34)	I (22)	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>filipes</i>	4	V (9)	D (34)	I (22)	1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>glomerata</i>	3	V (52)	H (1,31)	I (22)	1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>reticulata</i>	4	V (9)	D (34)	I (1,22)	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>subrotata</i>	2	V (52)	D (27)	I (22)	2
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>torta</i>	3	V (9)	H (1,31,34)	I (1,11,22)	2
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>viridis</i>	4	V (9)	H (31)	I (22)	3
Arecaceae	<i>Prestoea</i>	<i>decurrens</i>	2	V (9)	M (1,2,3)	I (1,2,4)	2
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>costaricense</i>	2	V (9,22)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	3
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>glabrum</i>	2	V (9,22)	D (1,3)	I (1,4)	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>panamense</i>	2	V (9,22)	D (1,3)	I (1,11)	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>pittieri</i>	3	V (9,22)	D (1,3)	I (1,11)	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>ravenii</i>	2	V (9,22)	D (22)	I (22)	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>schippii</i>	2	V (9,22)	D (22)	I (22)	3
Moraceae	<i>Pseudolmedia</i>	<i>spuria</i>	3	V (11)	D (22)	I (52)	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>berteriana</i>	1	V (9)	H (30)	I (52)	4
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>brachiata</i>	1	V (9)	H (2,3)	I (2)	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>chiapensis</i>	1	V (9,11)	H (30)	I (2,4,11)	4



Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>eurycarpa</i>	2	V (9)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>luxurians</i>	1	V (9,11)	H (1,11)	I (52)	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>panamensis</i>	1	V (9)	H (1)	I (52)	3
Fabaceae/Pap.	<i>Pterocarpus</i>	<i>rohrii</i>	3	W (1,15)	H (1,3)	I (1)	1
Vochysiaceae	<i>Qualea</i>	<i>polychroma</i>	4	W (52)	H (22)	I (22)	5
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>bracteolosa</i>	2	V (52)	H (1,3,11)	MA (1,11)	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>obliquifolia</i>	2	V (52)	H (52)	MA (14)	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>ochrocalyx</i>	2	V (52)	H (1,3,11)	MA (1,11)	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>parvifolia</i>	2	V (52)	H (1,2,3)	MA (1,2)	2
Quiinaceae	<i>Quiina</i>	<i>schippii</i>	2	V (11)	D (26)	I (52)	3
Apocynaceae	<i>Rauvolfia</i>	<i>aphlebia</i>	2	V (52)	H (52)	I (22)	4
Apocynaceae	<i>Rauvolfia</i>	<i>purpurascens</i>	2	W (52)	H (1,3,11)	I (1,11)	3
Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>kunthiana</i>	3	V (52)	H (1)	I (52)	4
Euphorbiaceae	<i>Richeria</i>	<i>obovata</i>	2	V (9)	D (52)	I (52)	1
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>dasyadena</i>	1	A (52)	H (22)	I (22)	2
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>squamata</i>	1	A (52)	H (22)	I (22)	2
Annonaceae	<i>Rollinia</i>	<i>pittieri</i>	3	V (9) - NV (10)	H (1,11)	I (11)	1
Flacourtiaceae	<i>Ryania</i>	<i>speciosa</i>	2	V (11)	H (1,3)	I (11)	2
Humiriaceae	<i>Sacoglottis</i>	<i>trichogyne</i>	4	V (11)	H (1)	I (11)	4
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>	<i>aucuparium</i>	3	V (9)	M (29)	I (52)	3
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>	<i>glandulosum</i>	2	V (9,11)	M (1,11)	I (1,11)	2
Fabaceae/Caes.	<i>Sclerolobium</i>	<i>costaricense</i>	3	W (26)	H (52)	I (52)	5
Simaroubaceae	<i>Simarouba</i>	<i>amara</i>	4	V (23)	D (2,3,11)	I (2,4,11)	5
Rubiaceae	<i>Simira</i>	<i>maxonii</i>	2	W (1,11) - NV (11)	H (1,3,11)	I (1,4,11)	3
Monimiaceae	<i>Siparuna</i>	<i>guianensis</i>	2	V (9)	D (3,45) - M (22)	I (52)	3
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>geniculata</i>	3	A (38) - V (9)	H (1)	I (11) W (52)	3
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>latifolia</i>	3	A (38) - V (9)	H (52)	I (52) - W (52)	5
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>medusula</i>	4	A (38) - V (9)	H (1,3)	I (11) - (52)	2
Arecaceae	<i>Socratea</i>	<i>exorrhiza</i>	3	V (9)	M (1,11)	I (1,11)	2
Moraceae	<i>Sorocea</i>	<i>cufodontisii</i>	2	V (9,22)	M (32)	I (52)	3
Moraceae	<i>Sorocea</i>	<i>pubivena</i>	2	V (9,11)	D (1,2,3,4,11)	W (1,2,4,11)	2

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Malpighiaceae	<i>Spachea</i>	<i>correae</i>	4	W (1,22)	H (1)	I (1)	1
Apocynaceae	<i>Stemmadenia</i>	<i>donnell-smithii</i>	2	V (9,22)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>apetala</i>	2	A (52) - V (52)	M (22)	I (22)	2
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>recordiana</i>	4	NV (11,26)	M (1,9,11,22)	I (1,22)	3
Fabaceae/Mim.	<i>Stryphnodendron</i>	<i>microstachyum</i>	4	NV (11)	H (1,3)	I (1,11)	4
Styracaceae	<i>Styrax</i>	<i>argenteus</i>	2	V (38)	H (26)	I (52)	4
Fabaceae/Pap.	<i>Swartzia</i>	<i>cubensis</i>	4	V (26) - NV (26)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	3
Fabaceae/Pap.	<i>Swartzia</i>	<i>simplex</i>	1	V (26) - NV (26)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	2
Symplocaceae	<i>Symplocos</i>	<i>striata</i>	2	V (52)	H (26)	I (52)	3
Bignoniaceae	<i>Tabebuia</i>	<i>rosea</i>	4	H (11)	H (2,3,11)	I (2,4,11)	1
Magnoliaceae	<i>Talauma</i>	<i>gloriensis</i>	2	V (52)	H (1,3)	I (1)	3
Sapindaceae	<i>Talisia</i>	<i>nervosa</i>	1	V (9,11)	P (22,29,47) - H (1)	I (1,22)	2
Anacardiaceae	<i>Tapirira</i>	<i>guianensis</i>	4	A (52) - V (9)	D (3)	I (52)	4
Dichapetalaceae	<i>Tapura</i>	<i>guianensis</i>	2	V (52)	H (39)	I (52)	2
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>amazonia</i>	4	W (1,6,11,15)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	1
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>bucidoides</i>	4	W (11)	H (3)	I (11)	5
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>oblonga</i>	4	W (11)	H (42)	I (11)	5
Burseraceae	<i>Tetragastris</i>	<i>panamensis</i>	4	V (9)	D (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	1
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium</i>	<i>eurphyllum</i>	2	A (52)	D (40)	I (11)	4
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>angustifolium</i>	2	NV (26)- V (26)	H (22)	I (22)	2
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>bicolor</i>	2	NV (26)- V (26)	H (22)	I (22)	2
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>simiarum</i>	2	NV (26)- V (26)	H (1,3)	I (1,22)	2
Ulmaceae	<i>Trema</i>	<i>micrantha</i>	2	V (5,9)	M (2,3,8)	I (2)	5
Tiliaceae	<i>Trichospermum</i>	<i>galeottii</i>	2	W (52)	M (22)	I (22)	5
Annonaceae	<i>Unonopsis</i>	<i>pittieri</i>	2	V (14)	H (1,3,11)	I (1)	2
Humiriaceae	<i>Vantanea</i>	<i>occidentalis</i>	3	V (52)	H (52)	I (52)	2
Fabaceae/Pap.	<i>Vatairea</i>	<i>lundellii</i>	4	W (14)	H (52)	I (52)	4
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>koschnyi</i>	4	V (9,10)	D (1,2,3,10,11,14)	I (1,2,11,14)	4
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>multiflora</i>	3	V (9,10)	D (14,14)	I (14)	5
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>sebifera</i>	4	V (9,10)	D (1,3,10,11,14)	I (1,11,14)	1
Clusiaceae	<i>Vismia</i>	<i>macrophylla</i>	2	V (9)	H (1,11)	I (1,11)	4

Anexo 1. (Continuación). Listado de especies evaluadas con sus rasgos funcionales en las parcelas de La Tirimbina y Corinto

Familia	Genero	Especie	Estrato	Diseminación	Sist. Sexual	Polinización	Tasa crecimiento
Verbenaceae	<i>Vitex</i>	<i>cooperi</i>	4	V (52)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	3
Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	<i>ferruginea</i>	4	W (1,11)	H (1,2,3,11)	I (1,2,4,11)	5
Sapindaceae	<i>Vouarana</i>	<i>anomala</i>	3	V (52)	P (52)	I (22)	4
Rubiaceae	<i>Warszewiczia</i>	<i>coccinea</i>	2	W (1,11)	H (1,2,3,11)	A (1,2) - I (2,11)	2
Arecaceae	<i>Welfia</i>	<i>regia</i>	2	NV (11)	M (1,11)	I 1,11)	2
Annonaceae	<i>Xylopi</i>	<i>bocatorena</i>	2	V (52)	H (1,2,3,11)	I (1,2,11)	3
Annonaceae	<i>Xylopi</i>	<i>sericophylla</i>	3	V (52)	H (1,3)	I (1)	4
Flacourtiaceae	<i>Xylosma</i>	<i>hispidula</i>	1	V (52)	D (35)	I (52)	2
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>ekmanii</i>	2	V (9)	D (14)	I (22)	3
Fabaceae/Mim.	<i>Zygia</i>	<i>gigantifoliola</i>	2	NV (11)	H (1)	I (1,11,17) - A (17)	2

*Anexo 2. Referencias bibliográficas ragos agente dispersor sistema sexual y agente polinizador*

1. Chazdon, RL; Careaga, S; Webb, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forest. *Ecological Monographs* 73:331-347.
2. Kress, WJ; Beach, JH. 1929. Flowering plant reproductive systems. *In* McDade, LA; Bawa, KS; Hespeneide, HA; Hartshorn, GS. eds. *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest.* The university of Chicago Press. p. 161-182.
3. Bawa, KS; Perry, DR; Beach, JH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72(3):331-345.
4. Bawa, KS; Bullock, SH; Perry, DR; Coville, RE; Grayum, MH. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72(3):346-356.
5. Wheelwright, NT; Haber, WA; Murray, KG; Guindon, C. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16(3):173-192.
6. Loiselle, BA; Blake, JG. 1999. Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80(1):330-336.
7. Dalling, JW; Hubbell, SP; Silveira, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*. 86:674-689.
8. Bullock, SH. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17(4):287-301.
9. Snow, DW. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13(1):1-14.
10. Gentry, AH. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Perú y Ecuador) with supplementary notes on herbaceous taxa. The University Chicago Press. Chicago and London.
11. Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la Estación Biológica La Selva y áreas circundantes. Edición 1. Versión electrónica.
12. Pascarella, JB. 1997. Breeding systems of *Ardisia* Sw. (Myrsinaceae). *Brittonia* 49(1):45-53.
13. Ibarra-Manriquez, G; Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal Botany* 79(4):383-329.
14. Ackerly, DD; Rankin-De-Merona, JM; Rodriguez, WA. 1990. Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical Ecology* 6(2):239-248.
15. Foster, S. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. *In* Leigh, EG; Rand, AS; Windsor, DM eds. *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes.* 2 ed. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. p. 151-172.
16. Styles, BT; Khosla, PK. 1976. Cytology and reproductive biology of Meliaceae. *In* Burley, J; Styles, BT. eds. *Tropical trees. Variation, breeding and conservation.* Linnean Society Symposium Series. No 2. p. 61-67.
17. Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae:Mimosoideae). *Evolution* 38(5):1130-1143.
18. Opler, PA; Baker, HG; Frankie, GW. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7(4):234-247.
19. Nic Lughadha, E; Proenca, C. 1996. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83(4):480-503.
20. Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae:Mimosoideae). *Systematic Botany* 8(4):354-368.
21. Zamora, N; Jiménez, Q; Poveda, LJ. 2000. Árboles de Costa Rica. Vol II. Santo Domingo de Heredia, CR. Instituto Nacional de Biodiversidad. 350 p.

22. Croat, TB. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Standford, California. 293 p.
23. Sanaïotti, TM; Magnusson, WE. 1995. Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11:53-65
24. Prance, GT; White, F. 1988. The genera of Chrysobalanaceae: a study in practical and theoretical taxonomy and its relevance to evolutionary biology. *Philos. Trans., Ser. B.* 320:1-184.
25. Hartshorn, GS. 1991. Plantas. In Janzen, DH. Ed. *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José, CR. P. 119-354.
26. van Roosmalen, MGM. 1985. Fruits of the Guianan flora. Institute of systematic Botany Utrecht University. Silvicultural Department of Wageningen Agricultural University. Guyana. 483 p.
27. Prance, GT. 1972. Flora Neotropica. Monograph No. 9. Chrysobalanaceae. Organization for Flora Neotropica. Hafner Publishing Company, New York. 410 p.
28. Standley, PC; Steyermark, JA. 1946. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, IV. Chicago Natural History Museum. 493 p.
29. Standley, PC; Steyermark, JA. 1299. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, VI. Chicago Natural History Museum. 440 p.
30. Standley, PC; Williams, LO. 1975. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, XI, 1-3. Field Museum of Natural History. 274 p.
31. Woodson, RE; Schery, RW; Blackwell, WH. 1968. Flora of Panamá. Part VIII. Family 154. Sapotaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 55(2):145-169.
32. Berg, CC; Akkermans, RWAP; van Heusden, CH. 1990. Flora Neotropica. Monograph 51. Cecropiaceae: Coussapoa y Pourouma with an introduction to the family. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 208 p.
33. Todzia, CA. 1988. Flora Neotropica. Monograph 48. Chlorantaceae: Hedyosmum. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 139 p.
34. Pennington, TD. 1990. Flora Neotropica. Monograph 52. Sapotaceae. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 770 p.
35. Sleumer, HO. 1980. Flora Neotropica. Monograph 22. Flacourtiaceae. Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden. 499 p.
36. Woodson, RE; Schery, RW. 1980a. Flora of Panamá. Part VI. Familia 123. Guttiferae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:969-1043.
37. Woodson, RE; Schery, RW. 1980b. Flora of Panamá. Part IX. Familia 179. Rubiaceae. By Dwyer, JD. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:(1). 522 p.
38. D'Arcy, WG; Schanen, N. 1975. Flora of Panamá. Part IV. Familia 87. Erythroxylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:21-33.
39. Woodson, RE; Schery, RW; Lewis, WH. 1967. Flora of Panamá. Part VI. Familia 96A. Dichapetalaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 54(1):9-12.
40. Woodson, RE; Schery, RW. 1968. Flora of Panamá. Part VI. Familia 97. Euphorbiaceae. By Webster, GL; Burch, D. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 54:211-350.
41. Flora of Panamá. Familia Leguminosae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*.
42. Steyermark, JA; Berry, PE; Holst, BK. 1998. Flora of the Venezuelan Guayana. Vol 4. Stace, CA; Alwan, AR. 329-352.
43. Stein, BA. 2001a. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo II. Stevens, WD; Ulloa Ulloa, C; Pool, A; Montiel, OM. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. Vol 85. 1141-1143.
44. Stein, BA. 2001b. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo II. Van der Werff. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. Vol 85. 1190-1206.

45. Stein, BA. 2001c. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo II. Lorence, DH. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol 85. 1508-1509.
46. Stein, BA. 2001d. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo III. Gentry, A. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol 85. 2303-2306.
47. Stein, BA. 2001e. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo III. Robins, RL. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol 85. 2307-2332.
48. Stein, BA. 2001f. Flora de Nicaragua. Angiospermas. Tomo III. Todzia, CA. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol 85. 2474-2478.

