Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

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

Efectos de la fragmentación en la ecología reproductiva de especies y grupos funcionales del bosque húmedo tropical de la zona atlántica de Costa Rica

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

Claudia Bouroncle Seoane

Turrialba, Costa Rica, 2008

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:

Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal

Carlos Navarro, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado

Claudia Bouroncle Seoane
Candidata

AGRADECIMIENTOS

Mi consejero principal, Bryan Finegan, así como Fernando Casanoves y Carlos Navarro, miembros del comité consejero, mantuvieron siempre la puerta abierta a mis preguntas animándome a llevarla a término. Bryan señaló rutas de aprendizaje en la ecología forestal y de paisaje que me hicieron disfrutar esta proceso, complementado con el enfoque de la genética forestal que ofreció Carlos. Fernando me apoyó en el uso de diferentes alternativas para el proceso estadístico de los datos y vigiló con especial dedicación la consistencia de todo el documento.

Otras personas del CATIE me apoyaron decididamente en este trabajo. Vicente Herra ayudó a ubicar y a instalar parcelas de muestreo e identificó más de 5000 plántulas en menos de tres meses con enorme profesionalismo. Leonel Coto escaló la mayoría de árboles para la colección de frutos y semillas, muchas veces compitiendo con la fauna local. Gustavo Hernández sumó su apoyo durante momentos claves de colección de frutos y semillas. La dedicación, paciencia y excelente humor de los tres llenó esta experiencia de campo de buenas memorias. Además, William Vásquez, Patricia Leandro y Manrique González me permitieron usar las instalaciones y equipos del Banco de Semillas Forestales, Laboratorio de Suelos y Viveros de Fitoprotección y me dieron oportunos consejos para llevar mejor a cabo mi trabajo.

De la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), German Obando hizo varios comentarios valiosos al diseño inicial del trabajo y Andrés Sanchún señaló la ubicación de la mayoría de los árboles de *Lecythis ampla* que pude incluir en esta investigación e hizo varias recomendaciones para el trabajo de campo a partir de su excelente conocimiento de los bosques de Sarapiquí. Orlando Vargas (Organización de Estudios Tropicales) y Nelson Zamora (Instituto Nacional de Biodiversidad) revisaron e identificaron plántulas de taxones especialmente difíciles.

Además del apoyo técnico de sus profesionales, FUNDECOR y la Cátedra Latinoamericana de Ecología de Bosques Tropicales (CATIE) apoyaron la realización de este estudio mediante la asignación de tiempo de su personal de campo, uso de vehículos y equipo, permitiéndome el uso de inventarios forestales, mapas y bases de datos.

Pablo Imbach, Adriana Quiroga y Luis Molina llenaron de amistad y compañía las sucesivas casas compartidas. Zenia Salinas me transmitió su buena energía y decisión durante los muchos kilómetros recorridos durante las madrugadas y Simona Apollaro me dio confianza en la preparación de la presentación final. Alejandro y Patricia Imbach siempre estuvieron cerca, dándome cariño, ánimo y espacio para la reflexión.

RESUMEN

Es ampliamente aceptado que la fragmentación del hábitat tiene un fuerte impacto en la sostenibilidad de los ecosistemas forestales y los servicios que proveen. Se considera que los efectos más críticos de la modificación de los procesos ecológicos que causa, son los que afectan directamente la producción de semillas y el reclutamiento de nuevos individuos, pudiendo comprometer la viabilidad a largo plazo de poblaciones de ciertas especies. El objetivo de este trabajo fue contribuir al conocimiento de los efectos de la fragmentación en la ecología reproductiva de especies del bosque húmedo tropical de bajura en un paisaje del noroeste de Costa Rica, aspecto relevante para la sostenibilidad del manejo forestal que se realiza en el área. Se realizaron dos estudios observacionales, el primero a escala local y enfocado en los efectos de borde sobre la composición y diversidad de la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de especies leñosas y palmas de cinco fragmentos de bosque; y el segundo, a escala de paisaje y enfocado en el éxito reproductivo de individuos de dos especies arbóreas maderables y de baja densidad natural (menos de un individuo por hectárea) ubicados en ambientes con diferente grado de alteración de la densidad de sus poblaciones (bosque continuo, bosques fragmentados y árboles aislados en pasturas).

Para el primer estudio fueron analizadas la abundancia y distribución de individuos de altura > 20 cm y ≤ 130 cm en 34 parcelas de 54m² distribuidas a diferentes distancias del límite entre la vegetación de los fragmentos y las pasturas que los circundan (5-30 m, 150 m y 300 m o más del borde). Los resultados revelaron patrones inversos de respuesta de la abundancia de especies arbóreas y palmas a la distancia al borde, siendo las primeras significativamente más abundantes en los bordes de los fragmentos. Entre las especies arbóreas, las emergentes y las de dosel, las generalistas y las de velocidad moderada de crecimiento fueron las responsables de esta respuesta, congruente con el proceso de recuperación de los hábitats de borde que muestra la comunidad de individuos con dap ≥ 10 cm evaluada en estudios previos, mientras que la abundancia de las especies de heliófitas durables se mantuvo estable a diferentes distancias del borde. La abundancia y frecuencia de individuos de una familia característica de hábitats disturbados fue mayor en los bordes, pero esto no implicó un patrón inverso en las familias asociadas a hábitats de bosque maduro ni de las especies dependientes de bosque. De las especies cuya abundancia pudo ser analizada por contar con un número suficiente de individuos, sólo una palma de sotobosque mostró una respuesta negativa a la distancia al borde. Si bien la media del número de especies de leñosas y palmas tuvo un comportamiento similar al de la

abundancia de individuos de estos grupos, los índices de diversidad alfa no mostraron respuestas a la distancia al borde, y los diferentes hábitats no mostraron diferencias en su composición específica.

Para el segundo estudio se compararon parámetros relacionados a los procesos de polinización y fructificación de 55 árboles de *Lecythis ampla* (Lecythidaceae) y 34 de *Vitex cooperi* (Verbenaceae) ubicados en bosque continuo, bosques fragmentados y potreros con densidades decrecientes de individuos. Los resultados evidencian diferentes respuestas de estas especies a la fragmentación. La proporción de árboles fecundos de *L. ampla* fue mayor en el bosque primario continuo que en los fragmentos de bosque y los árboles fecundos en el bosque continuo tuvieron una media de frutos mayor que la de los árboles en las otras ubicaciones. La ubicación de los árboles de *L. ampla* no influyó la cantidad de semillas por fruto, la proporción de semillas viables o el porcentaje y vigor de germinación, pero estos dos últimos parámetros tuvieron mayor variabilidad en los árboles en pasturas. La proporción de árboles fecundos de *V. cooperi* no mostró diferencias entre las diferentes ubicaciones, pero los árboles ubicados en el bosque continuo tuvieron una proporción mayor de semillas viables y un número medio de embriones por semilla mayor que los de los árboles ubicados en los fragmentos de bosque y pasturas. Un análisis del vigor de las plántulas de *V. cooperi* obtenidas de la prueba de germinación mostró una media mayor de hojas en las plántulas de semillas provenientes de árboles ubicados en el bosque continuo.

Los resultados sugieren que los fragmentos de bosque conservan su composición y diversidad florística a nivel de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm y que las condiciones para los procesos de dispersión y reclutamiento permiten el proceso de recuperación de sus bordes. Sin embargo, también evidencian respuestas no necesariamente lineales de las especies a nivel individual a la fragmentación en lo que a su éxito reproductivo se refiere. El manejo silvicultural debe tomar en cuenta la particular composición de los grupos etarios de los bordes de los fragmentos para favorecer su recuperación y el establecimiento de especies de interés económico y ecológico, pero debe restringir efectivamente la remoción de individuos de especies típicas de bosque maduro, reconociendo el valor de los árboles fuera del bosque y de los fragmentos de bosque en el mantenimiento de la viabilidad de sus poblaciones.

PALABRAS CLAVE: fragmentación de hábitat; efecto de borde; polinización; éxito reproductivo de plantas; riqueza de especies; diversidad de especies; *Lecythis ampla*; *Vitex cooperi*; bosque húmedo tropical; Costa Rica.

SUMMARY

Is widely acknowledged that habitat fragmentation has a high impact in the sustainability of forest ecosystems and the services they provide. It is considered that their most critical effects on the ecological processes are those that directly affect seed production and recruitment of new individuals, those processes that may compromise the population's long-term viability of certain species. The objective of this work was to contribute to the knowledge of the fragmentation effects in the reproductive ecology of species of a lowland tropical rain forest in a Northwestern Costa Rican landscape, a relevant aspect for the sustainability of the forest management being done in the area. Two studies were conducted, the first focused on edge effects on the composition and diversity of the sapling community of woody species, vines and palms of five forest fragments (local scale); the second focused on the reproductive success of individuals of two tree species with a natural low-density (less than one individual per hectare) and timber with economic value, located in habitats with different degrees of alteration of the natural density of their populations (continuous forest, fragmented forests and pastures) (landscape scale).

For the first study, abundance and distribution of stems with height between 20 cm and 130 cm were analyzed in 34 plots of 54 m² distributed at different distances from the edge between fragments and pastures (5-30 m, 150 m, and 300 m or more from the edge). The results revealed inverse response patterns of the woody species and palms to the edge distance, the first where more abundant at the fragments edges. Among the tree species, emergent and canopy species, shade-tolerant species and species of moderate growth speed were responsible for this response, consistent with the recovery process of the edge habitat shown by individuals with dbh ≥ 10 cm in a previous study; the long-lived pioneers abundance was stable at different edge distances. The abundance and frequency of saplings of a typical disturbed-habitat family was higher on the edge, this does not imply an opposite pattern in families associated with mature forest or forest-dependent species. Of the species whose abundance could be analyzed by having a sufficient number of individuals, only an understory palm showed a negative response to the edge distance. While the average number of saplings of woody and palms species showed a similar response to the abundance of individuals from these groups, the alpha-diversity indexes showed no answers to the edge distance, and different habitats showed no difference in their specific composition.

For the second study, parameters related to pollination and seed production processes of 55 trees of *Lecythis ampla* (Lecythidaceae) and 34 of *Vitex cooperi* (Verbenaceae) were

compared. Trees were located in a continuous forest, forest fragments and pastures with decreasing densities of adult individuals. Findings showed different responses of these species to fragmentation. The proportion of *L. ampla* fruitful trees was higher in the continuous forest than in forest fragments, fruitful trees in the continuous forest produced an average of fruits higher than the trees in other locations. The location of *L. ampla* trees did not influence the amount of seeds per fruit, the proportion of viable seeds or the germination quality, but the latter parameter was more variable in the pasture trees. The proportion of *V. cooperi* fruitful trees showed no differences between different locations, but trees located in the continuous forest had a higher proportion of viable seeds and a higher average number of embryos per seed than those of trees located in fragments and pastures. An analysis of the *V. cooperi* seedlings obtained from the germination test showed an higher average of leaves in seedlings from trees located in the continuous forest.

The results suggest that forest fragments preserve its composition and floristic diversity in the earlier age groups and that the conditions for the dispersal and recruitment processes allow the recovery process of it edges. However, they also reveal not necessarily linear responses of the reproductive success of individual species to fragmentation. Silvicultural management must take in account the particular composition of the age groups from the fragment edges to promote their recovery and the establishment of species of economic and ecological interest, but must actually restrict the removal of individuals of mature forest species, recognizing the off-forest trees and forest fragments value in maintaining the populations viability.

KEYWORDS: habitat fragmentation; edge effect; plant reproductive success; pollination; species richness; species diversity; *Lecythis ampla*; *Vitex cooperi*; tropical rain forest; San Juan La Selva Biological Corridor; Costa Rica.