Anexo 3. Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	Grupo Funcional	Estrato	Tasa crecimiento
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i>	<i>scaberrimum</i>	1	1	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>mexicana</i>	1	1	1
Capparaceae	<i>Capparis</i>	<i>pittieri</i>	1	1	2
Caricaceae	<i>Jacaratia</i>	<i>dolichaula</i>	1	1	2
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i>	<i>bonplandianum</i>	1	1	2
Fabaceae/Pap.	<i>Swartzia</i>	<i>simplex</i>	1	1	2
Flacourtiaceae	<i>Mayna</i>	<i>odorata</i>	1	1	2
Flacourtiaceae	<i>Xylosma</i>	<i>hispidula</i>	1	1	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>talamancana</i>	1	1	2
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>costaricensis</i>	1	1	2
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>octopleura</i>	1	1	2
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>hondensis</i>	1	1	2
Rubiaceae	<i>Faramea</i>	<i>occidentalis</i>	1	1	2
Rubiaceae	<i>Hippotis</i>	<i>albiflora</i>	1	1	2
Sapindaceae	<i>Talisia</i>	<i>nervosa</i>	1	1	2
Solanaceae	<i>Cestrum</i>	<i>nocturnum</i>	1	1	2
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>dasyadena</i>	1	1	2
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>squamata</i>	1	1	2
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>schiedeanus</i>	1	1	3
Euphorbiaceae	<i>Pera</i>	<i>arborea</i>	1	1	3
Melastomataceae	<i>Ossaea</i>	<i>robusta</i>	1	1	3
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>pinchotiana</i>	1	1	3
Myrsinaceae	<i>Parathesis</i>	<i>fusca</i>	1	1	3
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	aff. <i>valerii</i>	1	1	3
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>sarapiquensis</i>	1	1	3
Nyctaginaceae	<i>Neea</i>	<i>elegans</i>	1	1	3
Olacaceae	<i>Heisteria</i>	<i>concinna</i>	1	1	3
Rhamnaceae	<i>Colubrina</i>	<i>spinosa</i>	1	1	3
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>nigrescens</i>	1	1	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>brachiata</i>	1	1	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>luxurians</i>	1	1	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>panamensis</i>	1	1	3
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>billbergianus</i>	1	1	4
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>arguta</i>	1	1	4
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>simplex</i>	1	1	4
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>berteriana</i>	1	1	4
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>chiapensis</i>	1	1	4
Melastomataceae	<i>Ossaea</i>	<i>brenesii</i>	1	1	5
Annonaceae	<i>Annona</i>	<i>montana</i>	2	2	1
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>recurvisepala</i>	2	2	1
Apocynaceae	<i>Peschiera</i>	<i>arborea</i>	2	2	1
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>bicolor</i>	2	2	1
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>cymosa</i>	2	2	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>glabrum</i>	2	2	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>panamense</i>	2	2	1
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>ravenii</i>	2	2	1

Anexo 3. (Continuación). Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	TFP	Estrato	Tasa crecimiento
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima</i>	<i>oblonga</i>	2	2	1
Euphorbiaceae	<i>Richeria</i>	<i>obovata</i>	2	2	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>densiflora</i>	2	2	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>spectabilis</i>	2	2	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>thibaudiana</i>	2	2	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>umbellifera</i>	2	2	1
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>arborea</i>	2	2	1
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	<i>chavarrianum</i>	2	2	1
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>umbrosa</i>	2	2	1
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>tenera</i>	2	2	1
Melastomataceae	<i>Graffenrieda</i>	<i>galeottii</i>	2	2	1
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>multispicata</i>	2	2	1
Moraceae	<i>Clarisia</i>	<i>biflora</i>	2	2	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>acapulcensis</i>	2	2	1
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>glandulosopunctata</i>	2	2	1
Rubiaceae	<i>Amaioua</i>	<i>pedicellata</i>	2	2	1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>bulliformis</i>	2	2	1
Annonaceae	<i>Anaxagorea</i>	<i>phaeocarpa</i>	2	2	2
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>diospyroides</i>	2	2	2
Annonaceae	<i>Unonopsis</i>	<i>pittieri</i>	2	2	2
Apocynaceae	<i>Stemmadenia</i>	<i>donnell-smithii</i>	2	2	2
Arecaceae	<i>Astrocaryum</i>	<i>confertum</i>	2	2	2
Arecaceae	<i>Euterpe</i>	<i>precatória</i>	2	2	2
Arecaceae	<i>Welfia</i>	<i>regia</i>	2	2	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>bracteolosa</i>	2	2	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>obliquifolia</i>	2	2	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>ochrocalyx</i>	2	2	2
Bombacaceae	<i>Quararibea</i>	<i>parvifolia</i>	2	2	2
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>lemsii</i>	2	2	2
Clusiaceae	<i>Dystovomita</i>	<i>paniculata</i>	2	2	2
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>intermedia</i>	2	2	2
Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum</i>	<i>donnell-smithii</i>	2	2	2
Dichapetalaceae	<i>Tapura</i>	<i>guianensis</i>	2	2	2
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>fimbriatum</i>	2	2	2
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>	<i>glandulosum</i>	2	2	2
Fabaceae/Caes.	<i>Macrolobium</i>	<i>costaricense</i>	2	2	2
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>edulis</i>	2	2	2
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>jinicuil</i>	2	2	2
Fabaceae/Mim.	<i>Zygia</i>	<i>gigantifoliola</i>	2	2	2
Fabaceae/Pap.	<i>Lonchocarpus</i>	<i>oliganthus</i>	2	2	2
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>sylvestris</i>	2	2	2
Flacourtiaceae	<i>Lozania</i>	<i>pittieri</i>	2	2	2
Flacourtiaceae	<i>Ryania</i>	<i>speciosa</i>	2	2	2
Icacinaceae	<i>Calatola</i>	<i>costaricensis</i>	2	2	2
Lauraceae	<i>Licaria</i>	aff. <i>cufodontisii</i>	2	2	2
Lecythidaceae	<i>Grias</i>	<i>cauliflora</i>	2	2	2



Anexo 3. (Continuación). Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	TFP	Estrato	Tasa crecimiento
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>dorsiloba</i>	2	2	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>bullata</i>	2	2	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>glabra</i>	2	2	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>guidonia</i>	2	2	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>macrophylla</i>	2	2	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>pyriformis</i>	2	2	2
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>rhopalocarpa</i>	2	2	2
Moraceae	<i>Brosimum</i>	<i>guianense</i>	2	2	2
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>tonduzii</i>	2	2	2
Moraceae	<i>Maquira</i>	<i>costaricana</i>	2	2	2
Moraceae	<i>Naucleopsis</i>	<i>naga</i>	2	2	2
Moraceae	<i>Sorocea</i>	<i>pubivena</i>	2	2	2
Myrsinaceae	<i>Ardisia</i>	<i>fimbrillifera</i>	2	2	2
Myrsinaceae	<i>Ardisia</i>	<i>standleyana</i>	2	2	2
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>splendens</i>	2	2	2
Ochnaceae	<i>Ouratea</i>	<i>curvata</i>	2	2	2
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea</i>	<i>elliptica</i>	2	2	2
Rubiaceae	<i>Alibertia</i>	<i>atlantica</i>	2	2	2
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>talamancana</i>	2	2	2
Rubiaceae	<i>Faramea</i>	<i>parvibractea</i>	2	2	2
Rubiaceae	<i>Posoqueria</i>	<i>latifolia</i>	2	2	2
Rubiaceae	<i>Posoqueria</i>	<i>panamensis</i>	2	2	2
Rubiaceae	<i>Warszewiczia</i>	<i>coccinea</i>	2	2	2
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>rufescens</i>	2	2	2
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>subrotata</i>	2	2	2
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>apetala</i>	2	2	2
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>angustifolium</i>	2	2	2
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>bicolor</i>	2	2	2
Sterculiaceae	<i>Theobroma</i>	<i>simiarum</i>	2	2	2
Tiliaceae	<i>Mortonioidendron</i>	<i>costaricense</i>	2	2	2
Violaceae	<i>Gloeospermum</i>	<i>diversipetalum</i>	2	2	2
Annonaceae	<i>Anaxagorea</i>	<i>crassipetala</i>	3	2	3
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>aeruginosa</i>	3	2	3
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>bocatorena</i>	3	2	3
Apocynaceae	<i>Rauvolfia</i>	<i>purpurascens</i>	3	2	3
Araliaceae	<i>Dendropanax</i>	<i>arboreus</i>	3	2	3
Arecaceae	<i>Prestoea</i>	<i>decurrens</i>	2	2	2
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>dwyeri</i>	3	2	3
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>lucidula</i>	3	2	3
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>costaricense</i>	3	2	3
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>schippii</i>	3	2	3
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>media</i>	3	2	3
Clethraceae	<i>Clethra</i>	<i>costaricensis</i>	3	2	3
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>madruno</i>	3	2	3
Clusiaceae	<i>Marila</i>	<i>laxiflora</i>	3	2	3
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>macrophyllum</i>	3	2	3
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i>	<i>latifolia</i>	3	2	3

Anexo 3. (Continuación). Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	TFP	Estrato	Tasa crecimiento
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus</i>	<i>skutchii</i>	3	2	3
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>cocleensis</i>	3	2	3
Fabaceae/Pap.	<i>Ormosia</i>	<i>amazonica</i>	3	2	3
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>commersoniana</i>	3	2	3
Flacourtiaceae	<i>Lacistema</i>	<i>aggregatum</i>	3	2	3
Flacourtiaceae	<i>Lunania</i>	<i>mexicana</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>misanthae</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>sarapiquensis</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>atirrensis</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>cernua</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>laetevirens</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>nicaraguensis</i>	3	2	3
Lauraceae	<i>Persea</i>	<i>americana</i>	3	2	3
Magnoliaceae	<i>Talauma</i>	<i>gloriensis</i>	3	2	3
Melastomataceae	<i>Conostegia</i>	<i>superba</i>	3	2	3
Melastomataceae	<i>Henriettea</i>	<i>tuberculosa</i>	3	2	3
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>affinis</i>	3	2	3
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>stevensiana</i>	3	2	3
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>kunthiana</i>	3	2	3
Monimiaceae	<i>Siparuna</i>	<i>guianensis</i>	3	2	3
Moraceae	<i>Sorocea</i>	<i>cufodontisii</i>	3	2	3
Myrsinaceae	<i>Parathesis</i>	<i>trychogyne</i>	3	2	3
Quiinaceae	<i>Lacunaria</i>	<i>panamensis</i>	3	2	3
Quiinaceae	<i>Quiina</i>	<i>schippii</i>	3	2	3
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>impetiolaris</i>	3	2	3
Rubiaceae	<i>Coussarea</i>	<i>psychotrioides</i>	3	2	3
Rubiaceae	<i>Ferdinandusa</i>	<i>panamensis</i>	3	2	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>eurycarpa</i>	3	2	3
Rubiaceae	<i>Simira</i>	<i>maxonii</i>	3	2	3
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>ekmanii</i>	3	2	3
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>donnellsmithii</i>	3	2	3
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>glabra</i>	3	2	3
Symplocaceae	<i>Symplocos</i>	<i>striata</i>	3	2	3
Apocynaceae	<i>Rauvolfia</i>	<i>aphlebia</i>	3	2	4
Bignoniaceae	<i>Jacaranda</i>	<i>copaia</i>	3	2	4
Bombacaceae	<i>Ochroma</i>	<i>pyramidale</i>	3	2	4
Cecropiaceae	<i>Pourouma</i>	<i>bicolor</i>	3	2	4
Clusiaceae	<i>Vismia</i>	<i>macrophylla</i>	3	2	4
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium</i>	<i>euryphyllum</i>	3	2	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>acuminata</i>	3	2	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>chocoensis</i>	3	2	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>mortoniana</i>	3	2	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>samanensis</i>	3	2	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>sapindoides</i>	3	2	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>sertulifera</i>	3	2	4

Anexo 3. (Continuación). Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	TFP	Estrato	Tasa crecimiento
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>coronata</i>	3	2	4
Flacourtiaceae	<i>Hasseltia</i>	<i>floribunda</i>	3	2	4
Flacourtiaceae	<i>Pleuranthodendron</i>	<i>lindenii</i>	3	2	4
Icacinaceae	<i>Dendrobangia</i>	<i>boliviana</i>	3	2	4
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	<i>cinnamomifolium</i>	3	2	4
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>aff. excelsa</i>	3	2	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>insularis</i>	3	2	4
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>minutiflora</i>	3	2	4
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>punctata</i>	3	2	4
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>leptoclada</i>	3	2	4
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>brenesii</i>	3	2	4
Sapindaceae	<i>Allophylus</i>	<i>psilospermus</i>	3	2	4
Styracaceae	<i>Styrax</i>	<i>argenteus</i>	3	2	4
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	<i>insignis</i>	3	2	5
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	<i>obtusifolia</i>	3	2	5
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>smithianus</i>	3	2	5
Malvaceae	<i>Hampea</i>	<i>appendiculata</i>	3	2	5
Ochnaceae	<i>Ouratea</i>	<i>valerii</i>	3	2	5
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>vernica</i>	3	2	5
Tiliaceae	<i>Trichospermum</i>	<i>galeottii</i>	3	2	5
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>schippii</i>	3	2	5
Ulmaceae	<i>Trema</i>	<i>micrantha</i>	3	2	5
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>sericophylla</i>	3	3	4
Cecropiaceae	<i>Pourouma</i>	<i>minor</i>	3	3	4
Euphorbiaceae	<i>Alchorneopsis</i>	<i>floribunda</i>	3	3	4
Euphorbiaceae	<i>Conceveiba</i>	<i>pleiostemona</i>	3	3	4
Fabaceae/Mim.	<i>Abarema</i>	<i>adenophora</i>	3	3	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>pezizifera</i>	3	3	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>punctata</i>	3	3	4
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>membranacea</i>	3	3	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>floribunda</i>	3	3	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>leucoxylon</i>	3	3	4
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>macropoda</i>	3	3	4
Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>kunthiana</i>	3	3	4
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i>	<i>arthropoda</i>	3	3	4
Sapindaceae	<i>Vouarana</i>	<i>anomala</i>	3	3	4
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>latifolia</i>	3	3	5
Fabaceae/Caes.	<i>Sclerolobium</i>	<i>costaricense</i>	3	3	5
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i>	<i>costaricensis</i>	3	3	5
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>purpurea</i>	3	3	5
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>maxima</i>	3	3	5
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>multiflora</i>	3	3	5
Annonaceae	<i>Rollinia</i>	<i>pittieri</i>	4	3	1
Bursерaceae	<i>Protium</i>	<i>pittieri</i>	4	3	1
Chrysobalanaceae	<i>Couepia</i>	<i>polyandra</i>	4	3	1
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>triandra</i>	4	3	1

Anexo 3. (Continuación). Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	TFP	Estrato	Tasa crecimiento
Fabaceae/Pap.	<i>Ormosia</i>	<i>velutina</i>	4	3	1
Fabaceae/Pap.	<i>Pterocarpus</i>	<i>rohrii</i>	4	3	1
Hernandiaceae	<i>Hernandia</i>	<i>didymantha</i>	4	3	1
Hippocastanaceae	<i>Billia</i>	<i>colombiana</i>	4	3	1
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>cissiflora</i>	4	3	1
Moraceae	<i>Brosimum</i>	<i>alicastrum</i>	4	3	1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>colombianum</i>	4	3	1
Sapotaceae	<i>Elaeoluma</i>	<i>glabrescens</i>	4	3	1
Sapotaceae	<i>Micropholis</i>	<i>crotonoides</i>	4	3	1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>glomerata</i>	4	3	1
Ulmaceae	<i>Ampelocera</i>	<i>macrocarpa</i>	4	3	1
Arecaceae	<i>Iriartea</i>	<i>deltoides</i>	4	3	2
Arecaceae	<i>Socratea</i>	<i>exorrhiza</i>	4	3	2
Bombacaceae	<i>Pachira</i>	<i>aquatica</i>	4	3	2
Fabaceae/Pap.	<i>Andira</i>	<i>inermis</i>	4	3	2
Humiriaceae	<i>Vantanea</i>	<i>occidentalis</i>	4	3	2
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>glabrescens</i>	4	3	2
Melastomataceae	<i>Mouriri</i>	<i>gleasoniana</i>	4	3	2
Rubiaceae	<i>Chimarrhis</i>	<i>latifolia</i>	4	3	2
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>venezuelanense</i>	4	3	2
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>congestifolia</i>	4	3	2
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>torta</i>	4	3	2
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>geniculata</i>	4	3	3
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>	<i>aucuparium</i>	4	3	3
Fabaceae/Pap.	<i>Lecointea</i>	<i>amazonica</i>	4	3	3
Fabaceae/Pap.	<i>Ormosia</i>	<i>coccinea</i>	4	3	3
Moraceae	<i>Pseudolmedia</i>	<i>spuria</i>	4	3	3
Rubiaceae	<i>Chimarrhis</i>	<i>parviflora</i>	4	3	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>calistophylla</i>	4	3	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>durlandii</i>	4	3	3
Bignoniaceae	<i>Tabebuia</i>	<i>rosea</i>	4	4	1
Burseraceae	<i>Tetragastris</i>	<i>panamensis</i>	4	4	1
Chrysobalanaceae	<i>Maranthes</i>	<i>panamensis</i>	4	4	1
Clusiaceae	<i>Calophyllum</i>	<i>brasiliense</i>	4	4	1
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>amazonia</i>	4	4	1
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima</i>	<i>alchorneoides</i>	4	4	1
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>leiocalycina</i>	4	4	1
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>hartshorniana</i>	4	4	1
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>mollifolia</i>	4	4	1
Malpighiaceae	<i>Spachea</i>	<i>correae</i>	4	4	1
Myristicaceae	<i>Otoba</i>	<i>novogranatensis</i>	4	4	1
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>sebifera</i>	4	4	1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>filipes</i>	4	4	1
Tiliaceae	<i>Apeiba</i>	<i>membranacea</i>	4	4	1
Caricaceae	<i>Jacaratia</i>	<i>costaricensis</i>	4	4	2
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>medusula</i>	4	4	2
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>tuerckheimii</i>	4	4	2