CONTENIDO

Agradecimientos iii

Resumen iv

Summary vi

Contenido viii

Índice de cuadros ix

Índice de figuras x

Lista de unidades, abreviaturas y siglas xi

1 Introducción 1

2 Marco conceptual 6

2.1 Introducción 6
2.2 Los impactos de la fragmentación a escala local 6
2.3 La fragmentación y la viabilidad de las poblaciones de especies arbóreas 12
2.4 Polinización, fecundidad y dispersión de semillas 13

3 Efectos de borde en los patrones de abundancia y riqueza de la regeneración de especies leñosas y palmas en fragmentos de bosque húmedo tropical de la zona atlántica de Costa Rica 23

3.1 Introducción 24
3.2 Métodos 27
3.3 Resultados 33
3.4 Discusión 47
3.5 Conclusiones 49

4 Efectos de la fragmentación de la población en la producción de frutos y semillas de dos especies arbóreas de bosque húmedo tropical del noroeste de Costa Rica 55

4.1 Introducción 56
4.2 Métodos 58
4.3 Resultados 65
4.4 Discusión 69
4.5 Conclusiones 71

5 Conclusiones generales 76

Anexo

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 3.1. Características de los fragmentos de bosque seleccionados y estadísticas de resumen (media ± 1 EE) fueron calculadas a partir de mediciones de individuos con dap ≥ 10 cm 28

Cuadro 3.2. Distribución de parcelas de muestreo en los hábitats y fragmentos seleccionados 29

Cuadro 3.3. Número y proporción de individuos y especies asignados a las diferentes categorías de agrupación 30

Cuadro 3.4. Familias y especies arbóreas consideradas para el estudio de patrones de distribución 31

Cuadro 3.5. Número y proporción de especies e individuos de las veinte familias con mayor IVIs en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica, a partir de un muestreo de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm 34

Cuadro 3.6. Medias ± EE del número de individuos (N) y del índice de valor de importancia simplificado (IVIs) de grupos de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica 36

Cuadro 3.7. Medias ± EE de la abundancia de grupos de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde, excluyendo individuos de P. macroloba 39

Cuadro 3.8. Variables relacionadas significativamente con covariables de perturbación por aprovechamiento de madera y características intrínsecas de los fragmentos. 40

Cuadro 3.9. Medias ± EE de las covariables medidas en las parcelas diferentes distancias del borde 40

Cuadro 3.10. Esfuerzo de muestreo de especies por hábitat a diferentes distancias del borde 42

Cuadro 3.11. Medias ± EE de número de especies (S) e índices de diversidad (1-D: complemento del índice de Simpson, H: índice de Shannon) de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí 42

Cuadro 3.12. Estadístico (KS) de la prueba de Kolmogorov-Smirnov de comparación de pares de las distribuciones rango – abundancia relativa acumulada del total de especies agrupadas por formas de vida, a diferentes distancias de borde de fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica 43

Cuadro 3.13. Especies indicadoras de hábitats a diferentes distancias del borde y valores indicativos (0 = no indicadora, 100 = indicadora perfecta) en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica 46

Cuadro 4.1. Características de los sitios de estudio (bosque primario continuo y fragmentos de bosque primario) en el sur del Corredor Biológico La Selva, Costa Rica. 61

Cuadro 4.2. Medias ± EE de variables evaluadas en individuos de L. ampla y V. cooperi en diferentes ubicaciones 68

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.1. Localización de los fragmentos estudiados en el sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica, mostrando la cobertura forestal en el año 2000 (zonas grises) y las áreas bajo niveles estrictos de protección (achurado diagonal) (ITCR 2004) 28

Figura 3.2a. Abundancia media de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm ± EE en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica; según formas de vida, tamaño adulto, gremio forestal y velocidad de crecimiento 37

Figura 3.2b. Abundancia media de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm ± EE en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica; según familias típicas de áreas perturbadas, de bosque maduro o dispersadas por frugívoros, especies de palmas y dependientes de bosque 38

Figura 3.3. Abundancia media ± EE de individuos de altura > 20 y ≤ 130 cm de emergentes, generalistas y de especies con velocidad moderada de crecimiento en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde, incluyendo o no individuos de P. macroloba 39

Figura 3.4. Curvas de rarefacción de especies - individuos (medias e intervalos de confianza a 95%) de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de diferentes formas de vida de acuerdo con la distancia al borde en cinco fragmentos de bosque de Sarapiquí, Costa Rica 41

Figura 3.5a. Curvas rango – abundancia de especies arbóreas de sotobosque, dosel intermedio y dosel, considerando individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm a diferentes distancias de borde en cinco fragmentos de bosque; Sarapiquí, Costa Rica 44

Figura 3.5b. Curvas rango – abundancia de especies arbóreas emergentes, lianas y palmas, considerando individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm a diferentes distancias de borde en cinco fragmentos de bosque; Sarapiquí, Costa Rica 45

Figura 3.6. Agrupación de parcelas por similitud florística, usando el coeficiente de similitud de Sørensen (Bray-Curtis) y al método beta flexible (β = -0.25) de enlace (McCune y Grace 2002) 46

Figura 4.1. Proporción de árboles fecundos de Lecythis ampla y Vitex cooperi en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica 65

Figura 4.2. Media y EE de frutos por árbol de L. ampla en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica 65

Figura 4.3. Media y EE de diferentes parámetros de frutos de L. ampla en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica 66

Figura 4.4. Media y EE de parámetros relacionados a la producción de semillas de L. ampla y V. cooperi en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica 66

Figura 4.5. Media y EE de dimensiones de semillas de L. ampla (A) y V. cooperi (B) en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica 67

Figura 4.6. Media y EE de porcentaje y vigor de germinación de semillas de L. ampla y V. cooperi en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica 67

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

BDFFP	Programa de Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque
CBSJLS	Corredor Biológico San Juan La Selva
D	índice de Simpson
dap	diámetro a la altura del pecho
EBLS	Estación Biológica La Selva
FBM	fragmentos bajo manejo
G (%)	porcentaje de germinación
H	índice de Shannon Wiener
ICE	Estimador de Incidencia de Cobertura
IVIs	índice de valor de importancia simplificado
N	abundancia o número de individuos
P	potreros
PPM	parcelas permanentes de muestreo
S	número de especies
VG	vigor de germinación

1 Introducción

La pérdida de hábitat y la fragmentación son los procesos que tienen mayor impacto sobre los ecosistemas forestales (WRI 1998, Gascon et ál. 2001), poniendo en peligro la sostenibilidad de los bienes y servicios que éstos proveen (Laurance et ál. 1998, WRI 2000). Aunque estos procesos pueden tener varios orígenes, están asociados principalmente a patrones de asentamientos humanos y de explotación del paisaje (Gascon et ál. 2001, Perz et ál. 2003). Como resultado, los procesos de fragmentación definen mosaicos de prácticas de uso del suelo, con coberturas arbóreas variables en su grado y diversidad (Boshier 2004). Por ejemplo, Sánchez-Azofeifa (2000) mostró que entre 1986 y 1991 la deforestación en Costa Rica produjo un incremento significativo de fragmentos de bosque, principalmente fragmentos pequeños (3 - 50 ha) rodeados de una matriz de cultivos anuales y pasturas.

La reducción y la fragmentación del hábitat no sólo tienen efectos obvios como la modificación del paisaje y la eliminación local de algunas especies, también pueden tener efectos en la viabilidad a largo plazo de poblaciones de ciertas especies por la reducción del número y aislamiento de sus individuos (Boshier 2004); además, la fragmentación modifica los procesos ecológicos naturales de los ecosistemas, tanto por factores inherentes a los fragmentos como por la influencia de la matriz (Bennett 1998). Estos efectos pueden extenderse a través de una red de interacciones interespecíficas, siendo probablemente las más críticas aquellas que afectan directamente la producción de semillas (Murcia 1996) y por ende el reclutamiento de nuevos individuos, pudiendo causar la extinción local de especies en los fragmentos (Turner 1996).

A partir de un meta-análisis de estudios de efectos de la fragmentación de hábitat en la reproducción de plantas realizados en diferentes regiones del mundo, Aguilar et ál. (2006) concluyeron que el grado de susceptibilidad de una especie a la fragmentación está determinado principalmente por su sistema de compatibilidad. Los árboles tropicales son frecuentemente auto-incompatibles y dependientes del mutualismo con animales para la polinización cruzada y dispersión de semillas (Bawa et ál. 1985), y por ende, son más sensibles a la reducción de la naturalmente baja densidad de individuos reproductivos como efecto de cambios en su hábitat, a la reducción de poblaciones de polinizadores y cambios en sus hábitos de forrajeo (Aizen y Feinsinger 1994a, Ghazoul y McLeish 2001) y de la reducción de cantidad y calidad de polen (Byers 1995, Cunningham 2000). Los efectos se expresan en la alteración de la producción de frutos y semillas (Cascante et ál. 2002, Fuchs et ál. 2003, Aizen et ál. 2002), reduciendo a su vez la variabilidad genética y los niveles de

exogamia (Rankin-de Merona y Hutchings 2001, Fuchs et ál. 2003). Los pocos estudios sobre los efectos de la fragmentación en el reclutamiento de individuos de especies arbóreas muestran que los efectos de borde pueden alterar este proceso en fragmentos de bosques tropicales y modificar la composición de la comunidad de cohortes jóvenes (Benítez-Malvido 2001, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003); esta respuesta tardaría tiempo considerable en manifestarse dada la larga duración de las generaciones de las especies arbóreas (Laurance 1997).

En la línea de investigación de CATIE relacionada a ecología de bosques naturales, se han desarrollado varios estudios en fragmentos de bosque en el sector sur del Corredor Biológico San Juan - La Selva, en el noroeste de Costa Rica, fragmentos originados a fines de la década de los años 80 y actualmente bajo manejo forestal. Estos estudios concluyen en términos generales que la vegetación en los bordes de los fragmentos no disminuye en su volumen, riqueza y diversidad (Forero y Finegan 2002) y dinámica (Juan Carlos 2006) y que la fragmentación del paisaje no tiene una relación significativa con el estado y la estructura poblacional de individuos adultos (dap ≥ 5 cm) de al menos 23 especies arbóreas (Gallego y Finegan 2004). Otros estudios realizados en la misma zona muestran que el aprovechamiento y fragmentación no parecen impedir el flujo del polen de *Dipteryx panamensis* -a menos de que se trate de individuos muy aislados- (Hanson 2006), la producción de frutos a niveles adecuados de dos especies dioicas (Rodríguez 2001), o la dispersión de semillas por mamíferos herbívoros pequeños y medianos (Guariguata et ál. 2002), aunque sí podrían afectar la supervivencia de plántulas (Guariguata et ál. 2000); aunque algunos taxones pueden ser especialmente sensibles a los efectos de borde, como *Quararibea ochrocalyx,* bombacácea de dosel intermedio (Flores-Llampa 2004).

Hay otras evidencias de que los elementos de un paisaje modificado pueden interactuar con resultados diferentes para la conservación de la diversidad genética: por ejemplo, los fragmentos de bosque y árboles aislados pueden proveer hábitat favorable para la polinización, dispersión y establecimiento de plántulas (White et ál. 1999, 2002; Boshier 2004) y los polinizadores introducidos pueden reemplazar o complementar a los insectos nativos en la fecundación de árboles aislados o fragmentos (Aizen y Feinsinger 1994b, Dick 2001). Como en otros casos, los estudios del impacto de la fragmentación en la ecología reproductiva de especies arbóreas tropicales muestra una diversidad de resultados, los cuales dependen de características intrínsecas de las especies y sus polinizadores y de la disposición de elementos en el paisaje (Nason y Hamrick 1997).

Este trabajo pretende contribuir al entendimiento del efecto de la fragmentación sobre los procesos de reproducción y dispersión de dos especies arbóreas, así como al conocimiento de las características de la comunidad de plántulas de especies arbóreas en general en fragmentos de bosque húmedo tropical bajo manejo en la zona norte atlántica de Costa Rica. Ambos son aspectos importantes para el manejo forestal que se realiza en la zona, siendo un complemento a la línea de investigación aplicada de CATIE mencionada anteriormente.

El objetivo general de este estudio es contribuir al conocimiento de los efectos de la fragmentación en la ecología reproductiva de especies arbóreas en una zona de bosque húmedo tropical de tierras bajas de Costa Rica.

Sus objetivos específicos son dos:

- Identificar patrones de respuesta a los efectos de borde en la abundancia y riqueza de individuos de especies leñosas y palmas con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en remanentes de bosque bajo conservación y explotación forestal.
- Identificar si la producción de frutos y semillas de dos especies arbóreas con diferentes grados de susceptibilidad (determinado en función a sus rasgos reproductivos) a la fragmentación, es afectada por diferentes condiciones de aislamiento.

Las hipótesis nulas correspondientes a los objetivos específicos son:

- Los patrones de abundancia y riqueza de individuos de especies leñosas y palmas con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en remanentes de bosque húmedo tropical en hábitat de borde (5 - 30 m del borde de los fragmentos), intermedio (150 m del borde) e interior (300 m o más del borde) no difieren entre sí.
- La calidad y cantidad de semillas de dos especies arbóreas con diferentes grados de susceptibilidad a la fragmentación, producidas en poblaciones de diferente densidad de individuos adultos, no difieren entre sí.

Los capítulos han sido estructurados como manuscritos siguiendo las normas de los medios en los cuales han sido publicados o se pretenden publicar. El primero corresponde al marco conceptual de este estudio y los capítulos 2 y 3 corresponden a los resultados.

Literatura citada

Aguilar, R; Ashworth, L; Galetto, L; Aizen, MA. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9: 968-980.

Aizen, MA; Ashworth, L; Galetto, L. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *J Vegetation Sc* 13: 885-892.

Aizen, MA; Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.

Aizen, MA; Feinsinger, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco serrano'. *Ecol Appl* 4: 378-392.

Bawa, KS; Perry, D; Beach, J. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am J Bot* 72:331-345.

Benítez-Malvido, J. 2001. Regeneration in Tropical rainforest fragments. *In* Bierregaard, RO; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 136-145.

Benítez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conserv Biol* 17:389-400.