Anexo 3. (Continuación). Clasificación de las especies en tipos funcionales según el estrato y la tasa de crecimiento

Familia	Género	Especie	TFP	Estrato	Tasa crecimiento
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i>	<i>myristicifolium</i>	5	4	3
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i>	<i>spruceanum</i>	5	4	3
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	<i>skutchii</i>	5	4	3
Fabaceae/Pap.	<i>Dussia</i>	<i>macrophyllata</i>	5	4	3
Fabaceae/Pap.	<i>Hymenolobium</i>	<i>mesoamericanum</i>	5	4	3
Fabaceae/Pap.	<i>Swartzia</i>	<i>cubensis</i>	5	4	3
Flacourtiaceae	<i>Laetia</i>	<i>procera</i>	5	4	3
Hernandiaceae	<i>Hernandia</i>	<i>stenura</i>	5	4	3
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>salicina</i>	5	4	3
Meliaceae	<i>Carapa</i>	<i>guianensis</i>	5	4	3
Moraceae	<i>Brosimum</i>	<i>lactescens</i>	5	4	3
Olacaceae	<i>Minquartia</i>	<i>guianensis</i>	5	4	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>campechiana</i>	5	4	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>reticulata</i>	5	4	3
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>viridis</i>	5	4	3
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>recordiana</i>	5	4	3
Verbenaceae	<i>Vitex</i>	<i>cooperi</i>	5	4	3
Anacardiaceae	<i>Tapirira</i>	<i>guianensis</i>	5	4	4
Apocynaceae	<i>Lacmellea</i>	<i>panamensis</i>	5	4	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>alba</i>	5	4	4
Fabaceae/Mim.	<i>Inga</i>	<i>allenii</i>	5	4	4
Fabaceae/Mim.	<i>Pentaclethra</i>	<i>macroloba</i>	5	4	4
Fabaceae/Mim.	<i>Stryphnodendron</i>	<i>microstachyum</i>	5	4	4
Fabaceae/Pap.	<i>Vatairea</i>	<i>lundellii</i>	5	4	4
Humiriaceae	<i>Humiriastrum</i>	<i>diguense</i>	5	4	4
Humiriaceae	<i>Sacoglottis</i>	<i>trichogyna</i>	5	4	4
Lecythidaceae	<i>Lecythis</i>	<i>ampla</i>	5	4	4
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>koschnyi</i>	5	4	4
Ochnaceae	<i>Cespedesia</i>	<i>spathulata</i>	5	4	4
Sapindaceae	<i>Matayba</i>	<i>oppositifolia</i>	5	4	4
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	<i>pentandra</i>	5	4	5
Caricaceae	<i>Jacaratia</i>	<i>spinosa</i>	5	4	5
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>bucidoides</i>	5	4	5
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>oblonga</i>	5	4	5
Fabaceae/Mim.	<i>Balizia</i>	<i>elegans</i>	5	4	5
Meliaceae	<i>Cedrela</i>	<i>odorata</i>	5	4	5
Simaroubaceae	<i>Simarouba</i>	<i>amara</i>	5	4	5
Tiliaceae	<i>Goethalsia</i>	<i>meiantha</i>	5	4	5
Vochysiaceae	<i>Qualea</i>	<i>polychroma</i>	5	4	5
Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	<i>ferruginea</i>	5	4	5

## 5 ARTÍCULO II.

**Salgado-Negret, BE. 2007. Respuesta de tipos funcionales de especies arbóreas a la perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis M.Sc. CATIE.**

### **Resumen**

La perturbación natural a escalas e intensidades intermedias es catalogada como un factor clave en el mantenimiento de la diversidad taxonómica. La mayoría de investigaciones que evalúan la respuesta de las comunidades a la perturbación se han enfocado en el comportamiento de las especies dominantes, ya que la baja abundancia de la mayoría de las especies en los bosques tropicales impide determinar para estas especies las tasas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad, generando un conocimiento parcial de la respuesta de las comunidades a estas perturbaciones. En este sentido, el análisis de los tipos funcionales de plantas (TFP), que resumen la alta diversidad de especies en un número reducido de grupos con comportamientos similares ante determinados factores, representa un enfoque apropiado para valorar la respuesta de las comunidades enteras a la perturbación. El objetivo de esta investigación fue entender en el tiempo la respuesta de tipos funcionales de especies arbóreas a la perturbación en un bosque muy húmedo tropical del noreste de Costa Rica, a través de un gradiente de perturbación generado por actividades de manejo forestal. Se utilizaron datos de 13 – 16 años de medición de individuos con  $dap \geq 10$  cm en 13 parcelas permanentes de muestreo de 1 ha (PPM) en bosques selectivamente aprovechados para madera, los cuales fueron clasificados en tres intensidades de perturbación: sin perturbación (testigo), perturbación baja y perturbación alta. Las variables evaluadas por TFP fueron: porcentaje de especies e individuos, porcentaje de especies raras e individuos de especies raras, tasa de reclutamiento, tasa de mortalidad y porcentaje de área basal. Los análisis no mostraron diferencias estadísticas de los TFP en función de los periodos de tiempo para ninguna de las variables. La mayoría de los TFP variaron sus porcentajes de especies e individuos en función de la perturbación, con excepción del grupo de especies del estrato arbóreo inferior con tasas de crecimiento entre muy lentas y muy rápidas (TFP-1); los TFP-1 y TFP-2 variaron en función de los tratamientos para el porcentaje de especies raras y de área basal; y finalmente los TFP-2 y TFP-3 variaron la tasa de individuos reclutas y los TFP-1, TFP-2 y TFP-3 variaron la tasa de individuos muertos. Este análisis funcional evidenció que tipos funcionales

son una agrupación ecológica que responde a la intensidad de perturbación, pero donde la complejidad del bosque y la alta heterogeneidad espacial de la perturbación impiden obtener mayor información acerca de su dinámica temporal.

## 5.1 Introducción

La perturbación es catalogada como un factor clave en el mantenimiento de la diversidad taxonómica, y una de las hipótesis más aceptadas es la perturbación intermedia (Connell 1978) la cual afirma que las perturbaciones a frecuencias e intensidades intermedias ayudan a evitar la exclusión competitiva, permitiendo la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ambientales, lo cual probablemente también estaría promoviendo la diversidad funcional. La perturbación puede ser definida como un evento relativamente discreto que genera un cambio en la estructura física del ambiente (Clark 1990), y como una rápida liberación o reubicación de los recursos del ecosistema (Sheil y Burslem 2003), cuya intensidad influencia el grado y la tasa de recuperación de la diversidad florística (Asquith 2002). Existen evidencias contrastantes sobre el efecto de la perturbación intermedia sobre la diversidad taxonómica (Burslem y Whitmore 1999, Hubbell *et al.* 1999, Sheil 1999, Molino y Sabatier 2001), pero pocas investigaciones se han realizado sobre el impacto de la perturbación en la diversidad funcional (Chazdon *et al.* 2003, van der Hout y Zagt 2003).

El efecto de la perturbación sobre la estructura y dinámica de los bosques tropicales ha sido ampliamente estudiado (Gentry y Terborgh 1990, Hubbell y Foster 1990, Lieberman *et al.* 1985a, Lieberman *et al.* 1990, Ranking de Merona *et al.* 1990, Milton *et al.* 1994, Condit *et al.* 1995, Condit *et al.* 1996, Condit *et al.* 1999, Finegan y Camacho 1999, Smith y Nichols 2005), pero el entendimiento de esta dinámica es altamente complejo no solo por la alta diversidad de respuestas de las especies individuales a la perturbación, sino porque los procesos de perturbación y recuperación de los bosques se solapan en las dimensiones espacio temporales (Chazdon 2003).

Las respuestas de los bosques a estas perturbaciones han sido evaluadas desde diferentes perspectivas, por ejemplo estudiando la germinación de semillas y establecimiento de plántulas (Hammond y Brown 1995, Chapman y Chapman 1997, Montagnini *et al.* 1998, Guariguata *et al.* 2000) por ser esta la etapa más sensible al cambio en las condiciones

ambientales después de la perturbación (Clark y Clark 1992); desde la perspectiva estructural de recuperación del sistema, como sería el caso del área basal y la densidad de árboles las cuales son relativamente fáciles de estimar y proporcionan una aproximación a la respuesta de las comunidades al impacto (Chazdon 2003); o desde la perspectiva dinámica como sería el estudio de tasas de recambio (reclutamiento y mortalidad) (Lieberman y Lieberman 1987, Brandini *et al.* 1988, Carey *et al.* 1994, Milton *et al.* 1994, Condit *et al.* 1995, Phillips y Gentry 1994, Condit *et al.* 1999, Finegan y Camacho 1999, Clark *et al.* 2004). Pero independientemente del enfoque utilizado, muy pocos estudios han tratado de entender el papel de la perturbación desde el punto de vista funcional.

El número y la abundancia relativa de tipos funcionales es una medida reconocida para determinar la diversidad funcional (Tilman y Lehman 2001), por lo tanto evaluar su respuesta es una aproximación más real sobre el efecto de la perturbación en el funcionamiento de los bosques tropicales, ya que por definición son grupos de especies que producen un efecto similar en el ecosistema (Díaz y Cabido 1997, Lavorel *et al.* 1998, Lavorel y Garnier 2002). Es en este momento en el que los tipos funcionales de plantas (TFP) se convierten en el puente que une la fisiología de plantas con los procesos a nivel de comunidad y ecosistemas (Díaz y Cabido 1997).

Las investigaciones de TFP que involucran respuesta a perturbaciones a nivel de la dinámica de los bosques tropicales son muy pocos, se destaca el trabajo realizado por Condit *et al.* (1996) quienes agruparon las especies de acuerdo a caracteres demográficos, forma de crecimiento, fenología y requerimientos de humedad y evaluaron su respuesta a la sequía en la isla de Barro Colorado. Los autores no encontraron cambios en la estructura del bosque, densidad de árboles, proporción de especies deciduas, ni proporción de especies del sotobosque; y el único cambio importante fue que las especies demandantes de humedad disminuyeron en abundancia relativa en comparación con las especies tolerantes a la sequía (Condit *et al.* 1996). Verburg y van Eijk-Bos (2003) identificaron cinco TFP en un bosque lluvioso de tierras bajas en Borneo, basándose en los rasgos tasa de crecimiento, densidad de madera y estrato. Los autores encontraron después de dos años del aprovechamiento, que la proporción de individuos de maderas suaves del sotobosque y sub dosel fue casi el doble en los bosques aprovechados que los encontrados en los bosques primarios sin aprovechamiento para la primera clase diamétrica, pero después de 12 años del aprovechamiento ambos TFP



registraron reducción del porcentaje de individuos; y en la clase diamétrica  $> 60$  cm las especies de madera suave estuvieron casi ausentes en los bosques aprovechados.

Slik (2005), clasificó las especies de los géneros *Macaranga* y *Mallotus* (Euphorbiaceae) en pioneras y no pioneras de acuerdo a su densidad de madera, tamaño de las semillas y forma de la hoja. Los autores encontraron que las especies catalogadas como pioneras, que fueron aquellas con baja densidad de madera, semillas pequeñas y baja relación largo y ancho de la hoja, disminuyeron con el tiempo desde la perturbación e incrementaron con perturbaciones repetidas, desafortunadamente este análisis solo mostró una pequeña parte de la respuesta de las comunidades a la perturbación. Finalmente, van der Hout y Zagt (2003) estudiaron la respuesta al aprovechamiento forestal en plántulas y árboles entre 5 y 20 cm de dap que fueron agrupados en tres TFP de acuerdo a la densidad de madera y tamaño de las semillas, en un bosque en Guyana Central. Los autores denominaron estos TFP como pioneras, pioneras de larga vida y climax, y encontraron que después de seis años del aprovechamiento, las especies pioneras incrementaron su reclutamiento en las áreas con altas condiciones lumínicas, y que este estudio comprueba la hipótesis de perturbación intermedia.

El objetivo de esta investigación fue analizar la respuesta de los tipos funcionales de especies arbóreas a la perturbación en dos bosques muy húmedos tropicales del noreste de Costa Rica, para lo cual se plantearon tres objetivos específicos con relación al tiempo y a las diferentes intensidades de perturbación: i) determinar la variación de la abundancia y área basal de los tipos funcionales identificados; ii) determinar el reclutamiento y mortalidad de los tipos funcionales identificados; y iii) determinar la variación en la abundancia y riqueza de especies raras de los tipos funcionales identificados. Las hipótesis de la investigación fueron: i) existen diferencias en las variables estructurales y en la dinámica de los tipos funcionales a diferentes intensidades de perturbación en función del tiempo: en bosques con mayor perturbación el reclutamiento es mayor y está dominado por especies con altas tasas de crecimiento; y ii) la abundancia de especies raras incrementa a mayores intensidades de perturbación.

## 5.2 Materiales y métodos

### 5.2.1 Área de estudio

Los bosques del área de estudio pertenecen a la Ecoregión de *Bosque Húmedo del Atlántico de Centroamérica* y se encuentran en la categoría de zona vulnerable y sobresaliente a nivel bioregional (Dinerstein *et al.* 1995), y dentro del Corredor Biológico San Juan – La Selva (CBSS) (Zamora 2004). El área de estudio se localiza específicamente en la finca “Tirimbina Rain Forest Center” y en el “Área de Demostración e Investigación Los Laureles de Corinto” (Figura 1). La Tirimbina está localizada en el caserío La Tirimbina en el distrito La Virgen, cantón Sarapiquí, provincia de Heredia (Costa Rica). Perteneció a la zona de vida bosque muy húmedo tropical según la clasificación de Holdridge, con altitud que varía entre 160 y 220 msnm, precipitación y temperatura media anual de 3864 mm y 24.58°C respectivamente (Finegan y Camacho 1999).

La finca La Tirimbina es un mosaico de tierra cultivada (pimienta, cacao y plantas ornamentales), bosques maduros, y bosques secundarios. En el bosque los suelos son de origen volcánico, meteorizados y con una formación superficial dominada por andesitas basálticas; fisiográficamente el paisaje se puede catalogar de Colinas Bajas de Origen Volcánico, con suelos bien drenados y arcillosos (Mata 1997). Toda el área fue aprovechada bajo plan de manejo entre 1989 y 1990.

La finca “Los Laureles de Corinto” se encuentra en el distrito de Guápiles, en el cantón Pococí, en la provincia de Limón (Costa Rica) (Figura 1). Perteneció a la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T) según Holdridge, y tiene una precipitación y temperatura media anual de 4000 mm, y 23,7 °C respectivamente (Quirós 1998). La topografía es entre plana a accidentada con pendientes que oscilan entre 0 y 45°, la altitud varía entre 235 y 345 m.s.n.m. Los suelos son de origen volcánico (Inceptisoles), ácidos, con altos niveles de aluminio, baja saturación de bases y texturas entre franco arcillosa, arcillosa y franco arenosa (Carrera *et al.* 1996). En el bosque se aprovecharon comercialmente aproximadamente 30 ha en 1992 y en 1996 se realizó un tratamiento silvicultural en 20 ha.

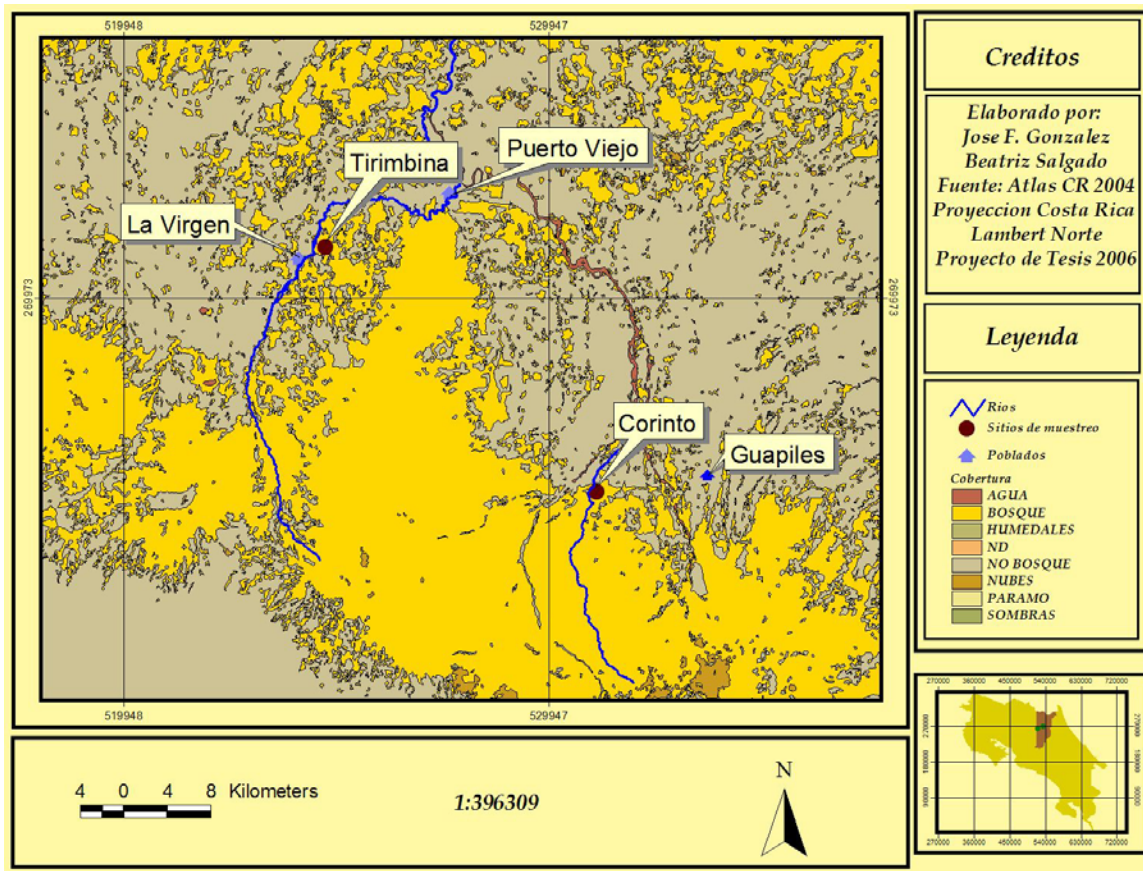


Figura 10. Localización geográfica del bosque húmedo tropical La Tirimbina y Corinto al noreste de Costa Rica.

### 5.2.2 Parcelas permanentes de muestreo

En cada área estudiada (Tirimbina y Corinto) hay nueve parcelas de 180 m x 180 m y en el centro está ubicada una parcela permanente de muestreo (PPM) de 1 ha (100 m x 100 m) con una faja de amortiguamiento de 40 m de ancho (Finegan y Camacho 1999).

En La Tirimbina el área experimental es un cuadrado de 540 m \* 540 m (29.16 ha) con tres réplicas por tratamiento en un diseño en bloques completamente aleatorizado (Figura 11): el primer tratamiento fue un aprovechamiento forestal realizado a intervalos irregulares partir de los años 60 (parcelas 2, 4 y 8); el segundo fue el tratamiento silvicultural de refinamiento-liberación aplicado en 1991, donde el refinamiento consistió en el anillamiento de todos los árboles no comerciales con diámetro superior a 40 cm exceptuando los que tenían alguna importancia ecológica y la liberación consistió en el anillamiento de los árboles cercanos a los deseables de futura cosecha con diámetros iguales o superiores a estos (parcelas 3, 5 y 9); y el tercer tratamiento fue aplicado en 1992 y consistió en la formación de un dosel protector con

el objetivo de mantener un dosel continuo eliminando las copas inferiores mejorando las condiciones lumínicas de las especies comerciales demandantes de luz (parcelas 1, 6 y 7) (Finegan y Camacho 1999).

En Corinto las parcelas están distribuidas según un criterio fisiográfico y al igual que en Tirimbina hay nueve parcelas con tres repeticiones por tratamiento: el primero es el bosque sin ningún aprovechamiento forestal (parcelas 2, 7 y 8); el segundo es con aprovechamiento forestal (parcelas 5, 6 y 9) y el tercero tiene aprovechamiento forestal y tratamiento silvicultural (parcelas 1, 3 y 4) (Quirós 1998) (Figura 11).

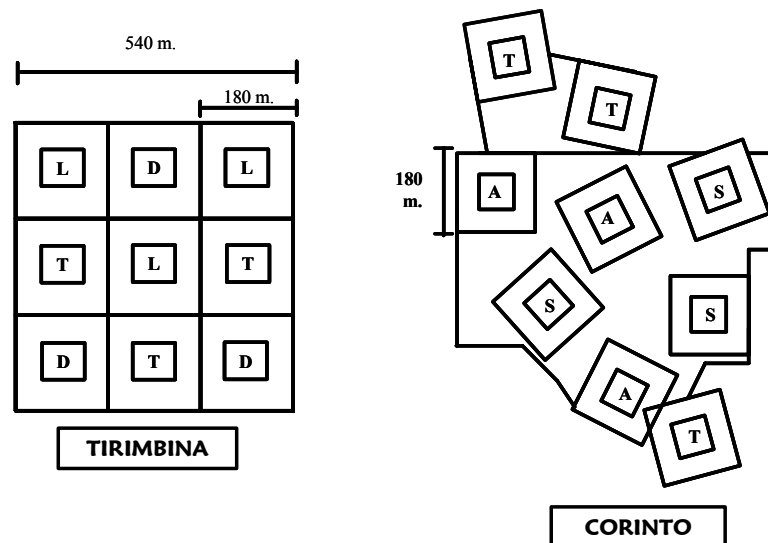


Figura 11. Parcelas permanentes evaluadas en el bosque primario en La Tirimbina y Corinto. Parcelas Tirimbina: T parcelas con aprovechamiento, L parcelas con aprovechamiento y tratamiento silvicultural, D parcelas con aprovechamiento y dosel protector (no serán muestreadas), y parcelas Corinto: T parcelas sin aprovechamiento forestal; A parcelas con aprovechamiento forestal; S parcelas con aprovechamiento forestal y tratamiento silvicultural.

### 5.2.3 Tipos funcionales de especies arbóreas

Con los rasgos funcionales tasa de crecimiento y estrato y mediante un análisis de conglomerados se identificaron cinco TFP (artículo I). El TFP-1 estuvo conformado por las especies del estrato arbóreo inferior con todas las tasas de crecimiento; el TFP-2 agrupó las especies del estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento entre muy lentas y lentas; el TFP-3 estuvo conformado por las especies del estrato arbóreo medio y tasas de crecimiento entre moderadas y muy rápidas, y el estrato arbóreo superior con tasas de crecimiento rápidas y muy rápidas; el TFP-4 abarcó las especies del estrato arbóreo superior con tasas de crecimiento entre muy lentas y moderadas, y el estrato emergente con tasas de crecimiento muy lentas y

lentas; finalmente el TFP-5 agrupó las especies del estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y muy rápidas.

#### **5.2.4 Identificación de los tratamientos**

En ambos sitios se realizaron los mismos aprovechamientos forestales y tratamientos silviculturales, pero el número de individuos cosechados varió significativamente entre sitios y entre parcelas. Por esta razón fueron clasificadas en parcelas de bajas y altas perturbaciones, entendiéndose por perturbación la reducción de área basal generada por la aplicación de los tratamientos.

En la Tirimbina en los años 60 se habían realizado aprovechamientos informales de madera, lo que ocasionó cambios en el área basal de las parcelas y por lo tanto ocasionaría errores en la estimación de la reducción del área basal (perturbación). Para tratar de disminuir ese error, en todas las parcelas de La Tirimbina se estableció un área basal inicial de 26 m<sup>2</sup>/ha, la cual es el área reportada para bosques sin intervención con condiciones ecológicas similares al área de estudio en la Estación Biológica La Selva (Clark y Clark 2000). La estimación de la intensidad de perturbación se realizó restándole a esa área basal inicial (26 m<sup>2</sup>/ha) la menor área basal registrada durante los tres años siguientes a la intervención forestal formal (1990-1992). En Corinto se realizó el mismo procedimiento, pero como esta zona estaba sin aprovechamientos forestales previos, se determinó el área basal del año del aprovechamiento (1992) y la menor área basal registrada en los tres años siguientes.

Las bajas perturbaciones se catalogaron como aquellas parcelas que mostraron reducción del área basal inferior al 10% y las altas perturbaciones a las parcelas que presentaron reducciones superiores al 20% de área basal:

- i) Parcelas sin aprovechamiento forestal (Testigo): sitio Corinto, parcelas 2, 7 y 8.
- ii) Parcelas con baja perturbación: sitio Corinto, parcelas 1, 4, 5 y 9.
- iii) Parcelas con alta perturbación: sitio Tirimbina, parcelas 2, 3, 4, 5, 8 y 9.

En total se trabajaron en 13 parcelas permanentes de 1.0 ha, seis parcelas localizadas en Tirimbina y siete en Corinto. Las tres parcelas en Tirimbina donde se realizó el tratamiento de

dosel protector no fueron incluidas en los análisis por que ahí se eliminaron totalmente los doseles intermedios, imposibilitando la toma de los datos de interés; y dos parcelas de Corinto no fueron utilizadas debido a que no se ajustaron al diseño experimental, porque presentaron reducción del área basal entre el 10% y el 20%.

Los periodos de observación fueron de 13 años para La Tirimbina y de ocho años para Corinto. Como estos periodos fueron cortos en relación a la longevidad de los árboles en estos bosques y sobre todo con relación a la recuperación del área basal superior a los 60 cm que es el diámetro de corta permitido, los años de muestreo fueron agrupados en periodos de tiempo con el objetivo de lograr mayores diferencias en las variables respuesta. La primera medición fue el año de la aplicación de los tratamientos y las dos mediciones siguientes fueron periodos de tiempo, para La Tirimbina fueron: i) 1990, ii) 1991-1994, iii) 1996 - 2003 y para Corinto: i) 1992, ii) 1993- 1996, iii) 1997 - 2000. El tercer periodo de La Tirimbina presentó un periodo de tiempo mayor al de Corinto debido a que en el primer sitio no se realizaron mediciones en los años: 1995, 1997, 1999, 2000, 2001 y 2002.

El primer análisis realizado fue curvas rango – abundancia para cada TFP con la totalidad de las especies en todos los periodos de tiempo, con el objetivo de evaluar si la respuesta de los tipos funcionales está influenciada por las especies con mayor número de individuos. La diversidad florística dentro de cada TFP fue analizada con los índices de diversidad de Shannon, Simpson y Equitatividad con el programa EstimateS (Colwell 1997). El índice de Shannon ( $H'$ ) es una medida de biodiversidad específica que se basa en suponer que la diversidad depende del número de especies ( $S$ ) presentes y su abundancia relativa en una comunidad, el cual estima un valor promedio de incertidumbre en pronosticar a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar en una muestra (Magurran 1988). El índice de Simpson es una medida de la dominancia e indica la probabilidad de que dos individuos extraídos al azar de una comunidad pertenezcan a la misma especie (Magurran 1988). El índice de equitatividad indica en que medida las especies son abundantes por igual (Magurran 1988).

Para cada TFP (identificados en el capítulo II) en función de los periodos de tiempo se analizaron las variables respuesta: porcentaje de especies, porcentaje de individuos, porcentaje

de especies raras ( $\leq 1$  indiv/ha), porcentaje de individuos de especies raras y porcentaje de área basal, todas en función de los TFP.

Las variables tasa de reclutamiento (porcentaje de individuos reclutas en un periodo de tiempo) y tasa de mortalidad (porcentaje de individuos muertos en un periodo de tiempo), se determinaron para dos periodos de tiempo, para La Tirimbina fueron: i) 1990 – 1994, ii) 1994 – 1998 y para Corinto: i) 1992 – 1996, ii) 1996 – 2000. También se analizaron las tasas de reclutamiento y mortalidad para el periodo total del estudio: La Tirimbina: 1990 – 1998 y para Corinto 1992 – 2000.

### 5.2.5 *Diseño experimental*

Para visualizar las diferencias entre tratamientos (testigo, bajas perturbaciones y altas perturbaciones) y periodos de tiempo (y su eventual interacción) se realizaron análisis de varianza univariados por cada TFP. El modelo para estudiar cada una de las variables correspondió a un diseño completamente aleatorizado con estructura factorial de tratamientos. Los tratamientos surgieron de la combinación de los factores tratamiento forestal con tres niveles (Testigo, Baja perturbación, Alta perturbación) y periodos de tiempo con tres niveles (Periodo 1, Periodo 2 y Periodo 3) y dos niveles (Periodo 1, Periodo 2) para las tasas de reclutamiento y mortalidad. El modelo estadístico para el análisis fue:

$$Y_{ijk} = \mu + Tto_i + periodo_j + Tto_i * periodo_j + \varepsilon_{ijk}$$

donde  $Y_{ijk}$  es la variable respuesta

$Tto_i$  es el efecto de i-ésimo tratamiento silvicultural

$Periodo_j$  es el efecto del j-ésimo periodo

$Tto_i * periodo_j$  es la interacción entre el i-ésimo tratamiento silvicultural y el j-ésimo periodo

$\varepsilon_{ijk}$  es el término de error con media cero y varianza constante.

Debido a que las observaciones fueron realizadas en diferentes periodos de tiempo y por lo tanto pueden estar correlacionadas, la falta de independencia entre las observaciones de los distintos tiempos fue contemplada modelando las correlaciones con una estructura autoregresiva de primer orden (AR(1)). Se utilizó el procedimiento PROC MIXED de SAS

(SAS Institute 2001), por el método de estimación máximo verosímil y la aproximación de grados de libertad propuesta por Kenward y Roger (1997). Se obtuvieron las medias ajustadas mediante el procedimiento LS MEANS de SAS y para determinar diferencias entre tratamientos se usó la prueba de comparaciones múltiples LSD Fisher con un nivel de significancia del 5% sobre las medias ajustadas utilizando la macro PDMIX800 en SAS (Saxton 1998). Estos análisis se realizaron para todas variables. Para las variables tasa de reclutamiento y mortalidad también se realizaron análisis de varianza para el periodo total de tiempo en función de la perturbación.

### 5.3 Resultados

Las curvas de rango – abundancia agrupando todos los años (Figura 12) mostraron que en todos los TFP hubo pocas especies dominantes y gran cantidad de especies con baja abundancia, pero los índices de Equitatividad mostraron que los TFP-5 y TFP-1 fueron los que presentaron la mayor dominancia de pocas especies (Cuadro 11). En el TFP-5 la especie *Pentaclethra macroleoba* (Fabaceae) agrupó el 48% de los individuos, mientras que las 13 especies raras no alcanzaron a agrupar ni el 1% de los individuos (Figura 12). Para el TFP-1 cinco especies agruparon el 69.2% de individuos, estas fueron: *Faramea occidentalis* (Rubiaceae) con el 43.4% de los individuos, *Croton schiedeanus* (Euphorbiaceae, 9.2%), *Capparis pittieri* (Capparaceae, 6.1%), *Miconia simplex* (Melastomataceae, 5.8%) y *Coussarea hondensis* (Rubiaceae, 4.6%) (Figura 12).

Los índices de Shannon mostraron que los TFP-2 y TFP-3 fueron los más diversos y los índices de equitatividad que en los TFP-2, TFP-3 y TFP-4 la distribución de los individuos por especie fue más homogénea en comparación con los demás tipos funcionales (Cuadro 11). En el TFP-2 cinco especies agruparon más de la mitad de los individuos y únicamente la especie *Casearia arborea* (Flacourtiaceae) registró el 24.5% del total, le siguieron en orden descendente *Euterpe precatoria* (Arecaceae, 10.5%), *Quararibea ochrocalyx* (Bombacaceae, 6.9%), *Naucleopsis naga* (Moraceae, 5.4%) y *Cordia bicolor* (Boraginaceae, 5.4%) (Figura 12).