Bennett, AF. 1998. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Cambridge, UK. IUCN Forest Conservation Programme. 254 p. (Conserving Forest Ecosystems Series no. 1).

Boshier, DH. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? *In* Schroth, G; Fonseca, GAB da, Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, H; Izac, A. Eds. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Washington, DC. Island Press. p. 290-313.

Byers, DL. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *Am J Bot* 82: 1000-1006.

Cascante, A; Quesada, M; Lobo, JA; Fuchs, EJ. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv Biol* 16: 137-147.

Cunningham, SA. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc R Soc Lond B* 267: 1149-1142.

Dick, CW. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc R Soc Lond B* 268: 2391-2396.

Flores-Llampa, B. 2004. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) en el bosque húmedo de Costa Rica. Turrialba, CR. Tesis Mag. Sc. CATIE. 58 p.

Forero, LA; Finegan, B. 2002. Efectos de borde en la vegetación de remanentes de bosque muy húmedo tropical en el norte de Costa Rica, y sus implicaciones para el manejo y la conservación. *Revista Forestal Centroamericana* 38: 39-43.

Fuchs, EJ; Lobo, JA; Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv Biol* 17: 149-157.

Gallego, B; Finegan, B. 2004. Evaluación de enfoques para la definición de especies arbóreas indicadoras para el monitoreo de la biodiversidad en un paisaje fragmentado del Corredor Biológico Mesoamericano. *Recursos Naturales y Ambiente* 41: 49-61.

Gascon, C; Bierregaard, R; Laurance, W; Rankin-de Mérona, J. 2001. Deforestation and forest fragmentation in the Amazon. *In* Bierregaard, RJ; Gascon, C; Lovejoy, T; Mesquita, R. Eds. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 22-30.

Ghazoul, J; McLeish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol* 153: 335-345.

Guariguata, MR; Arias-Le Claire, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34(3): 405-415.

Guariguata, M; Rosales Adame, JJ; Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conserv Biol* 14: 1046-1054.

Hanson, T. 2006. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology and conservation genetics of the almendro (*Dipteryx panamensis*), a keystone rainforest tree. Ph. D. Thesis. Moscow, US, University of Idaho; CATIE. 113 p.

Juan Carlos, I. 2006. Efectos de borde sobre la dinámica de la vegetación en bosques húmedos tropicales fragmentados de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. 95 p.

Laurance, W. 1997. Introduction, Section II: Physical processes and edge effects. *In* Laurance, W; Bierregaard, R. Eds. Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities. Chicago. University of Chicago. p. 29-31.

Laurance, WF; Laurance, SG; Delamônica, P. 1998. Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. *For Ecol Manage* 110: 173-180.

Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. *In* Schelhas, J; Greenberg, R. Eds. Forest patches in Tropical landscapes. Washington, DC. Island Press. p. 19-36.

Nason, JD; Hamrick, J. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of Neotropical canopy trees. *Heredity* 88: 264-276.

Perz, S; Aramburú, CE; Bremner, J. 2003. Cambios poblacionales y uso del suelo en la cuenca amazónica. *In* Aramburú, CE; Bedoya Garland, E. Eds. Amazonia: procesos demográficos y ambientales. Lima. Consorcio de Investigación Económica y Social. p. 11-52.

Rankin-de Merona, J; Hutchings, R. 2001. Deforestation effects at the edge of an Amazonian forest fragment: tree mortality, damage, and recruitment. *In* Bierregaard, R; Gascon, C; Lovejoy, T; Mesquita, R. Eds. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 107-120.

Rodríguez, JM. 2001. Producción de frutos de *Virola koschnyi* Warb. y *Simarouba amara* Aubl., en un paisaje fragmentado de la zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 34: 52-56.

Sánchez-Azofeifa, G. 2000. Land use and cover change in Costa Rica: a geographic perspective. *In* Hall, A. Ed. Quantifying sustainable development: the future of tropical economies. San Diego. Academic Press. p. 473-501.

Turner, I. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J Appl Ecology* 33: 200-209.

White, G; Boshier, DH; Powell, W. 1999. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc. *Mol Ecol* 8: 1899-1909.

White, G; Boshier, DH; Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *PNAS* 99: 2038-2042.

World Resources Institute (WRI). 1998. World Resources 1998-99: Environmental change and human health. Washington DC. WRI; PNUD; The World Bank. 384 p.

World Resources Institute (WRI). 2000. World Resources 2000-2001: People and ecosystems: The fraying web of life. Washington, DC. PNUD; The World Bank; WRI. 400 p.

2 Marco conceptual [1]

2.1 Introducción

La fragmentación es la división de áreas continuas de hábitat natural en partes más pequeñas por la conversión del territorio en usos agropecuarios o urbanos (Bennett 1998, Fahrig 2003), y la del bosque tropical en particular se ha convertido en un asunto primordial en el campo científico y en el del manejo del territorio. En el presente texto se asume el término "fragmentación" como el proceso de división de hábitat, el cual claramente no es sinónimo de destrucción de hábitat. Esta diferencia es clave por dos razones expuestas por Fahrig (2003): la primera es que varios estudios demuestran que el impacto humano más fuerte en la biodiversidad es el que produce la destrucción del hábitat, siendo secundario el número o el tamaño de los fragmentos en que el hábitat remanente queda dividido; la segunda es que el uso de ambos términos como sinónimos contribuye a que los resultados de algunas investigaciones parezcan contradictorios.

Durante la última década, Schelhas y Greenberg (1996), Laurance y Bierregaard (1997) y Laurance (1999, 2001a) han publicado colecciones de estudios originales y de revisiones de la fragmentación del bosque tropical. Laurance et ál. (1997) proveyeron una síntesis del conocimiento hasta entonces vigente acerca de los efectos de la fragmentación en las comunidades del bosque tropical en general; mientras que Bierregaard et ál. (2001) y Laurance et ál. (2002) se centraron en los resultados del Programa de Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque (BDFFP, por sus siglas en inglés). Este capítulo no pretende reiterar las conclusiones de dichas síntesis; más bien compara los impactos de la fragmentación en las características de las comunidades vegetales y de las poblaciones de especies arbóreas de diferentes regiones de bosque húmedo, haciendo énfasis en su variedad. También sintetiza las implicaciones de la fragmentación en la viabilidad de las poblaciones de especies arbóreas señaladas por estudios de polinización, fecundidad arbórea y dispersión de semillas.

2.2 Los impactos de la fragmentación a escala local

2.2.1 Aspectos generales

Aunque los bosques tropicales muestran gran resiliencia a los cambios ambientales y a los disturbios naturales (Whitmore 1990), la pérdida y la fragmentación del hábitat en los

[1]Este texto es una versión actualizada y sintetizada de la segunda y tercera sección de: Finegan, F; Bouroncle, C. 2008. Patrones de fragmentación de los bosques de tierras bajas, su impacto en las comunidades y especies vegetales y propuestas para su mitigación. *In* Harvey, C; Sáenz, J. Eds. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Santo Domingo de Heredia, CR. INBio. p. 139-178.

trópicos, así como los incendios, están ocurriendo a escalas y tasas sin precedente, a causa de las actividades humanas. La mayoría de las especies vegetales tropicales tienen poca o ninguna adaptación a estos tipos y tasas de disturbio, por lo que es de esperar una reducción de la diversidad de especies y cambios en la composición taxonómica y funcional de estos bosques.

En términos generales, se pueden predecir cambios en un fragmento de bosque como consecuencia del aislamiento, de la reducción del área de hábitat y de los efectos de borde (Bennett 1998). Los efectos de borde, una de las consecuencias mejor estudiadas de la fragmentación del bosque tropical, ocurren cuando la transición entre dos ecosistemas adyacentes y disímiles se da en un límite o borde abrupto y bien definido (Murcia 1995). Estos efectos pueden diferenciarse en efectos abióticos (que implican cambios ambientales en el bosque causados por la proximidad a un hábitat agrícola), efectos biológicos directos (que ocurren porque las especies demuestran diversas respuestas al hábitat del borde) y efectos biológicos indirectos (que ocurren porque los procesos ecológicos como la depredación, la polinización y la dispersión de semillas se modifican debido a la proximidad del borde) (Murcia 1995).

El impacto de la fragmentación en las características de la comunidad del bosque tropical y en los procesos ecológicos se ha convertido en uno de los principales temas de la investigación ecológica en el Neotrópico en los últimos veinte años. La contribución más destacada para entender los impactos de la fragmentación en los bosques tropicales ha sido aportada por el BDFFP. Este proyecto investiga en fragmentos experimentales, rodeados al menos al inicio por pasturas, y ha hecho la separación más explícita entre efectos de borde y de área en las dinámicas de bosque neotropical fragmentado, en virtud de la distribución de parcelas permanentes de muestreo (PPM) en hábitats de borde y de interior en los fragmentos, y en bosques continuos como control. Además, es el único estudio experimental de los efectos de la fragmentación en los trópicos que controla variables y que permite un enfoque directo en los efectos de área y de borde.

Por otra parte, los fragmentos de bosque creados “en el mundo real” sin control y sin manejo de los científicos, están sujetos a usos humanos, como el pastoreo y la extracción de madera y leña, así como a disturbios adicionales no controlados, como los incendios. Todos estos factores están excluidos de la ecuación de BDFFP. Lo artificial de este experimento, sumado a la probable especificidad de la escala local de muchos de los resultados, requiere que los investigadores y los técnicos evalúen con cuidado el grado en el cual se puede asumir que sus conclusiones son aplicables a otras áreas del Neotrópico.

2.2.2 Impacto de la fragmentación en la estructura, la composición, la diversidad y la función de los bosques neotropicales de bajura

La evaluación de los impactos de la fragmentación en la biodiversidad de la vegetación forestal tropical requiere de estudios integrados que consideren sus principales componentes funcionales: estructura, composición, diversidad y procesos dinámicos. Se enfatiza esto para el manejo y la conservación de los bosques, en el entendido de que los procesos dinámicos de los fragmentos y de las poblaciones de las especies son tan relevantes como la comprensión de la estructura y composición del bosque (Whitmore 1990).

Los resultados del BDFFP se usaron para construir un modelo coherente capaz de predecir los impactos de la fragmentación en los bosques del área de estudio del proyecto durante los primeros veinte años de aislamiento (Laurance et ál. 2002). El modelo se basa en el hallazgo de que los efectos de borde juegan un papel clave en la definición de los cambios en los fragmentos de bosque. Los regímenes de disturbio se alteran más que nada cerca de los bordes, lo que causa marcados incrementos de mortalidad y daño en árboles, en especial entre los árboles grandes (dap ≥ 60 cm) (Ferreira y Laurance 1997 Laurance et ál. 2000, Rankin-de Merona y Hutchins 2001). Como consecuencia, se elevan las tasas de reclutamiento de plántulas leñosas en los bordes (Sizer y Tanner 1999), y según se comprobó en mediciones de individuos con dap ≥ 10 cm, el reclutamiento está sesgado positivamente hacia familias típicas de sucesión secundaria (Laurance et ál. 1998) con una disminución de la riqueza de especies leñosas en los bordes (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003), aumenta la abundancia de especies de árboles y lianas demandantes de luz (Laurance et ál. 1997, 2001) y disminuye la biomasa del bosque a escala local (Laurance et ál. 1997). No han sido detectados cambios en la diversidad de especies leñosas por insuficiente conocimiento de la flora local (Laurance 2001b); pero sí se ha comprobado que la riqueza característica de los bosques continuos en especies de palmas declina en los fragmentos (Scariot 1999), al igual que la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de una herbácea del sotobosque (Bruna 1999, 2002; Bruna y Kress 2002). Otra conclusión que enfatizan los investigadores del proyecto tiene que ver con la influencia de las características de la matriz sobre los cambios en los fragmentos: los cambios en los bordes, por ejemplo, son atenuados por el desarrollo del bosque secundario después del abandono de las pasturas (Mesquita et ál. 1999). Finalmente, como la comparación de los procesos dinámicos entre las parcelas al interior de los fragmentos y las de control no mostró diferencias estadísticas significativas, Laurance et ál. (1998)

concluyeron que todas las diferencias relacionadas al área entre fragmentos de diferentes tamaños y las diferencias entre fragmentos y controles se debieron a los efectos de borde.

Laurance et ál. (2002) resumen los cambios observados en los fragmentos con la frase "decaimiento del ecosistema". Algunas publicaciones del BDFFP afirman que los fragmentos de bosque pueden contraerse a causa de los crecientes disturbios en sus bordes, en especial en áreas con estaciones marcadas donde ocurren incendios frecuentes en la matriz (Gascon et ál. 2000, Cochrane y Laurance 2002). Tres razones sugieren que esta afirmación no debe convertirse en un principio ecológico en lo referente a los efectos de la fragmentación en los bosques húmedos neotropicales.