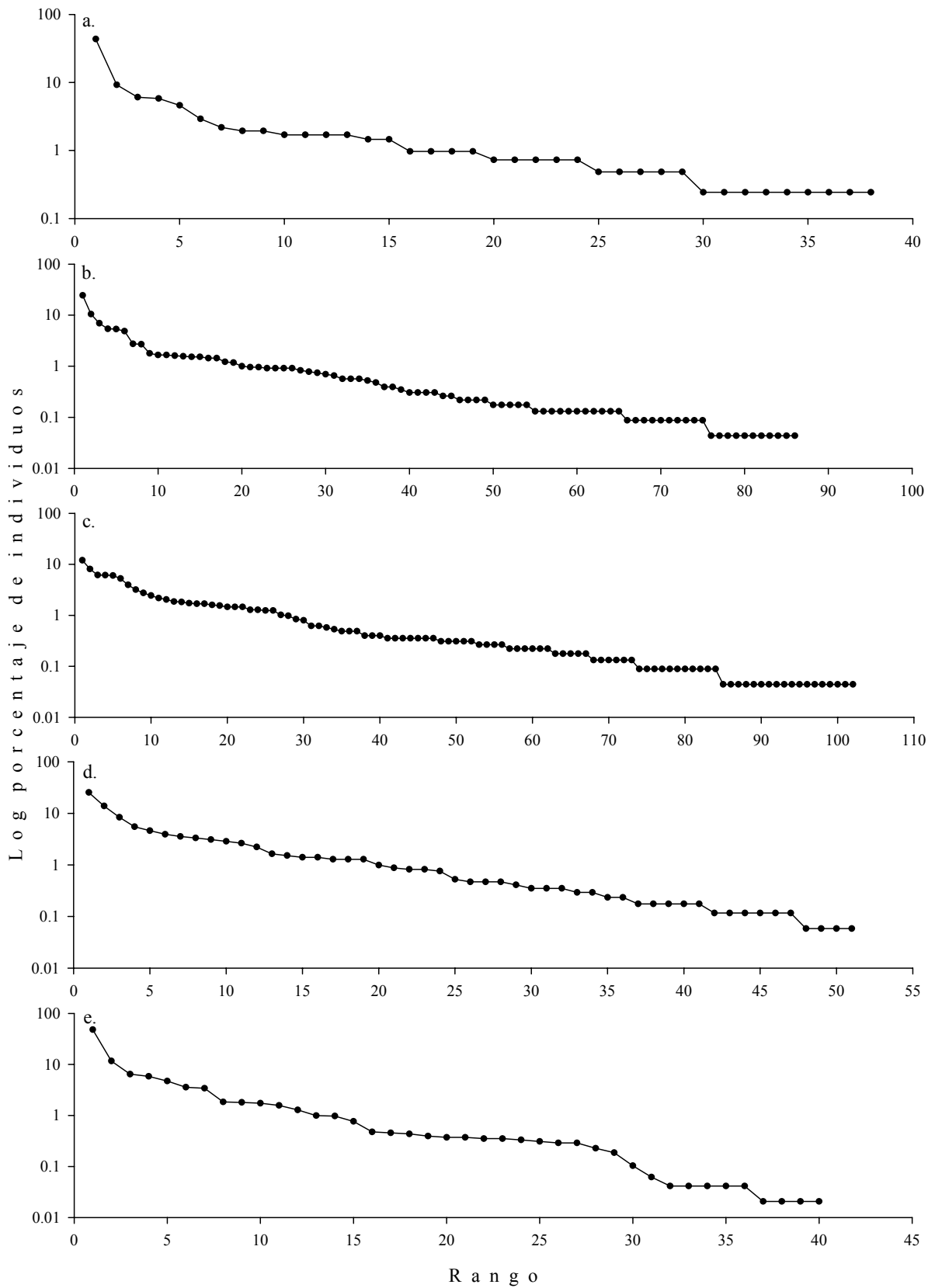


Figura 12. Curvas rango – abundancia para los TFP. a) TFP-1; b) TFP-2; c) TFP-3; d) TFP-4; e) TFP-5.

Cuadro 11. Índices de diversidad para los tipos funcionales de plantas

TFP	No. Individuos	No. Especies	Índices Diversidad		
			Shannon	Simpson	Equidad
TFP-1	412	38	2.41	0.2092	0.461
TFP-2	2295	86	3.21	0.0888	0.501
TFP-3	2258	102	3.65	0.0433	0.547
TFP-4	1706	51	2.87	0.1047	0.507
TFP-5	4827	40	2.09	0.2584	0.394

En el TFP-3 las especies *Ferdinandusa panamensis* (Rubiaceae, 12%), *Dendropanax arboreus* (Araliaceae, 8%), *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae, 6.1%), *Croton smithianus* (Euphorbiaceae, 6.1%) y *Pourouma minor* (Cecropiaceae, 6%) abarcaron el 38.4% del total de individuos y las 70 especies raras agruparon únicamente el 13.6% (Figura 12). En el caso del TFP-4, las 28 especies raras agruparon el 13% de los individuos, y cuatro especies presentaron más del 50% de los individuos *Socratea exorrhiza* (Arecaceae, 25.4%), *Protium pittieri* (Burseraceae, 13.9%), *Virola sebifera* (Myristicaceae, 8.4%) y *Maranthes panamensis* (Chrysobalanaceae, 5.5%) (Figura 12).

Las variables porcentaje de especies, individuos, especies raras e individuos de especies raras registraron variaciones significativas en función de los tratamientos, pero ninguna en función de los periodos de tiempo o interacciones entre ambos (Cuadro 12). El TFP-1 mostró reducción del porcentaje de individuos e incremento del porcentaje de especies raras en función del gradiente de perturbación; y el TFP-2 registró disminución del porcentaje de especies y del porcentaje de especies raras en función de la perturbación, contrario a lo registrado por el porcentaje de individuos que registró incrementos con este gradiente (Cuadro 12 y Figura 13).

Cuadro 12. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm EE$ ) para el porcentaje de especies, individuos, especies raras e individuos raros en función de los tratamientos, los periodos de tiempo y sus interacciones

Variables	TFP	Tratamientos			Análisis univariado		
		Testigo	Baja	Alta	Tto	Pt	Tto * Pt
Porcentaje especies	TFP-1	6.91 $\pm$ 1.18	8.94 $\pm$ 1.02	7.28 $\pm$ 0.84	0.3786	0.1569	0.8530
	TFP-2	32.36 $\pm$ 1.57 (a)	26.17 $\pm$ 1.36 (b)	24.32 $\pm$ 1.11 (b)	<b>0.0059</b>	0.5653	0.0886
	TFP-3	21.40 $\pm$ 1.88 (b)	24.44 $\pm$ 1.63 (ab)	28.39 $\pm$ 1.33 (a)	<b>0.0322</b>	0.4624	0.5145
	TFP-4	24.08 $\pm$ 1.12 (a)	22.44 $\pm$ 0.97 (ab)	19.80 $\pm$ 0.79 (b)	<b>0.0239</b>	0.5098	0.9576
	TFP-5	15.23 $\pm$ 1.12 (b)	17.98 $\pm$ 0.97 (ab)	20.20 $\pm$ 0.79 (a)	<b>0.0122</b>	0.5095	0.7818
Porcentaje individuos	TFP-1	7.65 $\pm$ 0.65 (a)	6.71 $\pm$ 0.56 (a)	2.82 $\pm$ 0.46 (b)	<b>0.0002</b>	0.1661	0.5479
	TFP-2	19.64 $\pm$ 2.29 (b)	19.95 $\pm$ 1.98 (b)	29.95 $\pm$ 1.62 (a)	<b>0.0034</b>	0.7409	0.5463
	TFP-3	10.70 $\pm$ 2.64 (b)	13.16 $\pm$ 2.28 (b)	21.30 $\pm$ 1.86 (a)	<b>0.0133</b>	0.0599	0.7466
	TFP-4	26.05 $\pm$ 1.28 (a)	24.95 $\pm$ 1.11 (a)	16.18 $\pm$ 0.90 (b)	<b>&lt;0.0001</b>	0.4466	0.6107
	TFP-5	35.93 $\pm$ 1.92 (a)	35.21 $\pm$ 1.66 (a)	29.73 $\pm$ 1.36 (b)	<b>0.0313</b>	0.1714	0.3039
Porcentaje especies raras	TFP-1	7.47 $\pm$ 2.50 (b)	14.08 $\pm$ 2.17 (ab)	17.74 $\pm$ 1.77 (a)	<b>0.0232</b>	0.1757	0.4458
	TFP-2	36.57 $\pm$ 4.28 (a)	29.16 $\pm$ 3.70 (ab)	21.84 $\pm$ 3.02 (b)	<b>0.0475</b>	0.5832	0.1179
	TFP-3	31.66 $\pm$ 3.59	39.38 $\pm$ 3.11	34.22 $\pm$ 2.54	0.2788	0.7577	0.0560
	TFP-4	18.03 $\pm$ 3.51	12.64 $\pm$ 3.04	19.43 $\pm$ 2.48	0.2590	0.2167	0.6017
	TFP-5	6.25 $\pm$ 1.54	4.71 $\pm$ 1.33	6.75 $\pm$ 1.09	0.5138	0.8941	0.9439
Porcentaje Individuos de especies raras	TFP-1	7.11 $\pm$ 3.05	13.95 $\pm$ 2.64	15.88 $\pm$ 2.15	0.1084	0.2131	0.9288
	TFP-2	34.78 $\pm$ 3.51	27.81 $\pm$ 3.04	25.12 $\pm$ 2.48	0.1272	0.4966	0.3649
	TFP-3	36.00 $\pm$ 4.74	40.26 $\pm$ 4.10	33.91 $\pm$ 3.35	0.5107	0.9722	0.4088
	TFP-4	17.65 $\pm$ 3.4	14.58 $\pm$ 3.01	17.32 $\pm$ 2.45	0.7374	0.7568	0.6254
	TFP-5	4.44 $\pm$ 2.25	3.38 $\pm$ 1.95	7.74 $\pm$ 1.59	0.2326	0.7436	0.9386

Letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ )

Los TFP-3, TFP-4 y TFP-5 variaron únicamente para el porcentaje de especies y de individuos, en donde el TFP-3 registró incrementos para ambas variables en función del gradiente de perturbación; mientras que el TFP-4 mostró reducción de ambas variables en función del gradiente (Cuadro 12 y Figura 13). Por último, el grupo de especies pertenecientes al estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderada y muy rápida (TFP-5) registró incremento del porcentaje de especies y reducción del porcentaje de individuos en función del gradiente de perturbación (Cuadro 12 y Figura 13).

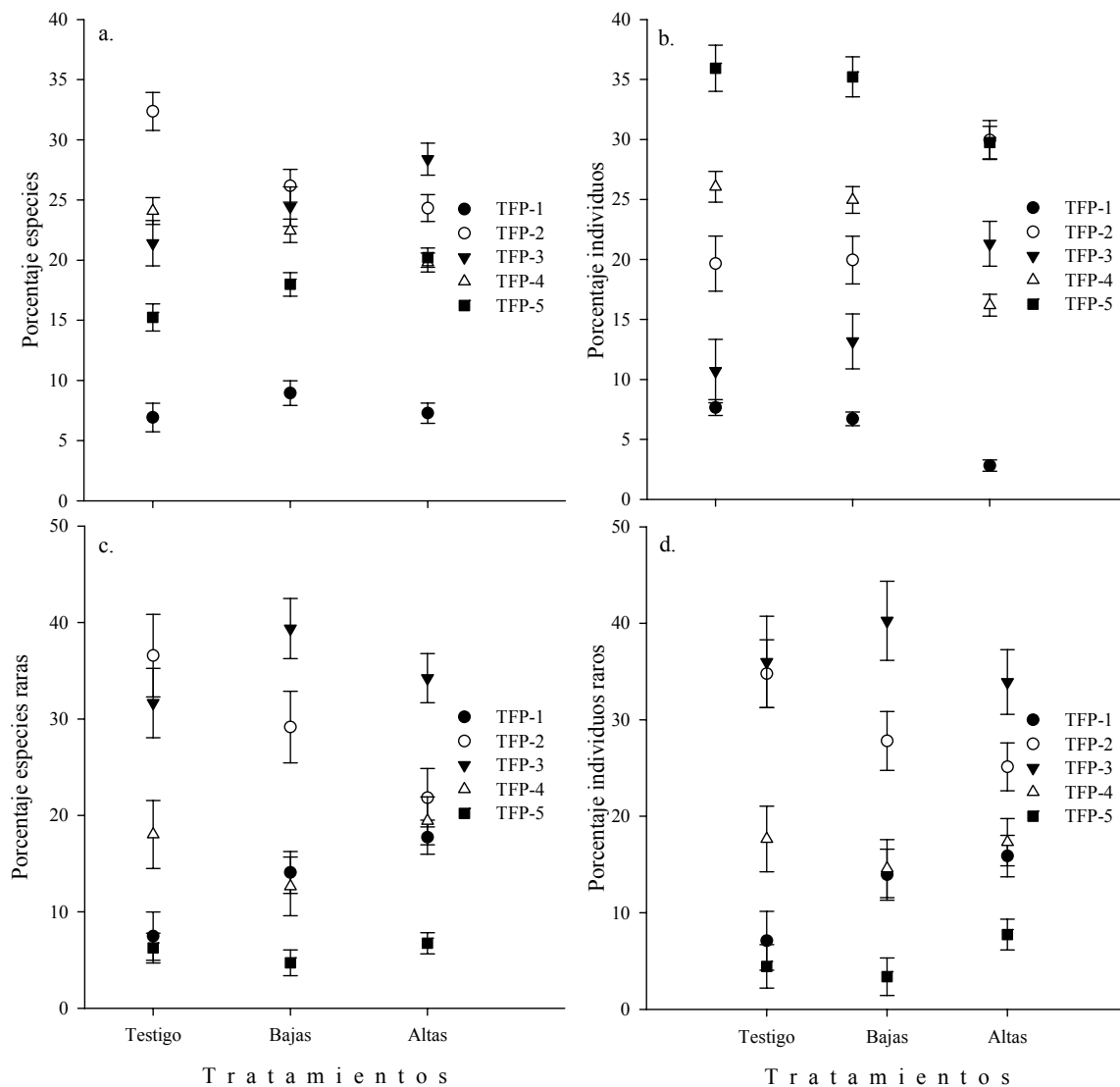


Figura 13. Respuesta de los TFP en función de los tratamientos para: a) porcentaje de especies; b) porcentaje de individuos; c) porcentaje de especies raras; d) porcentaje de individuos raros.

Para la variable área basal, el grupo conformado por las especies del estrato arbóreo inferior (TFP-1) y el grupo de especies del estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y muy rápidas (TFP-5), presentaron los menores y mayores porcentajes de área basal respectivamente de todos los TFP en todos los tratamientos (Cuadro 13 y Figura 14). En lo referente a cada TFP, únicamente los TFP-1 y TFP-2 mostraron variaciones estadísticas en función de la perturbación y ningún grupo mostró variaciones en función de los periodos de tiempo (Cuadro 13). El TFP-1 mostró reducción del área basal en función de la perturbación, contrario a lo registrado por el grupo de especies del estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento entre muy lentas y lentas (TFP-2) (Cuadro 13 y Figura 14).

Cuadro 13. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm EE$ ) para el porcentaje de área basal, tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad en función de los tratamientos, los periodos de tiempo y sus interacciones

Variables	TFP	Tratamientos			Análisis univariado		
		Testigo	Baja	Alta	Tto	Pt	Tto * Pt
Porcentaje área basal	TFP-1	1.79 $\pm$ 0.14 (a)	1.85 $\pm$ 0.12 (a)	0.79 $\pm$ 0.10 (b)	< <b>0.0001</b>	0.1921	0.9166
	TFP-2	10.09 $\pm$ 1.44 (b)	9.81 $\pm$ 1.24 (b)	14.10 $\pm$ 1.01 (a)	<b>0.0393</b>	0.7432	0.6378
	TFP-3	6.92 $\pm$ 1.99	7.15 $\pm$ 1.72	12.38 $\pm$ 1.40	0.0542	0.4701	0.6734
	TFP-4	20.94 $\pm$ 1.80	19.62 $\pm$ 1.56	16.43 $\pm$ 1.27	0.1306	0.7262	0.1936
	TFP-5	60.24 $\pm$ 2.98	61.54 $\pm$ 2.58	56.28 $\pm$ 2.11	0.2895	0.7189	0.2166
Tasa reclutamiento	TFP-1	1.07 $\pm$ 0.22	1.16 $\pm$ 0.31	0.50 $\pm$ 0.16	0.2026	<b>0.0493</b>	0.7513
	TFP-2	1.15 $\pm$ 0.20 (b)	1.83 $\pm$ 0.43 (b)	4.30 $\pm$ 0.58 (a)	<b>0.0182</b>	0.1910	0.4474
	TFP-3	1.38 $\pm$ 0.47 (b)	2.83 $\pm$ 1.02 (b)	4.78 $\pm$ 0.48 (a)	<b>0.0163</b>	0.1606	0.5451
	TFP-4	2.17 $\pm$ 0.50	2.64 $\pm$ 0.55	2.33 $\pm$ 0.38	0.8200	<b>0.0054</b>	0.1576
	TFP-5	1.73 $\pm$ 0.34	2.23 $\pm$ 0.36	3.40 $\pm$ 0.56	0.1783	0.1415	0.9870
Tasa mortalidad	TFP-1	0.45 $\pm$ 0.15 (b)	1.06 $\pm$ 0.29 (a)	0.20 $\pm$ 0.06 (b)	<b>0.0179</b>	0.7982	0.8751
	TFP-2	1.12 $\pm$ 0.20 (b)	1.69 $\pm$ 0.29 (b)	3.47 $\pm$ 0.38 (a)	<b>0.0053</b>	0.4621	0.2653
	TFP-3	1.00 $\pm$ 0.15 (b)	1.04 $\pm$ 0.20 (b)	2.17 $\pm$ 0.26 (a)	<b>0.0340</b>	0.5257	0.9073
	TFP-4	1.88 $\pm$ 0.32	3.06 $\pm$ 0.42	1.98 $\pm$ 0.37	0.1573	0.3766	0.3866
	TFP-5	1.30 $\pm$ 0.26	2.44 $\pm$ 0.48	1.53 $\pm$ 0.21	0.1030	0.2437	0.1195

Letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ )

La tasa de reclutamiento mostró incrementos significativos en función de la perturbación para los TFP-2 y TFP-3, donde las parcelas de alta perturbación mostraron mayores tasas de reclutamiento (Cuadro 13 y Figura 14); y los TFP-1 y TFP-4 registraron incrementos significativos en función de los periodos de tiempo (Cuadro 14 y Cuadro 14).