La primera es que la composición funcional y las tasas de los procesos dinámicos del bosque a escala local varían mucho entre los bosques de la región libres de intervención humana conocida (ter Steege y Hammond 2001, Phillips et ál. 2004), de modo que es probable que también sus respuestas al impacto humano sean variables (Finegan y Camacho 1999). A partir de esa idea, es probable que una determinada intervención produzca cambios más fuertes en algunos tipos de bosque que en otros, por razones que dependen de las características intrínsecas de cada ecosistema. La segunda es que dentro de una determinada región, el grado de cambio en fragmentos de bosque de un determinado tamaño dependerá de varios factores, por ejemplo, del tiempo transcurrido luego de la fragmentación y del tipo de ecosistema adyacente (un punto demostrado por el BDFFP). También dependerá del contexto general del paisaje en el que se ubica el fragmento (McIntyre y Hobbs 1999); por ejemplo, si el fragmento se encuentra dentro de un paisaje variegado (un paisaje que aún retiene entre un 60% y un 90% de su cobertura original de bosque) o si se encuentra dentro de un paisaje relictual (uno que retiene menos del 10% de su cobertura original). La tercera razón es la relativa carencia de información sobre los efectos de la fragmentación. La discusión que sigue sostiene estos puntos.

Un estudio en sector sur del Corredor Biológico San Juan - La Selva, en el noroeste de Costa Rica, llevado a cabo en los bosques lluviosos de suelos de fertilidad moderada a muy baja, intentó determinar si la estructura, la composición y la diversidad del bosque fragmentado a escala local diferían entre los bordes (entre bosque y pastura formados entre 20 y 30 años antes del estudio) y los sitios de bosque a diferentes distancias de los bordes (Forero y Finegan, en revisión). El paisaje del área de estudio está fragmentado según el marco de McIntyre y Hobbs (1999); quedando alrededor del 48% de la cobertura de bosque original (Sesnie et al. 2008). En contraste con los estudios del BDFFP en la Amazonia, el conocimiento de los árboles, palmas y lianas de la flora costarricense (Hammel et ál. 2004)

permitió probar las hipótesis respectivas a la diversidad de la comunidad, los gremios y las especies individuales en este estudio.

Los resultados de este estudio no se ajustaron al escenario de decaimiento del ecosistema propuesto por el BDFFP. La vegetación de borde no se diferenció de la de los otros hábitats en su diversidad, ni en la abundancia, ni en los valores de importancia de las especies dependientes del bosque (individuos con dap ≥ 10 cm). Un resultado que sí coincidiría con un decaimiento fue que los valores de importancia de las especies arbóreas pioneras fueron mayores en las parcelas de borde que en las situadas en los otros hábitats; sin embargo, la diversidad de la comunidad y las abundancias de las especies arbóreas dependientes del bosque no mostraron diferencias entre sitios y el área basal total del bosque y la frecuencia en las clases intermedias fueron mayores en los bordes. Forero y Finegan (op. cit.) interpretaron este último resultado como una consecuencia de la regeneración inmediata de especies pioneras durables de rápido crecimiento, como respuesta a la formación del borde. Es probable que los únicos efectos “negativos” del borde encontrados sean consecuencia directa de la actividad humana en curso: la menor abundancia de dos especies de palma en las parcelas de borde, así como el mayor número de árboles cortados.

Estos investigadores concluyen que los fragmentos de bosque sin aprovechamiento o con un aprovechamiento ligero en su área de estudio muestran resiliencia a los efectos de borde, más que una degradación o decaimiento crónico en los bordes, y que es probable que su vegetación mantenga gran parte de su capacidad original para proveer bienes y servicios. Williams-Linera (1990) y Williams-Linera et ál. (1998) también llegan a conclusiones contrarias a aquellas del BDFFP sobre la base de estudios de borde en bosques lluviosos de Panamá y México.

2.2.3 Impacto de la fragmentación en la estructura, composición y diversidad de otros tipos de bosques neotropicales

En otras regiones geográficas del neotrópico el proceso de destrucción, fragmentación y simplificación de hábitats boscosos está mucho más avanzado que en la zona de estudio del BDFFP o en noroeste de Costa Rica. ¿Qué características muestra la vegetación de fragmentos de bosque en tales circunstancias? En los bosques húmedos de la zona atlántica del Brasil la intervención humana a gran escala empezó en el siglo XVI, y si bien el ritmo y la tasa de destrucción de hábitat han variado, hoy algunas áreas están deforestadas casi en su totalidad (Viana et ál. 1997). Por ejemplo, en la región de Piracicaba, del estado de São Paulo, subsiste sólo el 2% de la cobertura forestal original, la cual contiene un 0.8% de bosque primario y un 1.2% de bosque secundario, dividida en 29 y 73 parches

respectivamente, el 90% de ellos con un área menor de 50 ha (Viana et ál. 1997). Paisajes como este se han llegado a calificar como relictuales por McIntyre y Hobbs (1999), y los resultados de las investigaciones indican, como es de esperar, que los cambios en los bosques fragmentados son mucho mayores que los documentados en la Amazonia o en el noroeste de Costa Rica.

Estudios de los bosques húmedos de la costa atlántica del Brasil se han enfocado en fragmentos de bosque montano semi-deciduo y de bosque lluvioso aislados hace 50 y 100 años respectivamente. En fragmentos muy pequeños (< 15 ha) hay clara evidencia de tasas elevadas de disturbio y recambio (Oliveira-Filho et ál. 1997, Viana et ál. 1997, Tabarelli et ál. 1999), acordes con el escenario de decaimiento. Los estudios encuentran altas proporciones de árboles muertos, grandes áreas en la fase de construcción del ciclo dinámico del bosque (Whitmore 1984), áreas dominadas por lianas y bambú y altas proporciones de géneros arbóreos pioneros, como *Cecropia*, *Croton*, *Miconia* y *Solanum*. Oliveira-Filho et ál. (op. cit.) y Viana et ál. (op. cit.) encontraron en fragmentos de este tipo que los efectos de borde son marcados, en términos de tasas elevadas de reclutamiento, de crecimiento del área basal total y de concentraciones de lianas y de especies arbóreas pioneras.

Los bosques húmedos de la costa atlántica del Brasil también han brindado un estudio único que sugiere relaciones entre el área de fragmentos de bosque y las características de sus comunidades arbóreas. Tabarelli et ál. (op. cit.) compararon la estructura y la composición de las comunidades de plantas leñosas en cinco fragmentos de bosque lluvioso montano de 5, 10, 14, 370 y 7900 ha, mediante el uso de listas de especies compiladas por otros estudios. El área de los fragmentos presentó relaciones estadísticamente significativas con la proporción de especies arbóreas en diferentes gremios de dispersión, categorías de alturas de adultos y gremios de regeneración (tolerante/intolerante). En los fragmentos menores se encontraron tendencias generales, como una mayor proporción de especies con dispersión abiótica, de especies que llegan al dosel del bosque cuando adultas y de especies juveniles intolerantes a la sombra. Tabarelli et ál. (op. cit.) identificaron, además, un subgrupo “rústico” de especies arbóreas intolerantes a la sombra y encontraron una alta correlación negativa (r de Spearman = -0.93 y $p < 0.05$) entre el área de los fragmentos y la proporción de las especies de este subgrupo en la lista general. Los resultados de este estudio se ajustan a predicciones de un decaimiento del ecosistema y que este es mayor en fragmentos de menor tamaño. Este resultado se puede asociar al largo período que han pasado los remanentes de bosque en estado fragmentado, así como al tamaño pequeño de los fragmentos y a la poca cobertura

total de bosque en el paisaje en general; potencialmente representa el estado al que llegarán los bosques en paisajes hoy menos intervenidos, a menos que el proceso de intervención se detenga.

2.3 La fragmentación y la viabilidad de las poblaciones de especies arbóreas

La declinación de la población de muchas especies arbóreas hasta su extinción es un asunto subyacente en la discusión de las consecuencias de la destrucción y fragmentación del hábitat. Hay diferentes intentos de afrontar el desafío de predecir este proceso, basados en diferente proporción en el conocimiento actual de dinámica de poblaciones y ecología reproductiva, los factores que afectan la viabilidad de las poblaciones de especies arbóreas en paisajes fragmentados.

2.3.1 Estructura y dinámica de poblaciones

En los mismos fragmentos estudiados por Forero y Finegan (op. cit., sección 2.2.2), Gallego y Finegan (2004) determinaron los tamaños de población y estructura de 23 especies arbóreas; incluyendo 15 que enfrentan potencialmente una declinación de su población o la extinción local por la intervención humana - situación definida principalmente sobre la base de su baja abundancia, dependencia de dispersores de semillas vertebrados y crecimiento lento (Martini et ál. 1994, Finegan et ál. 2004), ocho heliófitas cuya regeneración es favorecida por la extracción de madera, los efectos de borde y la sucesión secundaria (Finegan 1992, 1996) fueron utilizadas como control. La tolerancia o no a la sombra no fue considerada como un factor de vulnerabilidad; seis de las 15 especies consideradas como vulnerables están clasificadas como demandantes de luz, mientras que las nueve restantes están clasificadas subjetivamente como generalistas. Se midieron todos los individuos con dap ≥ 5 cm, registrando también sus características relacionadas a fuste y copa en 25 PMP de 2 ha cada una, excluyendo patios de acopio y zonas inundables. Este amplio censo resultó en una evaluación preliminar del estatus de la población de las especies potencialmente amenazadas y - con información complementaria de su distribución geográfica - permitió asignarlas a categorías de vulnerabilidad a la fragmentación y extracción forestal como una base para su manejo. Los resultados revelaron que siete de las especies clasificadas inicialmente como vulnerables tuvieron abundancias inferiores a un árbol por ha, y que debían ser consideradas localmente raras según el criterio de Pitman et ál. (1999); estas especies tuvieron poblaciones con estructuras horizontales planas y de jota invertida, ambas representantes de poblaciones viables pero con diferentes velocidades de crecimiento de los individuos juveniles (Condit et ál. 1998). Cuatro de las especies vulnerables clasificadas como tolerantes a la sombra no mostraron la estructura poblacional

esperada (jota invertida), siendo dos de ellas especies raras. Si bien es necesario más trabajo para determinar si los resultados están relacionados a los efectos de fragmentación en la ecología reproductiva, aunque al menos los análisis de las características de copa y fuste de los individuos de las especies vulnerables no indicaron que sus poblaciones estuvieran sufriendo tasas altas de daños en estos fragmentos.

Otro estudio en la misma zona de trabajo evaluó el efecto de la fragmentación sobre la densidad de plantas y herbivoría en fragmentos de bosque y bosque continuo de *Quararibea ochrocalyx* (Bombacaceae) (Flores-Llampa 2004). Si bien los resultados no evidenciaron diferencias en la densidad de los individuos adultos (dap ≥ 5 cm), sí mostraron que la densidad de plantas juveniles (dap < 5 cm y altura > 2 m) fue menor en los fragmentos, así como la tasa de herbivoría. Este resultado incide en la variabilidad específica de respuestas a la fragmentación.

2.4 Polinización, fecundidad y dispersión de semillas

Varios factores específicos asociados con la ecología reproductiva de las especies arbóreas las hacen especialmente vulnerables a la destrucción y fragmentación de hábitat, incluyendo su sistema de compatibilidad, su limitada capacidad de dispersión y su dependencia de la interacción con la fauna, la que puede ser también afectada por el cambio del paisaje.

Es aceptado ampliamente que las interacciones planta-animal son factores fundamentales en la ecología reproductiva de las especies arbóreas tropicales, tanto para su polinización como para la dispersión de semillas. Las características de tipo sexual y de grado de auto-incompatibilidad que determinan los sistemas de reproducción en las especies arbóreas tropicales promueven la alogamia (ej. Kress y Beach 1994, Nason 2002, Ward et ál. 2005) y el traslado de polen de un árbol a otro es asegurado en la gran mayoría de las especies por algún vector animal (ej. Bawa et ál. 1985), promoviendo el intercambio de genes entre individuos situados en hábitats heterogéneos distantes unos de otros (Ward et ál. 2005).

También la dispersión de semillas es dependiente de la participación animal en la mayoría de situaciones (Terborgh et ál. 2002). Muchos autores han predicho que la fragmentación del bosque y - en el caso de la dispersión de semillas - la reducción de la riqueza y abundancia de los vertebrados por la cacería, reducirá la fecundidad de los árboles, lo cual impactaría los procesos demográficos en las poblaciones de sus especies, y reduciría la regeneración exitosa a partir de semillas (Laurance 1999, Guariguata et ál. 2002). Janzen y Vásquez-Yanes (1991) predijeron que la intensidad de la depredación de semillas antes y después de la dispersión declina en un paisaje con el aumento de la destrucción del hábitat,

tanto porque las especies pioneras, cuyos frutos y semillas son por lo general pequeños y poco atractivos para los vertebrados de bosques maduros, son más abundantes, o porque las poblaciones de vertebrados declinan en los paisajes con una matriz dominada por las actividades humanas, con independencia de la disponibilidad de alimento.