Cuadro 14. Análisis de varianza univariado, valores p y comparación de las medias ( $\pm EE$ ) para la tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad en función de los periodos de tiempo de los TFP-1 y TFP-4

TFP	Periodos de tiempo	
	Periodo 1	Periodo 2
TFP-1	0.70 $\pm$ 0.19 (b)	1.11 $\pm$ 0.19 (a)
TFP-4	1.68 $\pm$ 0.35 (b)	3.06 $\pm$ 0.35 (a)

Letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ )

La variable tasa de mortalidad registró variaciones significativas para el TFP-1, el cual presentó mayor mortalidad en las bajas perturbaciones (Cuadro 13 y Figura 14). Los TFP-2 y TFP-3 registraron incrementos significativos en la tasa de mortalidad en función de la perturbación, donde las altas perturbaciones fueron estadísticamente superiores a los otros tratamientos (Cuadro 13 y Figura 14).

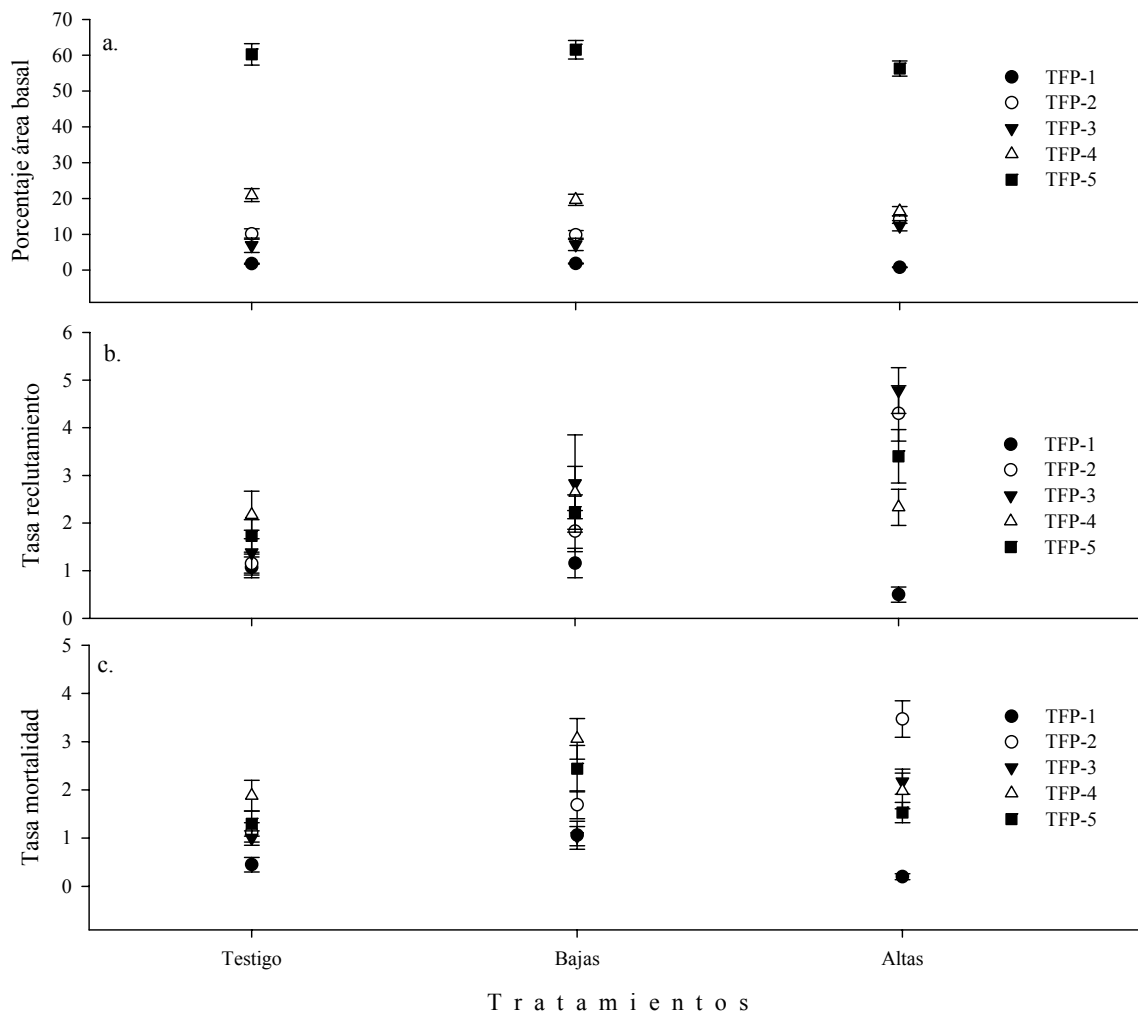


Figura 14. Respuesta de los TFP en función de los tratamientos para el porcentaje de área basal.

La tasa de reclutamiento del periodo total mostró incrementos significativos en función de la perturbación para los TFP-2 y TFP-3 (Cuadro 15). La tasa de mortalidad registró variaciones significativas para los TFP-1, TFP-2 y TFP-3, donde el primer grupo registró las mayores tasas de mortalidad en las parcelas testigo y de bajas perturbaciones; mientras que los otros dos TFP mostraron incrementos significativos en función de la perturbación (Cuadro 15).

Cuadro 15. Análisis de varianza univariado, valores *p* y comparación de las medias ( $\pm EE$ ) de las variables tasa de reclutamiento y tasa de mortalidad en el periodo total de tiempo para los TFP en función de los tratamientos

Variables	TFP	Tratamientos			p
		Testigo	Baja	Alta	
Tasa reclutamiento	TFP-1	2.07 $\pm$ 0.41	2.28 $\pm$ 0.87	0.90 $\pm$ 0.29	0.1657
	TFP-2	2.27 $\pm$ 0.35 (b)	3.40 $\pm$ 0.95 (b)	7.98 $\pm$ 1.35 (a)	<b>0.0160</b>
	TFP-3	2.60 $\pm$ 1.39 (b)	5.38 $\pm$ 1.96 (ab)	9.00 $\pm$ 0.53 (a)	<b>0.0145</b>
	TFP-4	4.30 $\pm$ 0.96	5.08 $\pm$ 0.38	4.33 $\pm$ 0.96	0.8022
	TFP-5	3.40 $\pm$ 0.57	4.38 $\pm$ 0.91	6.53 $\pm$ 1.24	0.1884
Tasa mortalidad	TFP-1	0.83 $\pm$ 0.09 (ab)	2.05 $\pm$ 0.69 (a)	0.32 $\pm$ 0.12 (b)	<b>0.0206</b>
	TFP-2	2.23 $\pm$ 0.42 (b)	3.08 $\pm$ 0.36 (b)	6.40 $\pm$ 0.71 (a)	<b>0.0018</b>
	TFP-3	1.87 $\pm$ 0.27 (b)	1.83 $\pm$ 0.37 (b)	3.92 $\pm$ 0.69 (a)	<b>0.0464</b>
	TFP-4	3.73 $\pm$ 0.44	5.88 $\pm$ 0.35	3.57 $\pm$ 0.76	0.0694
	TFP-5	2.57 $\pm$ 0.44	4.70 $\pm$ 0.97	2.95 $\pm$ 0.37	0.0943

Letras distintas indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ )

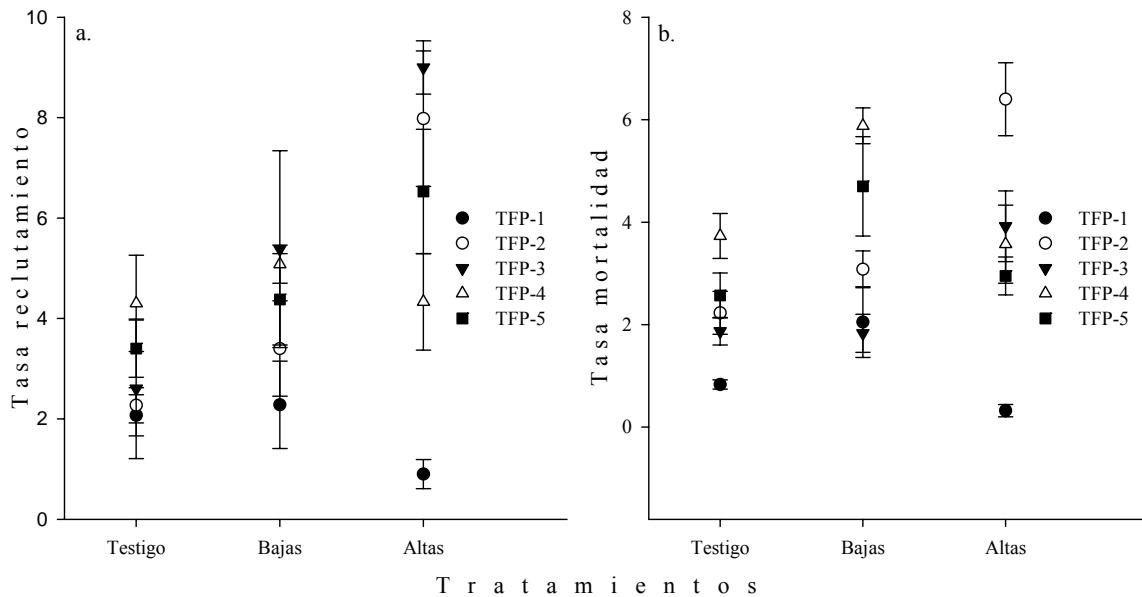


Figura 15. Respuesta de los TFP en función de los tratamientos para: a) tasa de reclutamiento; b) tasa de mortalidad en el periodo total de tiempo.

## 5.4 Discusión

En algún momento se pensó que las diferencias entre los tratamientos podrían ser causadas por el confundimiento entre tratamientos y sitios, ya que los tratamientos no están repetidos en los dos sitios. Al evaluar el pool de especies, se encontró que 156 especies que agrupan el 84.2% de los individuos están compartidas entre ambos sitios, y únicamente el 15.8% de los individuos restantes se encuentran exclusivamente en un sitio: el 4.05% (82 especies) en Tirimbina y el 11.8% (79 especies) en Corinto. Estos bajos porcentajes de individuos

exclusivos en ambos sitios muestran que la mayoría de estas especies fueron raras ( $\leq 1$  indiv/ha), lo que también mostraron las curvas rango – abundancia, que todos los TFP están dominados por pocas especies, y las especies raras agrupan un mínimo porcentaje de individuos, por lo tanto no influenciarían la respuesta de los TFP a la perturbación ni afectarían el funcionamiento ecosistémico.

En lo referente a las variables respuesta, los resultados mostraron que algunas variables no fueron las adecuadas para evaluar perturbación bajo un enfoque funcional. Por ejemplo, el porcentaje de especies mostró variaciones estadísticas en función de los tratamientos para la mayoría de los TFP, pero esas diferencias no fueron causadas por la “extinción” de especies con la perturbación, sino por diferencias taxonómicas propias de las parcelas. Es decir, hubo especies presentes exclusivamente en determinados tratamientos ocasionando estas diferencias. Esta variable podría ser útil para evaluar la perturbación cuando se registran variaciones dentro de un TFP en función de los periodos de tiempo, porque reflejaría la extinción de especies en respuesta a la perturbación.

Los grupos con tasas de crecimiento lentas: TFP-2 (estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento muy lenta y lenta) y TFP-4 (estratos arbóreo superior y emergente con tasas de crecimiento lentas), registraron reducción en el porcentaje de especies en función de la perturbación, donde el 34% de las especies del TFP-2 y el 21.6% del TFP-4 fueron exclusivas de las parcelas testigo y/o de bajas perturbaciones. Mientras que los grupos con tasas de crecimiento rápidas: TFP-3 (estratos medio e inferior con tasas de crecimiento rápidas) y TFP-5 (estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y rápidas), mostraron incrementos significativos en el porcentaje de especies en función de la perturbación, donde el 39% de las especies del TFP-3 y el 22.5% del TFP-5 fueron exclusivas de las altas perturbaciones.

La variable porcentaje de individuos fue más adecuada que el porcentaje de especies para evaluar la perturbación. En este caso todos los grupos mostraron variaciones significativas en función de los tratamientos y ninguna registró cambios en función de los periodos de tiempo. Las respuestas en función de los tratamientos reflejaron dos patrones: primero aquellos grupos que redujeron el porcentaje de individuos con la perturbación, como el TFP-1 (estrato arbóreo inferior con tasas de crecimiento entre muy lentas y muy rápidas), TFP-4 (estratos arbóreo



superior y emergente con tasas de crecimiento lentas) y TFP-5 (estrato emergente con tasas de crecimiento entre moderadas y rápidas), y segundo aquellos grupos que incrementaron sus porcentajes de individuos como los TFP-2 (estrato arbóreo medio con tasas de crecimiento muy lenta y lenta) y TFP-3 (estratos medio e inferior con tasas de crecimiento rápidas).

La mayoría de las especies del TFP-1 presentaron reducción de individuos con la perturbación, pero las mayores reducciones fueron registradas por las especies: *Colubrina spinosa* (Rhamnaceae), *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), *Hippotis albiflora* (Rubiaceae), *Mollinedia pinchotiana* (Monimiaceae) y *Psychotria luxurians* (Rubiaceae). Estas tendencias no se deben a altas tasas de mortalidad registradas en altas perturbaciones, sino probablemente a problemas en la germinación de las semillas o en el establecimiento de las plántulas ocasionadas por una mayor exposición a los predadores en las áreas de mayor perturbación. Esto ha sido registrado para *Faramea occidentalis*, donde su dispersión a los claros del bosque redujo la sobrevivencia de las semillas y plántulas, debido a que vertebrados generalistas son más comunes en los “escombros” generados después de una perturbación (Schupp 1988), es decir, el factor limitante para la emergencia de estas plántulas fue la predación de las semillas después de haber sido dispersadas principalmente a los claros del bosque (Schupp 1990). Desafortunadamente la falta de información autoecológica de la mayoría de las especies de este TFP impide explicar estas tendencias.

A pesar que el TFP-4 registró reducción del porcentaje de especies con la perturbación, al evaluar el comportamiento de cada una de las especies de este TFP se encontraron respuestas contrastantes. Hubo especies que redujeron el porcentaje de individuos con la perturbación como fue el caso de *Protium pittieri* (Burseraceae) y *Virola sebifera* (Myristicaceae); mientras que otras especies registraron comportamientos contrarios, incrementando el porcentaje de individuos con la perturbación como fue el caso de *Hirtella triandra* (Chrysobalanaceae), *Pterocarpus rohrii* (Fabaceae) y *Tetragastis panamensis* (Fabaceae). Probablemente las tendencias de estas últimas especies estén relacionadas con lo registrado para la especie *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae), la cual tiene mayores probabilidades de establecerse en áreas de claros pero necesita nuevas aperturas del dosel en su estado adulto para alcanzar su estatura reproductiva (Clark y Clark 1992).