Son varios los factores asociados con estas predicciones. Mayores distancias entre los árboles reproductivos y la mayor intensidad y severidad de la modificación de hábitat pueden reducir el movimiento de polen, especialmente si se combinan con la reducción del tamaño de la población por la pérdida de hábitat o aprovechamiento selectivo. Este tipo de impacto es exacerbado por la reducción de la abundancia y cambio en los patrones de alimentación de potenciales polinizadores y dispersores, así como por cambios en la composición de las comunidades de estos organismos. Las maneras en las cuales se manifiestan los efectos de estos cambios son muchas: simplemente puede reducirse la producción de semillas porque llega menos cantidad de polen a un árbol determinado; pero también puede reducirse la producción y viabilidad de semillas y el desempeño de la progenie causados por el aumento de la endogamia o de la auto-polinización. Las especies arbóreas son muy vulnerables a la depresión por endogamia, a causa de sus fuertes cargas de alelos recesivos deletéreos (Park y Fowler 1982, Sim 1984, Griffin 1991, Ledig 1992, Williams y Savolainen 1996).

Varios estudios en paisajes tropicales de bosques secos fragmentados o relictuales sugieren que la fecundidad se reduce porque la situación del paisaje limita el movimiento de polen entre árboles reproductivos de especies auto-incompatibles. En el noroeste argentino, Aizen y Feinsinger (1994) documentaron la disminución de granos de polen transferidos a las flores de individuos de tres especies leñosas (*Cercidium australe* y *Prosopis nigra,* Fabaceae, y *Atamisquea emarginata*, Capparaceae) atribuible a la fragmentación del bosque, así como la consecuente disminución de producción de frutos y semillas en dos de ellas; en Australia, Cunningham (2000) demostró también la relación entre la disminución de flujo de polen en individuos de *Acacia brachybotrya* y *Eremophila glabra* (Fabaceae) ubicados en remanentes de bosque y la reducción de la producción de frutos; y Rocha y Aguilar (2001), en Costa Rica, mostraron también la relación entre la disminución de la deposición de polen, la producción de frutos y el número de semillas por fruto en árboles de *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae) fuera del bosque. Finalmente, Ghazoul y McLeish (2001) relacionaron el éxito relativo de la polinización y la producción de frutos por árboles de *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) con el tamaño del fragmento donde estuvieron ubicados los individuos, y con el cambio en los hábitos de forrajeo de sus polinizadores, abejas del género *Trigona*.

Otros estudios en paisajes aparentemente similares muestran que la fragmentación no siempre causa reducción en la fecundidad de los árboles. Cascante et ál. (2002) no encontraron diferencias en el éxito reproductivo de individuos aislados de *Samanea saman* (Fabaceae) respecto a otros individuos ubicados en poblaciones continuas en el bosque seco de Costa Rica, pero sí una reducción del vigor y de la variación genética de la progenie proveniente de los individuos aislados relacionada al aumento de su coeficiente de endogamia. Fuchs et ál. (2003) condujeron un estudio similar en la misma región, pero enfocado en la especie arbórea *Pachira quinata* (Bombacaceae); aunque la proporción de flores que produjo frutos en la población continua fue mayor, no hubo diferencia entre la producción total de frutos de estos individuos y los aislados puesto que estos últimos tendieron a producir más flores.

Aunque los estudios varían en su sensibilidad (Lowe et ál. 2005), parece prudente considerar que los efectos de la fragmentación y destrucción del hábitat en la ecología reproductiva de los árboles son específicos para las especies individuales y para las comunidades de polinizadores (Aizen y Feinsinger 1994, Roubik 1989, Dick 2001, White et ál. 2002, Quesada et ál. 2004). En particular, la severidad de la modificación del hábitat y las distancias entre individuos contribuyen a la variabilidad de la polinización: Lowe et ál. (2005) compararon la fuerte evidencia de diferenciación genética por el aislamiento en dos estudios (Hall et ál. 1994, 1996) que examinaron árboles en fragmentos de bosque separados por decenas de kilómetros, mientras que otros dos (White et ál. 2002, Dick et ál. 2003) enfatizaron, usando análisis de paternidad, la existencia de una red extensa de flujo de polen entre individuos separados por distancias menores de 10 km, en las cuales los árboles aislados asumieron una función clave en el mantenimiento de flujo de genes.

Es importante considerar otros factores, como la posibilidad de que las funciones de los polinizadores nativos sean complementadas por organismos provenientes de la matriz en paisajes dominados por la actividad humana, y que existan consecuencias ecológicas del cambio del paisaje que influencien la fecundidad de los árboles de maneras que tal vez compensen los cambios en la polinización. Otros resultados del BDFFP ilustran estas posibilidades. El estudio de De Oliveira (2001) mostró que las abejas melipónidas y euglosinas muestran una mayor riqueza de especies en bosques continuos que en fragmentos o pasturas. Once especies de bosques estuvieron ausentes de los fragmentos, mientras otras cuatro fueron encontradas sólo en pasturas, asumiéndose estas últimas como invasoras provenientes de hábitats agrícolas. El de Dick (2001) sobre ecología reproductiva de *Dinizia excelsa* (Fabaceae), árbol emergente de bosque primario, que comparó individuos reproductivos en pasturas, fragmentos de bosque y bosque continuo,

puede ser interpretado en el marco de los impactos de la fragmentación en las comunidades de polinizadores. En el bosque continuo sólo se observaron insectos nativos (abejas Meliponini, avispas depredadoras y escarabajos pequeños) en las copas de los árboles en floración, mientras que las de los árboles aislados en pasturas fueron visitadas casi exclusivamente por abejas melíferas africanas (*Apis mellifera scutellata*). Ambos grupos de insectos fueron encontrados en las copas de los árboles en fragmentos de bosque de 10 ha y 100 ha, aunque las abejas africanas fueron predominantes. Dick (op. cit.) concluyó que la co-ocurrencia de abejas nativas y exóticas sugiere que las últimas no están desplazando a las nativas como polinizadoras y que su presencia en los árboles de pasturas refleja, simplemente, que su capacidad para cubrir distancias grandes sobre hábitats agrícolas es mayor que la de las abejas nativas. Los análisis genéticos mostraron que las tasas de intercambio de polen permanecieron altas en árboles aislados (cerca del 95%), aunque en ellos la auto-fertilización fue 10% mayor que en los árboles de los otros dos hábitats. Notablemente, los árboles en pasturas y fragmentos fueron más fecundos que aquellos en bosques continuos, produciendo más del triple del número de semillas, sin diferencias evidentes entre los dos hábitats antropogénicos. El número de semillas por fruto no varió entre hábitats. El incremento de la fecundidad fue interpretada por Dick (op. cit.) como una consecuencia de la menor competición por recursos (luz) enfrentada por los árboles en pasturas en comparación con los ubicados en los fragmentos.

El trabajo en el noreste de Costa Rica apoya la conclusión de que aún en ciertos escenarios de fragmentación se mantiene el movimiento de polinizadores y el flujo de genes de especies arbóreas. Debido a que el dioicismo obliga a la alogamia, Rodríguez (2001) planteó la hipótesis de que las especies que muestran este sistema sexual serían especialmente vulnerables a la reducción de su fecundidad en paisajes fragmentados. Sin embargo, encontró que la producción de frutos y la viabilidad de las semillas de dos especies dioicas (*Virola koschnyi* y *Simarouba amara*) no se redujo en fragmentos madereados (de 117 y 137 ha) en relación con el bosque continuo (EBLS). Rodríguez consideró que uno de los factores subyacentes a este resultado fue la permanencia en el paisaje de polinizadores capaces de moverse al menos 300 m sobre pasturas y áreas semi urbanas. En un estudio posterior enfocado en *Dipteryx panamensis* (Fabaceae), una especie hermafrodita, Hanson et ál. (2008) determinaron mediante marcadores moleculares el aumento de la longitud de los movimientos de polen en función a la progresiva fragmentación de los hábitats donde se ubicaron las poblaciones evaluadas: bosque continuo (EBLS) (240 m), fragmentos de bosque (343 m), pasturas adyacentes a los fragmentos (317 m) y pasturas distantes (557 m como media, máxima de 2.3 km), pero

también una mayor varianza en la frecuencia de movimientos de polen relacionada a la alteración del hábitat, lo que sugiere la alteración de las condiciones de polinización. Estos autores comprobaron la disminución de las tasas de intercambio de polen en los árboles adultos en pasturas, la disminución de la diversidad genética y la mayor autocorrelación espacial entre su progenie, así como un flujo de polen asimétrico entre las pasturas y los fragmentos de bosque adyacentes; concluyendo que la dispersión de polen a largas distancias contribuye al flujo genético de *D. panamensis* en este paisaje fragmentado, pero que las poblaciones en pasturas tienen un riesgo de erosión genética a largo plazo.

Los estudios del impacto de la fragmentación en los procesos de diseminación de semillas también muestran una diversidad de resultados. Algunos se ajustan al escenario Janzen-Vásquez-Yanes, otros no. En el Corredor Biológico San Juan - La Selva, Guariguata et ál. (2000) compararon la remoción y el destino de las semillas de siete especies de árboles con semillas grandes en un fragmento de bosque manejado sujeto a la presión por cacería y en un área de bosque intervenida pero bajo protección estricta dentro de la EBLS. De acuerdo con el escenario Janzen-Vásquez-Yanes, predijeron que la remoción y la dispersión de semillas serían mayores en la EBLS, al estar este lugar libre de cacería y de otros impactos humanos sobre los vertebrados. En efecto, los patrones de remoción de semillas observados sugirieron las diferencias de composición, abundancia, actividad y preferencias de vertebrados dispersores y depredadores de semillas entre ambos lugares. Las semillas de tres especies (*Pentaclethra macroloba*, *Lecythis ampla* y *Carapa guianensis*) experimentaron tasas de remoción mucho mayores en la EBLS. Pero contrariamente a la predicción, más semillas de *Minquartia guianensis* y *Virola koschnyi* fueron removidas en el fragmento, mientras que no hubo diferencias entre ambos sitios en cuanto a la remoción de semillas de *Otoba novogranatensis* y de la palma *Welfia regia*. El número de semillas dispersadas varió entre los sitios y entre las especies, pero para el conjunto de las siete especies, el número de semillas dispersadas en la EBLS fue el doble que en el fragmento. El mismo patrón (mayor consumo de frutos por mamíferos en bosque continuo) fue documentado por Flores-Llampa (2004) para *Quararibea ochrocalyx.* En el mismo paisaje, Guariguata et ál. (2002) observaron que la remoción de semillas de *Dipteryx panamensis* fue mayor en tres fragmentos de bosque (140 - 350 ha) que en la EBLS, mientras que la remoción de semillas de *Carapa guianensis* fue alta en ambas condiciones. Más semillas de *Dipteryx* fueron dispersadas en la EBLS que en los fragmentos, pero la tendencia para *Carapa* fue inversa. Como en el caso de la polinización, los resultados de la investigación sugieren un fuerte grado de individualidad de los efectos de la dispersión de semillas en las especies y en los sitios, una diversidad que es dependiente de la fenología reproductiva, las

características de las diásporas y la abundancia de dispersores y depredadores de semillas en los fragmentos.

Los resultados de la investigación relacionados a la ecología reproductiva de las especies arbóreas sobre las comunidades de plantas y las poblaciones de especies tropicales, al igual que con los otros impactos de la fragmentación, nos muestran la riqueza y complejidad del comportamiento del sistema. Al mismo tiempo, esta riqueza y complejidad señalan con claridad que el manejo para la mitigación de los efectos de la fragmentación necesita basarse tanto en el conocimiento de los principios generales como en la capacidad para evaluar y adaptar.

Literatura citada

Aizen, MA; Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351.

Bawa, KS; Perry, DR; Beach, JH. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am J Bot* 72: 331-345.

Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conserv Biol* 12: 380-389.

Benítez-Malvido, J. 2001. Regeneration in Tropical rainforest fragments. *In* Bierregaard, RO Jr.; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 136-145.

Benítez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conserv Biol* 17: 389-400.

Bennett, AF. 1998. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Cambridge. IUCN Forest Conservation Programme. 254 p.

Bierregaard, R; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. 478 p.

Boshier, DH. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? *In* Schroth, G; Fonseca, GAB da, Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, H; Izac, A. Eds. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Washington, DC. Island Press. p. 290-313.

Bruna, EM. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.

Bruna, EM. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132(2): 235-243.

Bruna, EM; Kress, WJ. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conserv Biol* 16: 1256-1266.

Cascante, A; Quesada, M; Lobo, JJ; Fuchs, EA. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv Biol* 16: 137-147.

Cochrane, MA; Laurance, WF. 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J Trop Ecol* 18: 311-325.

Condit, R; Sukumar, R; Hubbell, S; Foster, RB. 1998. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a Tropical tree community. *Am Nat* 152(4): 495-509.

Cunningham, SA. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc R Soc Lond* 267: 1149-1152.

de Oliveira, ML. 2001. Stingless bees (Meliponini) and orchid bees (Euglossini) in terra firme tropical forests and forest fragments. *In* Bierregaard, RO Jr.; Gascon, C;

Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 208-218.
Dick, CW. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc R Soc Lond B* 268: 2391-2396.
Dick, CW; Etchelecu, G; Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol Ecol* 12: 753-764.
Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Syst* 34: 487-515.
Ferreira, LV; Laurance, WF. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conserv Biol* 11: 797-801.
Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *For Ecol Manage* 47: 295 - 321.
Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends Ecol Evol* 11: 119-124.
Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *For Ecol Manage* 121: 177-189.
Finegan, B; Hayes, J; Delgado, D; Gretzinger, S. 2004. Monitoreo ecológico del manejo forestal en el trópico húmedo: una guía para operadores forestales y certificadores con énfasis en Bosques de Alto Valor para la Conservación. San José, CR. WWF Centroamérica, CATIE, OSU. 116 p.
Flores-Llampa, B. 2004. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) en el bosque húmedo de Costa Rica. Turrialba, CR. Tesis Mag. Sc. CATIE. 58 p.
Forero, A; Finegan, B. En revisión. Rain forest edges show high resilience to edge effects in northern Costa Rica.
Fuchs, EJ; Lobo, JA; Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv Biol* 17: 149-157.
Gallego, B; Finegan, B. 2004. Evaluación de enfoques para la definición de especies arbóreas indicadoras para el monitoreo de la biodiversidad en un paisaje fragmentado del Corredor Biológico Mesoamericano. *Recursos Naturales y Ambiente* 41: 49-61.
Gascon, C; Williamson, GB; da Fonseca, GAB. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
Ghazoul, J; McLeish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol* 153: 335-345.
Griffin, AR. 1991. Effects of inbreeding on growth of forest trees and implications for management of seed supplies for plantation programmes. *In* Bawa, KS; Hadley, M. Eds. Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere Series, vol 7. Paris. UNESCO and Parthenon Publishing. p. 355-374.
Guariguata, MR; Arias-Le Claire, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34(3): 405-415.
Guariguata, MR; Rosales-Adame, JJ; Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively-logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conserv Biol* 14: 1046-1054.
Hall, P; Chase, MR; Bawa, KS. 1994. Low genetic variation but hight population differentiation in a common forest species. *Converv Biol* 8: 471-482.
Hall, P; Walker, S; Bawa, KS. 1996. Effects of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecolobium elegans*. *Conserv Biol* 10: 757-768.
Hammel, BE; Grayum, MH; Herrera, C; Zamora, N. Eds. 2004. Manual de plantas de Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, CR. INBio.

Hanson, TR, Brusnfeld, SJ; Finegan, B; Waits, L. 2008. Pollen dispersal and genetic structure of the tropical tree *Dipteryx panamensis* in a fragmented Costa Rican landscape. *Mol Ecol* 17: 2060-2073.

Janzen, DH; Vázquez-Yanes, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands, *In* Gómez-Pompa, A; Whitmore, TC; Hadley, M. Eds. Rain forest regeneration and management. Man and Biosphere Program, Vol. 6. UNESCO, París. p. 137-157.

Kress, WJ; Beach, JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. In McDade, LA; Bawa, KS, Hespenheide, HA; Hartshorn, GS. Eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago, University of Chicago. pp. 161-182.

Laurance, WF. 1999. Introduction and synthesis. *Biol Conserv* 91: 101-107.

Laurance, WF. 2001a. Fragmentation and plant communities: Synthesis and implications for landscape management. *In* Bierregaard, RO Jr.; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University. p. 158-167.

Laurance, WF. 2001b. The hyper-diverse flora of the central Amazon: an overview. *In* Bierregaard, RO Jr.; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University. p. 47-53.

Laurance, WF; Bierregaard, RO. Eds. 1997. Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Chicago, University of Chicago. 616 p.

Laurance, WF; Delamônica, P; Laurance, SG; Vasconcelos, HL; Lovejoy, TE. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.

Laurance, WF; Ferreira, LV; Rankin-de Merona, JM; Laurance, SG; Hutchings, RW; Lovejoy, TE. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv Biol* 12: 460-464.

Laurance, WF; Gascon, C; Rankin-de Merona, J. 1999. Predicting effects of habitat destruction on plant communities: a test of a model using Amazonian trees. *Ecol Appl* 9: 548-554.

Laurance, WF; Laurance, SG; Ferreira, LV; Rankin-de Merona, JM; Gascon, C; Lovejoy, TE. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117-1118.

Laurance, WF; Lovejoy, TE; Vasconcelos, HL; Bruna, EM; Didham, RK; Stouffer, PC; Gascon, C; Bierregaard, RO, Laurance, SG; Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* 16: 605–618.

Laurance, WF; Pérez-Salicrup, D; Delamonica, P; Fearnside, P; D'Angelo, S; Jerozolinski, A; Pohl, L; Lovejoy, T. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.

Ledig, FT. 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. Oikos 63:87-108.

Lowe AJ; Boshier D; Ward M; Bacles CFE; Navarro C. 2005. Genetic resource loss following habitat fragmentation and degradation; reconciling predicted theory with empirical evidence. *Heredity* 95: 255−273.

Martini, AMZ; Rosa, AN de; Uhl, C. 1994. An attempt to predict which Amazonian trees species may be threatened by logging activities. *Environ Conserv* 21: 152-162.

McIntyre, S; Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conserv Biol* 13: 1282-1292.

Mesquita, RCG; Delamônica, P; Laurance, WF. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 91: 129-134.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10: 58-62.

Nason, JD. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. Comp. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago, CR. LUR. p. 299-327.

Oliveira-Filho, AT; Mello, JM; Scolforo, JRS. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecol* 131: 45-66.

Park, YS; Fowler, DP. 1982. Effects of inbreeding and genetic variances in a natural population of tama-rack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) in eastern Canada. *Silvae Genetica* 31: 21-26.

Phillips, OL; Baker, TR; Arroyo, L; Higuchi, N; Killeen, TJ; Laurance, WF; Lewis, SL; Lloyd, J; Malhi, Y; Moteaguado, A; Neill, DA; Núñez Vargas, P; Silva, JNM; Terborgh, J; Vásquez Martínez, R; Alexiades, M; Almeida, S; Brown, S; Chave, J; Comiskey, JA; Czimczik, CI; Di Fiore, A; Erwin, T; Kuebler, C; Laurance, SG; Nascimento, HEM; Olivier, J; Palacios, W; Patiño, S; Pitman, NCA; Quesada, CA; Saldias, M; Torres Lezama, A; Vinceti, B. 2004. Patterns and process in Amazon tree turnover, 1976 – 2001. *Phil Trans R Soc Lond* 359: 381-407.

Pitman, NCA; Terborgh, J; Silman, MR; Nuñez V, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651 - 2661.

Quesada, M; Stoner, KE; Lobo, JA; Herrerías-Diego, Y; Palacios- Guevara, C; Munguía-Rosas, MA; O-Salazar, KA; Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.

Ramos, Z. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis (Mag. Sc.). CATIE, Turrialba, CR. 114 p.

Rankin-de Merona, JM; Hutchings, RW. 2001. Deforestation effects at the edge of an Amazonian forest fragment: tree mortality, damage, and recruitment. *In* Bierregaard, RO Jr.; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven, Yale University. p. 107-120.

Rocha, OJ; Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *Am J Bot* 88: 1607-1614.

Rodríguez, JM. 2001. Producción de frutos de *Virola koschnyi* Warb. y *Simarouba amara* Aubl., en un paisaje fragmentado de la zona Norte de Costa Rica . *Revista Forestal Centroamericana* 34: 52-56.

Roubik, DW. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. New York, Cambridge University. 514 p.

Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *J Ecol* 87: 66-76.

Schelhas, J; Greenberg, R. Eds. 1996. Forest patches in tropical landscapes. Washington, DC, Island Press. 426 p.

Sim, BL. 1984. The genetic base of *Acacia mangium* Willd. in Sabah. *In* Barnes, RD; Gibson, GL. Eds. Provenance and genetic improvement strategies in tropical forest trees, Mutare, Zimbabwe, April 1984. Commonwealth Forestry Institute, Oxford and Forest Research Centre, Harare. pp. 597-603.

Sizer, N; Tanner, EVJ. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biol Conserv* 91: 135-142.

Tabarelli, M; Mantovani, W; Peres, CA. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane atlantic forest of southeastern Brazil. *Biol Conserv* 91: 119-127.

ter Steege, H; Hammond, DS. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82: 3197-3212.
Terborgh, J; Pitman, N; Silman, M; Schichter, H; Núñez, P. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. *In* Levey, DJ; Silva, WR; Galetti, M. Eds. Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. Oxford, CABI. p. 1 – 18.
Viana, VM; Tabanez, AAJ; Batista, JL. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. *In* Laurance, WF; Bierregaard, RO. Eds. Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Chicago. University of Chicago. p. 351-365.
Ward, M; Dick, CW; Gribel, R; Lowe, AJ. 2005. To self, of not to self ... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity* 95: 246-254.
White, GM; Boshier, DH; Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *PNAS* 99:2038-2042.
Whitmore, TC. 1984. Tropical rain forests of the Far East, 2nd ed. Oxford. Clarendon. 352 p.
Whitmore, TC. 1990. An introduction to tropical rain forests. Oxford. Clarendon. 226 p.
Williams, CG; Savolainen, O. 1996. Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy. *Forest Science* 42: 102-117.
Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J Ecol* 78: 356-373.
Williams-Linera, G; Domínguez-Gastelú, V; García-Zurita, ME. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conserv Biol* 12: 1091-1102.

3 Efectos de borde en los patrones de abundancia y riqueza de la regeneración de especies leñosas y palmas en fragmentos de bosque húmedo tropical de la zona atlántica de Costa Rica

RESUMEN. El objetivo de este estudio fue profundizar el conocimiento de los efectos de borde en la composición y diversidad de la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de especies leñosas y palmas en cinco remanentes de bosque muy húmedo tropical (40 ha - 202 ha) bajo conservación y aprovechamiento forestal. Los remanentes, formados hace más de 20 años, están bajo conservación o aprovechamiento forestal, y se sitúan en la zona sur del Corredor Biológico San Juan La Selva (noroeste de Costa Rica), un paisaje fragmentado ocupado en un 50% por pasturas y cultivos comerciales. Estudios previos enfocados en individuos con dap ≥ 10 cm revelaron que la vegetación de estos remanentes conserva sus principales características de dinámica, composición y diversidad, teniendo una recuperación efectiva de los hábitats de borde debido al incremento de la densidad y área basal de árboles de heliófitas durables, sin detrimento de familias y especies de crecimiento lento y afines a hábitats de bosque maduro; la reducción de la abundancia de tres especies de palmas en los hábitats de borde fue asumida como una consecuencia de la actividad humana actual.

La abundancia de individuos con altura entre 20 cm y 130 cm en 34 parcelas de 54m² distribuidas en tres hábitats (5-30 m, 150 m y 300 m o más del borde), fue analiza siguiendo criterios que pudieran evidenciar patrones de respuesta a efectos de borde. Los resultados revelaron patrones inversos de respuesta de la abundancia de leñosas arbóreas y palmas a la distancia al borde, siendo las primeras más abundantes en este hábitat. Entre las especies arbóreas, las generalistas y las de velocidad moderada de crecimiento fueron las responsables de esta respuesta, congruente con el proceso de recuperación de este hábitat, mientras que la abundancia de las especies de heliófitas durables no difirió entre hábitats. La abundancia de individuos de una familia típica de hábitats disturbados fueron mayores en los bordes, pero esto no implicó un patrón inverso en las familias asociadas a hábitats de bosque maduro ni de las especies dependientes de bosque. Ninguna de las especies cuya abundancia pudo ser analizada estadísticamente por contar con un número suficiente de individuos fue menos abundante en el borde, a excepción de una palma de sotobosque (*Asterogyne martiana*).

Si bien la media del número de especies de leñosas arbóreas y palmas tuvo un comportamiento similar al de la abundancia de individuos de estos grupos, los índices de diversidad alfa no mostraron respuestas a la distancia al borde, y los diferentes hábitats no mostraron diferencias en su composición específica. En general, hubo una reducida

proporción de taxones de heliófitas (como lianas y especies arbóreas caracterizadas como tales) en todos los hábitats, resultado congruente con el bajo porcentaje de apertura de dosel medido tanto en los bordes como en los hábitats intermedio e interior.

Los resultados confirman que estos fragmentos de bosque conservan su composición y diversidad florística en la categoría de tamaño evaluada y que, al menos en lo que se refiere a los grupos estudiados, las condiciones para el reclutamiento permiten la continuación del proceso de recuperación de hábitats de borde. El manejo del bosque debe tomar en cuenta la particular composición de las diferentes categorías de tamaño de estos hábitats para favorecer este proceso.