Los patrones a nivel de especie del TFP-5, al igual que lo registrado para el TFP-4, también fueron contrastantes. Algunas especies incrementaron el porcentaje de individuos en función de la perturbación, como *Minquartia guianensis* (Olacaceae) y *Simarouba amara* (Simaroubaceae), las cuales presentan baja mortalidad en los claros del bosque en etapas juveniles (Clark y Clark 1992); pero hubo otras que lo disminuyeron como *Carapa guianensis* (Meliaceae) e *Inga alleni* (Fabaceae), lo cual podría ser causado por un incremento en el riesgo de desecación para estas semillas grandes en las áreas abiertas (van Uft 2004), o porque sus semillas pierden viabilidad cuando son expuestas a baja humedad relativa y alta insolación en los claros del bosque (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).

Estos patrones contradictorios en la respuesta de los TFP-4 y TFP-5 para el porcentaje de individuos podrían indicar dos cosas: i) en la agrupación de los TFP hacen falta otros rasgos funcionales que logren separar de manera más consistente los grupos y por lo tanto sus respuestas a la perturbación; y ii) estos comportamientos hacen parte de la dinámica interna de cada grupo, es decir al disminuir una especie su abundancia otras lo incrementan. Pero hace falta información y sobre todo metodologías que permitan comprobar este tipo de hipótesis.

El TFP-5 fue el que presentó los mayores porcentajes de individuos de todos los TFP en todos los tratamientos, lo que se debe principalmente a la alta dominancia de la especie *Pentaclethra maculosa* (Fabaceae). Ha sido ampliamente aceptado que los rasgos de las especies dominantes son los que gobiernan y dirigen los procesos ecosistémicos (Chapin *et al.* 1993, Schwartz *et al.* 2000, Cornelissen *et al.* 2003, Laurance *et al.* 2004), por lo tanto esta especie que agrupa el 48% de los individuos de este TFP, estaría influenciando fuertemente los procesos ecosistémicos y la respuesta del TFP-5 a la perturbación.

En este TFP-5 existen otras especies dominantes como *Vochysia ferruginea* (Vochysiaceae), que agruparon un elevado porcentaje de individuos. Estos altos porcentajes de individuos en todos los tratamientos pueden deberse a que presentan baja mortalidad en sus etapas juveniles en los claros, como ha sido reportado para *Laetia procera* (Flacourtiaceae), *Simarouba amara* (Simaroubaceae) y *Vochysia ferruginea* (Vochysiaceae); además en su estado adulto tienen la capacidad de capturar más luz y ganar más energía a través de la fotosíntesis por estar localizadas sobre el dosel del bosque la cual probablemente es invertida en su reproducción,

como fue registrado en un bosque lluvioso tropical en Guyana donde la producción de semillas de este estrato fue superior a los demás (van Uft 2004).

La segunda tendencia para el porcentaje de individuos, fue su incremento en función de la perturbación. El incremento de individuos del TFP-2 con la perturbación se debió a dos factores: i) algunas de las especies exclusivas de las altas perturbaciones registraron gran número de individuos entre las que se destacan: *Alibertia atlantica* (Rubiaceae), *Graffenrieda galeotti* (Melastomataceae), *Lonchocarpus oliganthus* (Fabaceae), *Macrolobium costaricense* (Fabaceae) y *Warszewiczia coccinea* (Rubiaceae); y ii) hubo especies presentes en todos los tratamientos que registraron un marcado incremento en el porcentaje de individuos en las parcelas de altas perturbaciones como: *Ardisia fimbriifera* (Myrsinaceae), *Casearia arborea* (Flacourtiaceae), *Protium ravenii* (Burseraceae), y especialmente la palma *Welfia regia*. Este elevado porcentaje de individuos de la palma *Welfia regia* se debe a que su regeneración está restringida a los claros del bosque por sus altos requerimientos lumínicos durante su etapa de crecimiento (Kahn y de Castro 1985).

El incremento en los porcentajes de individuos para el TFP-3 en las altas perturbaciones probablemente se debió a que muchas especies presentan semillas pequeñas, cuya germinación es provocada por cambios en la temperatura y la luz, asociados a la formación de claros del bosque (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), y posterior a la germinación necesitan buenas condiciones lumínicas por que sus plántulas son dependientes de la fotosíntesis para sobrevivir (van Uft 2004). Por otro lado, en las parcelas de menores perturbaciones, donde generalmente la luz solar es inferior al 2% de la luz solar total, el éxito de la germinación incrementa con la masa de la semilla, por lo tanto semillas pequeñas como *Cecropia insignis* (Cecropiaceae), *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) o *Trema micrantha* (Ulmaceae) tienen menores probabilidades de germinación (van Uft 2004).

Llama la atención que no se hayan registrado variaciones estadísticas en función de los periodos de tiempo para los porcentajes de especies e individuos, especialmente para el TFP-3 donde algunas de sus especies son capaces de responder rápidamente a la formación de claros, pero desaparecen con el cierre del dosel (artículo I). Esto puede deberse a dos factores, primero a que no hubo suficiente tiempo para observar esos cambios debido a que la respuesta de los bosques es lenta, tal como lo registró Condit *et al.* (1996); o segundo, a que la respuesta

de los TFP identificados estuvo dominada por algunas pocas especies e hizo falta otro tipo de rasgos funcionales para lograr mayor fineza en su identificación que permita observar dichos cambios. Entre esos rasgos podría estar la masa de la semilla, la cual es clave en la respuesta de las comunidades a la perturbación porque une la ecología de la reproducción y el establecimiento de las plántulas con la ecología del crecimiento vegetativo (Leishman y Westoby 1992, Leishman *et al.* 2000).

En lo referente a las especies raras, únicamente se registraron diferencias significativas en función de los tratamientos para los TFP-1 y TFP-2. El TFP-1 registró incrementos, mientras que el TFP-2 registró disminuciones estadísticamente significativas en función de la perturbación. Las tendencias de estos TFP no se deben a la “extinción” de especies raras en alguno de los tratamientos, sino al alto porcentaje de especies exclusivas en alguno de ellos, como fue explicado anteriormente para la variable porcentaje de especies. Para el TFP-1 el 24% de las especies raras estuvieron exclusivamente en las parcelas de altas perturbaciones abarcando el 7.28% de los individuos totales de este TFP; mientras que el TFP-2 tiene el 27.5% de las especies raras en las parcelas testigo y/o de bajas perturbaciones agrupando el 2.83% de los individuos.

El alto porcentaje de especies raras en las parcelas testigo y de bajas perturbaciones del TFP-2 puede indicar dos cosas: que son especies altamente adaptadas a las bajas condiciones lumínicas del sotobosque y no son capaces de regenerarse y sobrevivir en las altas perturbaciones; o que simplemente son especies sensibles a factores ambientales ocasionadas por las condiciones de sitio, por ejemplo el contenido de agua en el suelo o cambios en el pH. Desafortunadamente las causas de la rareza de las especies y su exclusividad en alguno de los tratamientos son difíciles de explicar debido a la falta de información.

Algunos autores afirman que las especies raras tienen un papel amortiguador en el ecosistema, ya que incrementan su abundancia en respuesta a la disminución de las especies más abundantes del mismo TFP (Walker *et al.* 1999), y Lyons *et al.* (2005) encontró en un experimento de remoción con especies herbáceas en California, que su papel en el ecosistema es la resistencia a la invasión. Desafortunadamente en esta investigación la intensidad de perturbación fue mínima lo que no permitió registrar variaciones significativas en las abundancias y/o posibles extinciones de estas especies; además, los experimentos de

remoción, que son el método más adecuado para valorar el papel de las especies raras en el funcionamiento ecosistémico, no son posibles de aplicar en este tipo de ecosistemas. Los resultados encontrados resaltan la importancia de desarrollar nuevas metodologías que permitan valorar el papel de estas especies poco comunes en el funcionamiento ecosistémico. Finalmente es importante cuestionarse si el enfoque de grupos funcionales es el más adecuado para evaluar la respuesta de las especies raras a la perturbación, ya que es evidente que las especies dominantes “enmascaran” la respuesta de estas especies raras debido a sus bajas abundancias.

Las tasas de reclutamiento y mortalidad naturales en los bosques tropicales oscilan entre el 1% y el 3% anual (Lieberman *et al.* 1990); sin embargo, estas tasas pueden variar de acuerdo a las características de crecimiento e historias de vida de las especies presentes (Condit *et al.* 1999), de sus abundancias, y de acuerdo a los factores de sitio como vientos y pendientes elevadas y sus interacciones con la intervención forestal (Finegan y Camacho 1999). Es importante mencionar que en todos los TFP las tasas de reclutamiento excedieron las de mortalidad, lo que significa que existe una recuperación del bosque después de la perturbación (Finegan y Camacho 1999).

La tasa de reclutamiento es una de las variables más sensibles para evaluar perturbación, ya que la generación de claros crea nichos que son colonizados por los individuos más competitivos (Welden *et al.* 1991); y algunos autores han registrado mayor reclutamiento de la comunidad en general en las parcelas de altas perturbaciones (Delgado *et al.* 1997, Phillips 1997, Webb y Peralta 1998, Finegan y Camacho 1999, Smith y Nichols 2005). En este sentido, los TFP-2 y TFP-3 presentaron mayor reclutamiento de individuos en las parcelas de altas perturbaciones, tendencias que probablemente fueron ocasionadas por el incremento en la irradiación del sotobosque, el cual incrementó las tasas de crecimiento de los árboles residuales, además de promover la germinación y el establecimiento de varias especies (Denslow y Hartshorn 1994).

El incremento en la tasa de reclutamiento del TFP-2 discrepa de lo registrado por ter Steege y Hammond (2001) quienes afirman que la perturbación limita el reclutamiento de las especies de crecimiento lento. Esto puede deberse a que algunas especies como *Ferdinandusa panamensis* (Rubiaceae) están mejor adaptadas para establecerse en áreas de claros, debido a

su dispersión por viento y semillas pequeñas que necesitan luz para germinar y para la fotosíntesis de sus plántulas (van Uft 2004). Esta especie registró altas tasas de mortalidad dejando el espacio libre para la colonización y crecimiento de especies menos competitivas en estos ambientes (Tilman 1999, Pariona 2001). Por otro lado, *Casearia arborea* (Flacourtiaceae), que es una especie abundante en bosques de crecimiento secundario y por lo tanto bien adaptada a las perturbaciones, es una especie con cortos periodos de vida pero con alto reclutamiento de individuos con dap de 10 cm por unidad de tiempo, lo cual es una estrategia que parece mantener las poblaciones (Lieberman *et al.* 1985b). En este TFP se destacaron por su alto reclutamiento en altas perturbaciones las palmas *Euterpe precatoria* y *Welfia regia*, que son especies que requieren altos niveles de luz durante la etapa del crecimiento del tallo por lo que en el bosque su regeneración tiende a ser restringida a los claros (Kahn y de Castro 1985).

El incremento en las tasas de reclutamiento en función de la perturbación para el TFP-3, se debe principalmente a aquellas especies con semillas pequeñas bien dispersadas que necesitan cambios en la temperatura para germinar (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), cuyas altas tasas de crecimiento les permiten alcanzar rápidamente su edad reproductiva, como sería el caso de las especies *Cecropia insignis* (Cecropiaceae), *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Croton smithianus* (Euphorbiaceae), *Ferdinandusa panamensis* (Rubiaceae), *Hampea appendiculata* (Malvaceae), *Inga peizifera* (Fabaceae), *Miconia affinis* (Melastomataceae), *Miconia punctata* (Melastomataceae), las cuales registraron las mayores tasas de reclutamiento e incrementos en función de la perturbación. Otros autores también registraron incrementos en el porcentaje de algunas de las especies de este TFP-3 (Finegan *et al.* 1999) para la misma área de estudio, e incluso registraron un grupo de especies exclusivo de parcelas perturbadas por el manejo forestal.

El TFP-5 registró diferencias marginales en la tasa de reclutamiento en función de la perturbación. Esto se debió principalmente a que las especies *Minuartia guianensis* (Olacaceae), *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae) y *Virola koschnyi* (Myristicaceae) reclutaron mayor porcentaje de individuos en las altas perturbaciones, debido a que son especies catalogadas como oportunistas porque toleran la sombra pero aprovechan la formación de claros (Lieberman *et al.* 1985b). La especie que registró lo mayores valores de reclutamiento en las altas perturbaciones fue *Pentaclethra macroloba*, debido a que ni sus semillas ni sus

plántulas son consumidas por pequeños roedores del género *Heteromys*, muy comunes en el área estudiada (Guariguata *et al.* 2000); además es tolerante a suelos infértiles y a la sombra logrando sobrevivir y crecer en el denso sotobosque de los bosques primarios (Hartshorn 1983).

Los TFP-1 y TFP-4 fueron los únicos TFP en registrar incrementos estadísticos en función de los periodos de tiempo. Las especies que registraron los mayores reclutamientos en el segundo periodo de tiempo fueron *Colubrina spinosa* (Rhamnaceae), *Faramea occidentalis* (Rubiaceae) y *Mollinedia pinchotiana* (Monimiaceae) para el TFP-1; e *Iriartea deltoidea* (Arecaceae), *Socratea exorrhiza* (Arecaceae), *Protium pittieri* (Burseraceae) y *Virola sebifera* (Myristicaceae) para el TFP-4. Llama la atención que el TFP-3 no hubiera registrado variaciones en función de los periodos de tiempo, ya que muchas especies necesitan los claros del bosque para regenerarse y sobrevivir como especies del género *Cecropia*.

La tasa de mortalidad no fue una variable adecuada para evaluar la respuesta de la perturbación en los TFP. Esto se debió a que en este estudio se incluyeron individuos con  $dap \geq 10$  cm, los cuales no son sensibles a los cambios en las condiciones lumínicas. Esta variable es muy importante cuando se evalúa la perturbación en individuos en estados de plántula y juveniles, ya que son los estadios más dinámicos y los que determinan en un alto porcentaje que los individuos alcancen su etapa reproductiva (Clark y Clark 1992). Los patrones espaciales y temporales de esta variable están estrechamente relacionados con la longevidad máxima de las especies, su distribución en clases diamétricas, abundancia relativa y el tamaño y número de los claros del bosque (Swaine *et al.* 1987, Hartshorn 1990).

Algunas investigaciones han registrado incrementos en las tasas de mortalidad después de una perturbación en los bosques tropicales (Finegan y Camacho 1999, Pelissier *et al.* 1998, de Graaf *et al.* 1999, Smith y Nichols 2005). El TFP-1 presentó las menores tasas de mortalidad de todos los TFP en todos los tratamientos, y registró la mayor tasa de mortalidad en las parcelas de perturbaciones bajas, variando estadísticamente de los demás tratamientos. Estas tendencias en la mortalidad de este TFP estuvieron dominadas por las especies *Colubrina spinosa* (Rhamnaceae) y *Faramea occidentalis* (Rubiaceae).

El incremento en la mortalidad en función de la perturbación registrada para los TFP-2 y TFP-3 se puede deber al incremento en la mortalidad de los árboles del borde del claro (Guariguata

y Pinard 1998) (“*exposure shock*”) (de Graaf 1986), debido a su vulnerabilidad al viento, al incremento en las temperaturas, y/o a las plagas; o afirman que esto se debe a que los árboles del borde desarrollan copas asimétricas (más pesada hacia un lado) hacia el centro del claro por la mayor cantidad de luz presentando mayores probabilidades de caerse (Guariguata y Pinard 1998). Otra posible explicación es la senescencia de cohortes de especies de corta vida (Finegan y Camacho 1999), como sería el caso de algunas especies del TFP-3 como *Hampea appendiculata* (Malvaceae) y *Vismia macrophylla* (Clusiaceae) que registraron varios individuos muertos en estas perturbaciones.

El incremento en la mortalidad del TFP-3 en las parcelas de altas perturbaciones, estuvo determinado por las mismas especies que registraron altas tasas de reclutamiento, como *Miconia punctata* (Melastomataceae), *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) y *Pourouma minor* (Cecropiaceae). Es importante mencionar que otros investigadores han reportado que algunas de las especies pertenecientes a este TFP son fuertemente afectadas por la perturbación, por ejemplo Condit *et al.* (1995) reportaron para las especies *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Jacaranda copaia* y *Miconia affinis* elevadas tasas de mortalidad, lo que coincide con lo reportado por Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992) para la especie *Cecropia obtusifolia* en México. Sin embargo, en el área de estudio estas especies no registraron alta mortalidad, debido probablemente a que estos autores incluyeron individuos con dap < 10 cm y aunque las diferencias estadísticas las reportan a nivel general para todos los tamaños, la mortalidad fue significativamente superior en aquellos individuos con dap inferior a 10 cm.

El área basal de los árboles es una medida sustituta de la biomasa en los bosques tropicales, y por lo tanto es una de las variables más importantes por ser una medida indirecta del porcentaje de C almacenado en un ecosistema (Phillips *et al.* 1998), cuya valoración tiene importancia global. Por otro lado es un rasgo que indica dominancia, por lo tanto aunque existan árboles con baja abundancia y grandes áreas basales estarían influenciando procesos como aporte de hojarasca al suelo y la regulación de la luz a los estratos inferiores del bosque. En este caso, los estratos inferiores fueron los que registraron variaciones estadísticas en función de la perturbación. El TFP-1 presentó la mayor área basal en las parcelas de bajas perturbaciones, esto se debió principalmente al alto porcentaje de individuos de las especies *Colubrina spinosa* (Rhamnaceae) y *Faramea occidentalis* (Rubiaceae) en las parcelas de bajas perturbaciones, lo cual puede estar relacionado con problemas para la germinación de las



semillas o el establecimiento de las plántulas en las áreas abiertas como ha sido reportado para *Faramea occidentalis* (Rubiaceae) (Schupp 1988, 1990), pero no a las altas tasas de mortalidad registradas en los individuos de estas especies.

El TFP-2 presentó mayor área basal en las parcelas de altas perturbaciones, lo cual se debe al incremento en los porcentajes de individuos de algunas especies como *Ardisia fimbriifera* (Myrsinaceae), *Casearia arborea* (Flacourtiaceae) y *Protium ravenii* (Burseraceae), generado por la apertura del dosel. Por otro lado hay otras especies exclusivas de las altas perturbaciones con gran número de individuos como: *Alibertia atlantica* (Rubiaceae), *Graffenrieda galeotti* (Melastomataceae), *Lonchocarpus oliganthus* (Fabaceae), *Macrolobium costaricense* (Fabaceae) y *Warszewiczia coccinea* (Rubiaceae).

El TFP-3 no registró variaciones significativas en el porcentaje de área basal en función de los tratamientos, pero es interesante observar que a pesar de presentar el mayor porcentaje de individuos, registró valores muy bajos para esta variable. Esto se debe principalmente a que la apertura de los claros del bosque les permite mantener sus altas tasas de crecimiento, pero como estos claros pueden cerrarse y la competencia en estos nuevos hábitats es alta, algunas de estas especies crecen rápidamente en altura reduciendo la inversión en expansión horizontal de la copa y en crecimiento diamétrico (Poorter *et al.* 2003).

La mayoría de las hipótesis propuestas para explicar los cambios en los porcentajes de especies, individuos y/o tasas de reclutamiento en función de la perturbación estuvieron relacionadas con las etapas plántula-juvenil por ser épocas clave para el establecimiento de la mayoría de los árboles tropicales (Clark y Clark 1992), las cuales no fueron evaluadas en este estudio. Aunque sería muy interesante conocer los patrones de establecimiento de estas especies, Clark y Clark (1992) estudiaron seis especies del dosel en su estado de plántulas y encontraron elevada variabilidad para las tasas de crecimiento, reclutamiento y preferencia de sitios de establecimiento (luminosidad) en función del dap, pero afirmaron que si el estudio hubiera incluido únicamente individuos entre 4 y 10 cm de diámetro, se habría concluido que las seis especies eran idénticas. Estos resultados resaltan nuevamente la alta complejidad de estrategias y/o respuestas que tienen las especies arbóreas tropicales, y que su total entendimiento requiere de mucha información inexistente en la actualidad.

Es importante tener claro que las agrupaciones en tipos funcionales de esta investigación es preliminar, y se irá ajustando en la medida en que se entienda el proceso ecosistémico que se desee evaluar, por ejemplo se evidenció la necesidad de incluir la masa de las semillas como rasgo fundamental para interpretar la germinación y el establecimiento de los individuos, que ayudarán a explicar las diferencias en las tasas de reclutamiento entre los TFP y entre los tratamientos de perturbación. También se evidenció que independientemente del tipo de enfoque utilizado para valorar la respuesta de las comunidades a la perturbación, las parcelas permanentes proporcionan información extremadamente importante sobre procesos naturales en los bosques tropicales, especialmente lo relacionado con tasas de recambio.

Este estudio evidenció que aunque las agrupaciones en tipos funcionales de las especies arbóreas son agrupaciones estadísticas, los TFP presentaron respuestas en función de la perturbación que ya habían sido registradas para especies individuales, comprobando su relevancia ecológica. Por otro lado, los TFP simplificaron la complejidad de respuestas a la perturbación de las especies arbóreas, pero el aporte más importante es el aporte sobre el comportamiento de las especies raras en los bosques tropicales.

## **5.5 Conclusiones**

Las curvas rango – abundancia y el índice de Simpson mostraron que los TFP-5 y TFP-1 registraron la mayor dominancia de pocas especies, donde *Pentaclethra maculosa* (Fabaceae) y *Faramea occidentalis* (Rubiaceae) agruparon el 48% y 43.4% de los individuos de cada TFP respectivamente. La mayor diversidad y equitatividad las registró el TFP-3 según el índice de Shannon y el índice de equitatividad.

La falta de tendencias claras en algunos TFP podrían indicar que el periodo de estudio fue muy corto en comparación al periodo de vida de estas especies, y que la dinámica de los bosques tropicales es más compleja de lo pensado.

La variable riqueza de especies no fue la adecuada para evaluar la respuesta a la perturbación por su carácter taxonómico; y las más sensibles fueron la tasa de reclutamiento y el porcentaje de área basal.

El enfoque de tipos funcionales no fue el más adecuado para entender el papel de las especies raras en el funcionamiento ecosistémico y sus respuestas a la perturbación, ya que sus respuestas se ven “enmascaradas” por los comportamientos de las especies dominantes.

El enfoque de tipos funcionales permitió entender y reducir la complejidad de respuestas de las especies a la perturbación.

## 5.6 Recomendaciones

Estudiar la diversidad funcional y la respuesta de la comunidad a la perturbación incluyendo áreas más perturbadas como bosques secundarios y sistemas agroforestales.

Explorar las relaciones entre diversidad taxonómica y funcionamiento ecosistémico en los bosques tropicales, sin agrupar las especies en TFP.

Realizar investigaciones funcionales con otros procesos ecosistémicos como ciclaje de nutrientes, resiliencia, resistencia a la invasión, ciclo hidrológico, entre otros.

Identificar metodologías que ayuden a entender el papel de las especies raras en el funcionamiento ecosistémico, como experimentos de remoción o técnicas estadísticas que permitan modelar el comportamiento de los TFP en ausencia de especies dominantes.

## 5.7 Bibliografía

- Alvarez-Buylla, ER; Martínez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax – pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- Asquith, NM. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *In* Guariguata, MR; Catan, GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 377-406.
- Brandani, A; Hartshorn, G; Orians, GH. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican Tropical Wet Forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:99-119.
- Burslem, DFRP; Whitmore, TC. 1999. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 10:767-776.
- Carey, EV; Brown, S; Gillespie, AJR; Lugo, AE. 1994. Tree Mortality in Mature Lowland Tropical Moist and Tropical Lower Montane Moist Forests of Venezuela. *Biotropica* 26(3):255-265.
- Carrera, F; Orozco, L; Sabogal, C. 1996. Manejo de un bosque muy húmedo de bajura Area de Demostración e Investigación Los Laureles de Corinto. *In* *Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropical*. Curso Intensivo Internacional Vol. 2. p. 1-11.

- Chapin, FS; Autumn, K; Pugnaire, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142:S78-S92.
- Chapman, CA; Chapman LJ. 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forests of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29(4):396-412.
- Chazdon, RL. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Chazdon, R; Careaga, S; Webb, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forest. *Ecological Monographs* 73(3):331-348.
- Clark, DB. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. Pp. 291-312. *In* Bawa, KS; Hadley, M. eds. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. London (Gran Bretaña) (Man and the Biosphere Series. Vol 7.UNESCO).
- Clark, DA; Clark, DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monograph* 62(3):315-344.
- Clark, DB; Clark, DA. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137:185-198.
- Clark, DB; Soto-Castro, C; Alfaro-Alvarado, LD; Read, JM. 2004. Quantifying mortality of tropical rain forest trees using high-spatial-resolution satellite data. *Ecology Letters*, (2004) 7: 52-59.
- Colwell, RK. 1997. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 5.0.1. University Connecticut, USA. Disponible en <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Condit, R; Hubbell, SP; Foster, RB. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65(4):419-439.
- Condit, R; Hubbell, SP; Foster, RB. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetations Science* 7(3):405-416.
- Condit, R; Ashton, PS; Manokaran, N; LaFrankie, JV; Hubbell, SP; Foster, RB. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots. *Biological Sciences* 354(1391):1739-1748.
- Connell, JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1309.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- de Graaf, NR. 1986. A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- de Graaf, NR; Poels, RLH; van Rampaey, RSAR. 1999. Effect of silvicultural treatment on growth and mortality of rainforest in Surinam over long periods. *Forest Ecology and Management* 124:123-135.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos de aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. CATIE. 43 p. (Serie técnica. Informe técnico No 298. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales).
- Denslow, J.S. and Hartshorn, G.S. 1994. Tree-fall gaps and forest dynamic processes. *In* McDade, L; Bawa, KS; Hespeneide, HA; Hartshorn, GS. eds. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. p. 120-127. Chicago: University of Chicago Press.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- Dinerstein, E; Olson, DM; Graham, AL; Webster, SA; Primm, MP; Bookbinder, G; Ledec. 1995. *Una Evaluación del Estado de Conservación de las Ecoregiones Terrestres de América Latina y El Caribe*. WWF-World Bank. Washington D.C. 145 p.

- Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121:177-189.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- Gentry, AH; Terborgh, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu “mature” floodplain forest. In: Gentry, AH. ed. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven. Pp:542-564.
- Guariguata, MR; Pinard, MA. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112:87-99.
- Guariguata, MR; Rosales-Aadame, JJ; Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4):1046-1054.
- Hammond, DS; Brown, VK. 1995. Seed Size of Woody Plants in Relation to Disturbance, Dispersal, Soil Type in Wet Neotropical Forests. *Ecology* 76(8):2544-2561.
- Hartshorn, GS. 1983. *Pentaclethra macroloba*. In Janzen, DH. ed. *Costa Rica natural history*. p. 301-303. University of Chicago Press, Chicago.
- Hartshorn, GS. 1990. An overview on neotropical forest dynamics. In Gentry, AH. ed. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven. Pp:585-600.
- Hubbell, SP; Foster, RB. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In Soulé, ME. ed. *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Massachusetts. Pp. 205-231.
- Hubbell, SP; Foster, RB. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In Gentry, AH. ed. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven. Pp:522-541.
- Hubbell, SP; Foster, RB; O’Brien, ST; Harms, KE; Condit, R; Wwechsler, B; Wright, SJ; Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554–557.
- Kahn, F; de Castro, A. 1985. The Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17(3):210-216.
- Kenward MG; Roger JH. 1997. Small sample inference for fixed effects from restricted maximum likelihood. *Biometrics* 53: 983-997.
- Laurance, WF; Oliveira, AA; Laurance, SG; Condit, R; Nascimento, HEM; Sanchez-Thorin, AC; Lovejoy, TE; Andrade, A; D’Angelo, S; Ribeiro, JE; Dick, CW. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428:171-175.
- Lavorel, S; Touzard, B; Lebreton, JD; Clément, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecológica* 19(3):227-240.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Leishman, MR; Westoby, M. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individuals traits – evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology* 80:417-424.
- Leishman, MR; Wright, IJ; Moles, AT; Westoby, M. 2000. Chapter 2. The evolutionary ecology of seed size. Pp:31-57. Fenner, M. ed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2 ed. CAB International, Wallingford, UK.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1985a. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 73(3):915-924.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Hartshorn, GS; Peralta, R. 1985b. Growth Rates and Age-Size Relationships of Tropical Wet Forest Trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1(2):97-109.
- Lieberman, D; Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(4):347-358.

- Lieberman, D; Hartshorn, GS; Lieberman, M; Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station. 1969-1985. Pp:509-521. *In* Gentry, AH. ed. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven.
- Lyons, KG; Schwartz, MW. 2001. Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters* 4:358-365.
- Magurran, AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. *Vedra* ed. Barcelona, SP. 200 p.
- Mata, R. 1997. Estudio detallado de suelos: áreas de demostración e investigación La Tirimbinaa, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.
- Milton, K; Laca, EA; Demment, MW. 1994. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *The Journal of Ecology* 82(1):79-87.
- Molino, JF; Sabatier, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702-1704.
- Montagnini, F; Eibl, B; Szczipanski, L; Rios, R. Tree regeneration and species diversity following conventional and uniform spacing methods of selective cutting in a subtropical humid forest reserve. *Biotropica* 30(3):349-361.
- Pariona-A, W. 2001. Regeneración natural después del aprovechamiento forestal en fajas a tala rasa en un bosque tropical boliviano. In: Mostacedo, B; Freckericksen, TS. eds. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR). Santa Cruz (Bol). p. 185-202.
- Pelissier, R; Pascal, JP; Houllier, F; Laborde, H. 1998. Impact of selective logging on the dynamics of a low elevation dense moist evergreen forest in the Western Ghats (South India). *Forest Ecology and Management* 105:107-119.
- Phillips, OL; Gentry, AH. 1994. Increasing turnover through time in tropical forest. *Science* 263:954-957.
- Phillips, OL. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6:291-311.
- Phillips, OL; Malhim Y; Higuchi, N; Laurance, WF; Nuñez, PV; Vasquez, RM; Laurance, SG; Ferreira, LV; Stern, M; Brown, S; Grace, J. 1998. changes in the carbon balance of tropical forest: evidence from long-term plots. *Science* 282(16):439-442.
- Poorter, L; Bongers, F; Sterck, FJ; Wöll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3):602-608.
- Quirós, D. 1998. Prescripción de un tratamiento silvicultural en un bosque primario intervenido de la zona atlántica de Costa Rica. *Manejo Forestal Tropical* N. 5.
- Ramos-Bendaña, ZS. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: Herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Mg. Sc., Turrialba, Costa Rica. CATIE. 114 p.
- Rankin de Merona, JM; Hutchings, RW; Lovejoy, TE. 1990. Tree mortality and recruitment over five year period in understurbed upland rainforest of the Central Amazon. Pp:573-584. In: Gentry, AH. ed. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven.
- SAS Institute. 2001. SAS/STAT release 8.2. SAS Inst., Cary, NC.
- Saxton, AM. 1998. A macro for converting mean separation output to letter groupings in Proc Mixed. In Proc. 23rd SAS Users Group Intl., SAS Institute, Cary, NC, pp: 1243-1246. Nashville, TN, March 22-25.
- Schupp, EW. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in trefall gaps. *Oikos* 51(1):71-78.
- Schupp, EW. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71(2):504-515.
- Schwartz, MW; Brigham, CA; Hoeksema, JD; Lyons, KG; Mills, MH; van Mantgem, PJ. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122:297-305.

- Sheil, D. (1999) Tropical forest diversity, environmental change and species augmentation: after the intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 10:851–860.
- Sheil, D; Burslem, DFRP. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 18(1):18-26.
- Slik, JWF. 2005. Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. *Forest Ecology and Management* 205:241-250.
- Smith, RGB; Nichols, JD. 2005. Patterns of basal area increment, mortality and recruitment were related to logging intensity in subtropical rainforest in Australia over 35 years. *Forest Ecology and Management* 218:319-328.
- Swaine, MD; Lieberman, D; Putz, FE. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3(4):359-366.
- ter Steege, H; Hammond, DS. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82(11):3197-3212.
- Tilman, D. 1999. Diversity by default. *Science* 283: 495-496.
- Tilman, D; Lehman, C. 2001. Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. Pp. 9-41. In: Kinzing, PA; Pacala, SW; Tilman, D. eds. *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- van der Hout, P; Zagt, RJ. 2003. Responses of tree populations and forest composition to selective logging in Guyana. In H. ter Steege. ed. *Long-term changes in tropical tree diversity*. Studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia. Tropenbos Series 22. Tropenbos International, Wageningen, the Netherlands.
- van Ulft, LH. 2004. Regeneration in natural and logged tropical rain forest: modelling seed dispersal and regeneration. Chapter 2: Seed production and dispersal of tree species in the tropical rain forest of central Guyana. Tropenbos-Guyana Series 12.
- Vázquez-Yanes, C; Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Verburg, R; van Eijk-Bos, C. 2003. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 14:99-110.
- Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Webb, EL; Peralta, R. 1998. Tree community diversity of lowland swamp forest in Northeast Costa Rica, and changes associated with controlled selective logging. *Biodiversity and Conservation* 7:565-583.
- Welden, CW; Hewett, SW; Hubbell, SP; Foster, RB. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72(1):35-50.