PALABRAS CLAVE: fragmentación; efecto de borde; composición florística; riqueza florística; diversidad florística; Corredor Biológico San Juan La Selva; bosque muy húmedo tropical; Costa Rica.

3.1 Introducción

El aislamiento de un fragmento de bosque provoca cambios en su interior, como consecuencia del aislamiento de otros hábitats similares, la reducción del área de hábitat y los efectos de borde (Bennett 1998). Estos últimos, una de las consecuencias mejor estudiadas de la fragmentación de bosques (Harper et ál. 2005), ocurren cuando la transición entre dos ecosistemas adyacentes ocurre en un límite o borde abrupto y bien definido (Murcia 1995). Los efectos de borde modifican la comunidad y los procesos ecológicos del bosque, por cambios en las gradientes ambientales (efectos abióticos), las respuestas de las especies al hábitat de borde (efectos bióticos directos) y los procesos ecológicos como la depredación, polinización y dispersión de semillas (efectos bióticos indirectos) (Murcia 1995), así como por la invasión de especies (Zuidema et ál. 1997).

La demostración de los efectos de borde en la composición y estructura de la comunidad arbórea, tanto en su magnitud como en su alcance espacial, ha sido un tema común en los estudios de fragmentación (Harper et ál. 2005). La mayor parte de la información disponible respecto a estos efectos en fragmentos de bosques tropicales de bajura ha sido producida por el Programa de Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque (BDFFP por sus siglas en inglés) establecido en la Amazonia brasileña, cuyos resultados han sido sintetizados por Bierregaard et ál. (2001) y Laurance et ál. (2002). Entre los principales resultados de los estudios de parcelas permanentes de muestreo (PPM) de individuos con dap ≥ 10 cm están el aumento de las tasas de mortalidad, daño y recambio a distancias del borde menores de 60 m (Laurance et ál. 1998, Rankin-de Merona y Hutchings 2001); el aumento de la tasa de reclutamiento en los bordes de individuos de familias asociadas a hábitats disturbados

(Annonaceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae y Malpighiaceae) más no la de individuos de familias de crecimiento lento asociadas a bosques primarios (Burseraceae, Chrysobalanaceae, Lecythidaceae y Sapotaceae) (Laurance et ál. 1998); y el aumento de la mortalidad de árboles con dap > 60 cm en los bordes, lo cual produce una fuerte reducción de la biomasa de los fragmentos y el aumento de la abundancia de especies de árboles demandantes de luz y lianas (Laurance et ál. 1997, 2001), siendo éste más acentuado en los bordes con pasturas que en los bordes con bosques secundarios (Mesquita et ál. 1999).

Los resultados de los estudios del BDFFP relacionados a plántulas y latizales muestran las mismas tendencias, como el aumento de las tasas de reclutamiento y crecimiento de plántulas cerca a los bordes después del aislamiento de fragmento (Sizer y Tanner 1999); reclutamiento que si bien no está dominado por especies pioneras, tiene una menor riqueza de especies leñosas en los bordes y mayor similitud de la composición entre los fragmentos que entre los fragmentos y el bosque continuo (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Los estudios de este programa no han detectado cambios en la diversidad de especies leñosas por razones metodológicas – el conocimiento de la flora local que supone la identificación botánica de cada individuo – aunque sí han hallado una disminución de la riqueza de especies de palmas características de bosque continuo en los fragmentos más pequeños (Scariot 1999), así como de la germinación de semillas (Bruna 1999) y establecimiento de plántulas de una herbácea de sotobosque (Bruna 2002, Bruna y Kress 2002) y un aumento en la magnitud del daño por herbivoría en plántulas de especies de una familia característica de bosque primario (Benítez-Malvido et ál. 1999).

Otro proyecto de investigación a largo plazo en fragmentos de bosques tropicales de bajura es conducido en el sector sur del Corredor Biológico San Juan – La Selva (CBSJLS) en el noroeste de Costa Rica; un paisaje fragmentado que conserva el 48% de su cobertura forestal original (Sesnie et al. 2008). Dos factores de este proyecto contrastan con el BDFFP: la creación de fragmentos como consecuencia del avance de la frontera agrícola sin control científico alguno y su uso humano actual (como la extracción de madera), así como el excelente conocimiento botánico de los árboles y lianas de Costa Rica (Hammel et ál. 2004), que permite examinar hipótesis concernientes a la diversidad de comunidades y gremios, así como a especies individuales. Una primera fase de este proyecto se centró en determinar posibles efectos de borde en la estructura, composición y diversidad del bosque, utilizando PPM de individuos con dap ≥ 10 cm a diferentes distancias de los límites entre fragmentos de 20 años o más de formación y las pasturas circundantes (Forero y Finegan 2002). Contrariamente al escenario del BDFFP, los valores de diversidad o abundancia de especies arbóreas dependientes de bosque en la vegetación de borde y en otros hábitats

no fueron diferentes entre las PPM de borde y las ubicadas en el interior de los fragmentos (a 150 y 300 m o más del borde). Los valores de importancia de especies pioneras fueron mayores en las PPM ubicadas en los bordes, un resultado que podría ajustarse al escenario del BDFFP si la diversidad y abundancia de especies arbóreas dependientes de bosque no se hubiese mantenido, y si el área basal total y la densidad de individuos de tamaño intermedio no hubiesen sido también mayores en los bordes. Forero y Finegan (op. cit.) interpretan este último resultado como la consecuencia de la regeneración de heliófitas durables y generalistas después de la formación del borde. La reducción de la abundancia de dos especies de palmas (*Welfia georgii* y *Socratea exorrhiza*), la única respuesta encontrada relacionada a la distancia al borde, fue probablemente una consecuencia directa de la actividad humana actual; además concluyen que la fragmentación de estos bosques no ha causado reducción de su riqueza o diversidad o un cambio en su composición específica, ni siquiera en los bordes, y que en todo caso se encuentran en un estado avanzado de recuperación de las perturbaciones causadas por la formación de dichos bordes. Una evaluación que consideró dos mediciones posteriores de las mismas parcelas (Juan Carlos 2006) mostró que el reclutamiento de especies generalistas fue mayor en sitios de interior, pero que en términos generales la vegetación fue igualmente dinámica en los tres hábitats; asimismo confirmó los patrones de respuesta encontrados por Forero y Finegan (op. cit.). Asimismo, Schedlbauer et al. (2007) evaluaron la estructura de la vegetación en seis fragmentos de bosque en la misma zona de estudio (tres de los cuales fueron los mismos evaluados en los estudios citados anteriormente) mediante transectos con PPM cubriendo seis distancias al borde (0, 25, 50, 100, 150, 200 y 300 m); encontrando también que la densidad de individuos arbóreos fue mayor cerca al borde y la de palmas fue menor en dicho hábitat, y que el área basal para el total de individuos arbóreos no varió entre hábitats, aunque si fue mayor en los bordes para la categoría de tamaño entre 10 y 15 cm de dap; además, la medición de la apertura del dosel no mostró diferencias de disponibilidad de luz en el sotobosque entre los diferentes hábitats.

Aunque los hallazgos de ambos proyectos de investigación, así como los de otros estudios realizados en bosques neotropicales de bajura como por ejemplo, los realizados en México y Panamá (Williams-Linera et ál. 1998; Arroyo y Mandujano 2006, 2008; Williams-Linera 1990), sugieren que cualquier extrapolación de sus resultados a otras áreas debe ser evaluada cuidadosamente, es evidente que la fragmentación puede alterar la dinámica de la regeneración arbórea en los bordes de los fragmentos de bosque.

Este estudio continúa la investigación establecida por Forero, enfocándose en la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de especies leñosas y palmas y evaluando la

incidencia de los efectos de borde en sus atributos (abundancia, composición y riqueza de especies), así como en los patrones de distribución de formas de vida, gremios forestales, familias y especies con diferente susceptibilidad a la fragmentación.

3.2 Métodos

3.2.1 Área de estudio

El estudio fue conducido en el sector sur del CBSJLS en el noroeste de Costa Rica. El relieve de la zona oscila entre 0 y 300 msnm, predominando los suelos Ultisoles e Inceptisoles (ITCR 2004). El promedio de la temperatura del aire es 25.8 °C con pequeñas variaciones mensuales; la precipitación anual promedio es 3962 mm, la cual se distribuye a lo largo del año sin una estación seca (Sanford et ál. 1994). La vegetación primaria es bosque lluvioso tropical de bajura, con un dosel que alcanza los 35 m dominado por *Pentaclethra macroloba* y alta abundancia de palmas de subdosel (*Welfia georgii*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*) (Hartshorn y Hammel 1994, Ramos y Finegan 2006, Sesnie et al. 2008). La comunidad de sotobosque está dominada por las familias Rubiaceae, Melastomataceae y Arecaceae (Laska 1997, Rincón et ál. 1999); correspondiendo la mayoría de los individuos con altura inferior a un metro a especies leñosas, superando en número a las herbáceas (Hartshorn y Hammel 1994). El paisaje es fragmentado *sensu* McIntyre y Hobbs (1999), con sólo el 48% de la cobertura natural forestal original, la cual está inserta en un mosaico de cultivos comerciales y pasturas (Sesnie et al. 2008).

3.2.2 Selección de sitios

Se eligieron a partir de un estudio previo (Forero y Finegan op. cit.) cinco fragmentos de bosque originados a inicios de los años 80 por la conversión de los bosques aledaños a pasturas (Figura 3.1), cuatro de ellos han sido aprovechados selectivamente para la extracción de madera bajo planes de manejo forestal y uno está dedicado a actividades de turismo ambiental (Cuadro 3.1). Todos están entre 30 y 140 msnm; el fragmento 3 está ubicado sobre pendientes poco pronunciadas con suelos Inceptisoles derivados de depósitos aluviales del Cuaternario, un sustrato más fértil que las pendientes acentuadas de suelos Ultisoles altamente meteorizados derivados de materiales volcánicos que caracterizan a los fragmentos 1, 2, 4 y 5. Las pasturas colindantes a los fragmentos de bosque de la zona de estudio son heterogéneas en su estructura: todas ellas tienen árboles remanentes y algunas, cercas vivas (Schedlbauer et ál. 2007). Las condiciones de sustrato explican las diferencias en la composición florística, diversidad y riqueza entre los fragmentos encontradas por Forero y Finegan (op. cit.): en el fragmento 3 hay mayor abundancia de individuos de una familia (Tiliaceae) y especies (*Carapa guianensis* y

Minquartia guianensis) favorecidas el sustrato de mayor fertilidad, mientras que hay ausencia o menor abundancia y riqueza de individuos de familias (Burseraceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae y Sapotaceae) y especies (*Euterpe precatoria* y *Socratea exorrhiza*) asociadas con suelos de baja fertilidad y relieves ondulados.

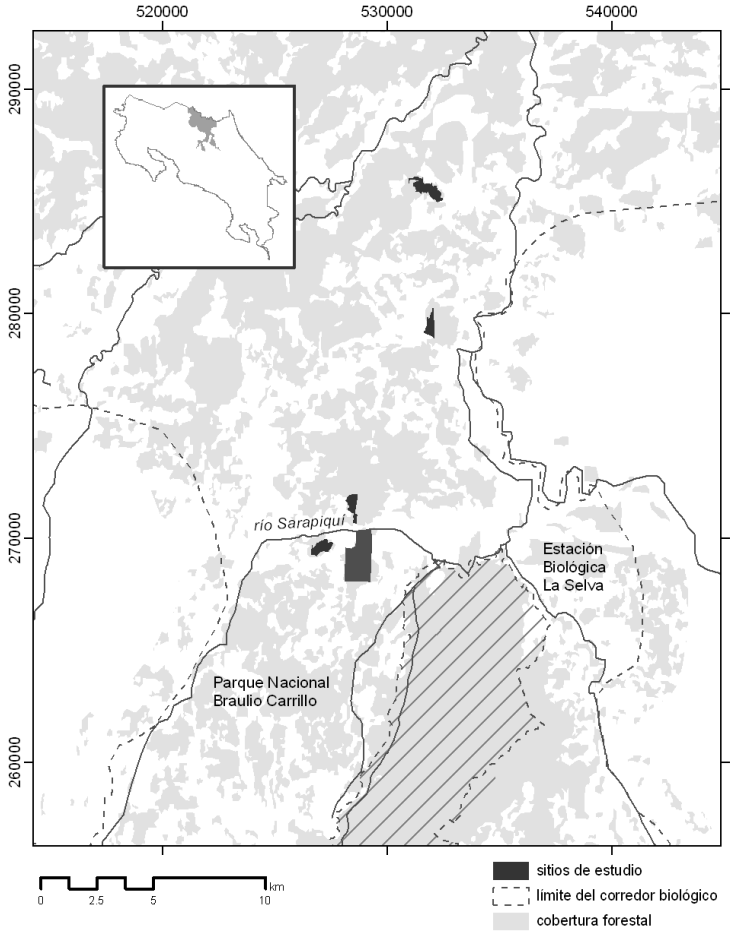

Figura 3.1. Localización de los fragmentos estudiados en el sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica, mostrando la cobertura forestal en el año 2000 (zonas grises) y las áreas bajo niveles estrictos de protección (achurado diagonal) (ITCR 2004)

Cuadro 3.1. Características de los fragmentos de bosque seleccionados y estadísticas de resumen (media ± 1 EE) fueron calculadas a partir de mediciones de individuos con dap ≥ 10 cm

fragmento	elevación (msnm)	área (ha)	tipo de suelo	pendiente media (min-max)	uso	densidad (individuos/ha)	área basal (m^2/ha)
1 Rojomaca	30	117	Inceptisol-Ultisol	12 (0-55)	AS, 2000	539 ± 20	23 ± 2
2 Paniagua 2	140	69	Ultisol	25 (0-120)	AS, 1995	567 ± 30	27 ± 2
3 Ladrillera 3	80	42	Inceptisol	2 (0-15)	AS, 2002	410 ± 17	28 ± 1
4 Ladrillera 1	70	40	Ultisol	30 (0-120)	AS, 1995	543 ± 23	30 ± 2
5 Selva Verde	70	202	Ultisol	30 (0-120)	PR	435 ± 20	29 ± 4

AS: aprovechamiento selectivo de madera y año del último aprovechamiento, PR: protección

3.2.3 Muestreo

La muestra consistió en 34 parcelas de 100 m x 20 m establecidas al azar con el lado mayor paralelo al borde del bosque, en tres hábitats: borde (5 m - 30 m del borde más cercano), intermedio (150 m del borde más cercano) e interior (300 m o más del borde más cercano). 30 parcelas fueron establecidas en un estudio previo (Forero y Finegan op. cit.) y cuatro en este estudio (2004) para reemplazar parcelas que mostraban impactos recientes de extracción maderera. Las parcelas fueron establecidas evitando zonas pantanosas, caminos y patios forestales, y dejando al menos 100 m de distancia entre ellas (Cuadro 3.2). Cada parcela contuvo seis subparcelas de 9 m² (3 m x 3 m) separadas 20 m entre sí. En cada subparcela se contaron e identificaron todos los individuos (no los clones) para obtener la abundancia por parcela de las especies de leñosas y palmas con altura > 20 cm y ≤ 130 cm; la medición de altura se realizó mediante una vara con ambas medidas marcadas. La identificación de cada individuo fue realizada en el lugar por un parataxónomo entrenado para reconocer un gran número de plantas de la zona a nivel de especie, o dando códigos repetidos a los individuos no identificados pero con características morfológicas similares (morfoespecies); muestras de los individuos no identificados fueron identificadas por Nelson Zamora en el herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) y por Orlando Vargas en la Estación Biológica La Selva de la Organización para Estudios Tropicales (OET). Se midieron condiciones relacionadas con perturbaciones naturales y aprovechamiento de madera así como variables físicas de los fragmentos. Las variables correspondientes a perturbaciones naturales y aprovechamiento de madera incluyeron el área total de claros formados por árboles caídos naturalmente o aprovechados, la distancia a caminos en un rango de 40 m alrededor de las parcelas y el número de tocones dentro de la parcela; las variables correspondientes a características físicas incluyeron el porcentaje de apertura del dosel por parcela, a partir de la moda de mediciones realizadas en cada subparcela, usando un densiómetro esférico de acuerdo a la técnica descrita por Lemmon (1956) y la pendiente de cada parcela a partir de la moda de las mediciones realizadas en cada subparcela.

Cuadro 3.2. Distribución de parcelas de muestreo en los hábitats y fragmentos seleccionados

fragmento	5 - 30 m borde	150 m intermedio	≥ 300 m interior	total
1 Rojomaca	3	3	3	9
2 Paniagua 2	2	2	2	6
3 Ladrillera 3	3	2	1	6
4 Ladrillera 1	3	3	0	6
5 Selva Verde	3	1	3	6
total	14	11	9	34

3.2.4 Análisis de datos

El agrupamiento de especies siguiendo criterios que pudieran evidenciar patrones de respuesta a efectos de borde fue la base de los análisis de densidad de individuos: forma de vida incluyó las categorías árboles, lianas y palmas; tamaño adulto incluyó sólo árboles bajo las categorías especies de sotobosque (≤ 5 m), especies de dosel intermedio (> 5 m y ≤ 25 m), de dosel (> 25 m y ≤ 35 m) y emergentes (> 35 m) *sensu* Finegan et al. (1999); velocidad de crecimiento incluyó las categorías muy lenta, lenta, moderada y rápida *sensu* Sitoe (2000); gremio forestal incluyó las categorías generalistas, heliófitas durables e intermedias *sensu* Finegan (1996) y el de dependencia de bosque incluyó sólo una (dependiente). El segundo y el tercer criterio incluyeron sólo individuos de especies arbóreas de tamaño adulto > 5 m (a excepción de *Croton schiedeanus*) (Cuadro 3.3). La lista de especies y su clasificación según los criterios mencionados figura en el Anexo 3.1.

Cuadro 3.3. Número y proporción de individuos y especies asignados a las diferentes categorías de agrupación

criterio y categorías	especies		individuos	
	N	%	N	%
forma de vida				
árboles	245	83.3	3409	73.2
palmas	18	6.1	908	19.5
lianas	31	10.5	339	7.3
total	294	100.0	4656	100.0
tamaño adulto				
sotobosque	63	25.7	1026	31.1
dosel intermedio	99	40.4	1274	37.4
dosel	34	13.9	366	10.7
emergentes	38	15.5	727	21.3
no determinado	11	4.5	16	0.5
total	245	100.0	3409	100.0
gremio forestal				
generalistas	27	38.6	711	53.8
intermedias	6	8.6	55	4.2
heliófitas durables	33	47.1	536	40.6
heliófitas efímeras *	3	4.3	18	1.4
pioneras *	1	1.4	1	0.1
total	70	100.0	1321	100.0
velocidad de crecimiento				
muy lenta	58	49.2	819	42.4
lenta	26	22.0	333	17.2
moderada	23	19.5	615	31.8
rápida	9	7.6	161	8.3
muy rápida *	2	1.7	3	0.2
total	118	100.0	1931	100.0
dependientes de bosque				
sólo árboles	63	100.0	896	100.0
todas	77	100.0	1617	100.0

* Categoría no incluida en el análisis por contar con pocos individuos

Fueron analizados la abundancia y el Índice de Valor de Importancia simplificado (IVIs) de seis familias con potencial de respuesta a los efectos de borde (Annonaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae y Sapotaceae) y diez especies de interés presentes en al menos cuatro de los cinco fragmentos (Cuadro 3.4); para el análisis de las familias se consideraron sólo individuos de especies arbóreas de tamaño adulto > 5 m (a excepción de *Croton schiedeanus*, *C. brevipes* y *Ocotea dendrodaphne*). El IVIs considera sólo la abundancia relativa y frecuencia relativa de los taxa analizados, excluyendo el área basal de la fórmula propuesta por Curtis y McIntosh (1950).

Cuadro 3.4. Familias y especies arbóreas consideradas para el estudio de patrones de distribución

familia o especie	criterios de inclusión
Burseraceae, Chrysobalanaceae y Sapotaceae	crecimiento lento
Annonaceae y Euphorbiaceae	sucesional
Lauraceae	zoocoria
Inga thibaudiana	heliófitas durables
Pourouma bicolor/minor *	intermedias
Croton schiedeanus, Brosimum lactescens, Pentaclethra macroloba, Pouteria durlandii, Tetragastris panamensis y Virola sebifera	generalistas
Asterogyne martiana y *Welfia georgii*	palmas

* Se agruparon especies del género *Pourouma*

El efecto del hábitat (distancia del borde) y del sitio (fragmento) en la densidad e IVIs fue evaluado usando análisis de varianza (ANAVA) para un diseño estadístico en bloques completos generalizados con desbalance de repeticiones dentro del bloque. El modelo incorporó covariables relacionadas con perturbaciones naturales y/o aprovechamiento de madera y con condiciones físicas de los fragmentos; cuando no aumentaron la precisión de la prueba F se eliminaron del análisis. Se utilizó la prueba de comparación múltiple LSD Fisher ($\alpha = 0.05$) para determinar diferencias significativas entre las medias de las variables a diferentes distancias del borde. En algunos casos se utilizó la transformación logarítmica sugerida por Underwood (1997) para abundancia de especies a fin cumplir con el supuesto de distribución normal de residuos del ANAVA.

El cálculo de la riqueza de especies en cada hábitat recurrió a su agrupamiento según formas de vida y tamaño adulto. Para eliminar posibles sesgos en esta variable por la diferencia de intensidad de muestreo, se empleó un tamaño fijo de muestra por hábitat (9 parcelas seleccionadas al azar). Para visualizar las diferencias de riqueza de especies entre hábitats se construyeron curvas de rarefacción especies - individuos usando 100 muestreos

aleatorios con reemplazo y fijando en ocho individuos el umbral de abundancia para especies raras según las indicaciones de Colwell (2006), que señala que ese umbral debe ser inferior al número de unidades de muestreo por hábitat. Se estimó la riqueza total de especies por hábitat utilizando tres índices no paramétricos provistos por el mismo método de cálculo, considerados como los mejores estimadores para comunidades de plántulas de especies arbóreas en el lugar de estudio por Chazdon et ál. (1998): ICE (*Incidence Coverage Estimator*), Chao 2 y Jacknife 2. Estos métodos son descritos y recomendados por Colwell y Coddington (1994), Colwell et ál. (2004) y Chao et ál. (2005) para estimar con precisión la diversidad alfa de comunidades con alta riqueza específica y acentuada proporción de especies raras. El porcentaje de esfuerzo de muestreo para cada categoría de forma de vida y tamaño adulto se obtuvo relacionando el número estimado de especies según los tres métodos mencionados y el número observado en el muestreo (S) (Moreno 2001). Dos índices basados en abundancia de proporcional, Simpson (expresado como su complemento, 1 - D) y Shannon-Wiener (H), fueron calculados para cada categoría y sus valores comparados mediante el procedimiento descrito para la abundancia de individuos, al tener estos índices una distribución normal (Magurran 1988).

La disimilitud o complementariedad florística fue estimada con el índice cuantitativo de Sørensen (Bray-Curtis) (Magurran 1988) como medida de distancia entre pares de parcelas, considerando sólo las especies presentes en dos o más parcelas. Con esta medida y el método beta flexible ($\beta = -0.25$) para la definición de los enlaces (McCune y Grace 2002) se realizó un análisis de conglomerados.

Para determinar las especies que diferencian las comunidades de individuos a diferentes distancia del borde de los fragmentos, se realizó un análisis de especies indicadoras con el método de Dufrêne y Legendre (1997) para los tres hábitats evaluados, usando 1000 muestreos aleatorios en la prueba Monte Carlo, para evaluar la precisión estadística del valor de máximo indicador definido para diferentes especies. El método combina la concentración de la abundancia de una especie en un grupo particular y la fidelidad de ocurrencia de dicha especie en dicho grupo. Este análisis consideró sólo las especies presentes en dos o más parcelas y complementó el cálculo del IVIs de cada especie.

Para determinar una posible relación entre la distribución de la abundancia relativa de especies y los efectos de borde, se construyeron curvas rango – abundancia relativa de las especies agrupadas en formas de vida para los tres hábitats evaluados siguiendo el método sugerido por Magurran (2004). Siguiendo con dicho método, los diferentes pares de curvas (borde - 150 m, borde - 300 m y 150 - 300 m) fueron comparados mediante la prueba de

Kolmogorov-Smirnov, sensible a discrepancias en la dispersión, posición y simetría de dos distribuciones (InfoStat 2008a).

Las pruebas estadísticas y el cálculo de índices de abundancia proporcional fueron realizados utilizando el programa InfoStat/P (InfoStat 2008b); mientras que las curvas de rarefacción y los índices no paramétricos fueron calculados utilizando el programa EstimateS versión 8 (Colwell 2006). Los análisis de especies indicadoras y de ordenación fueron realizados utilizando el programa PC-ORD versión 4 (McCune y Mefford 1999).

3.3 Resultados

3.3.1 Descripción de la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm

Un total de 4656 individuos con altura entre 20 cm y 130 cm de especies arbóreas, lianas y palmas (294 especies, 176 géneros y 67 familias) fueron registrados en un área acumulada de 1836 m². El 93% de los individuos fue identificado a nivel de especie, el resto fue agrupado en 34 morfoespecies en función a características morfológicas compartidas, aunque las correspondientes a los géneros *Paullinia* y *Piper*, géneros amplios y con especies difíciles de distinguir en individuos juveniles, agruparon probablemente más de una especie. Cinco individuos no pudieron ser identificados a nivel de género, por lo que fueron descartados del análisis.

Las especies arbóreas agruparon el 73% de los individuos registrados; y los de especies de palmas y lianas representaron el 20 y 7% respectivamente. Cinco familias (Fabaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Arecaceae y Lauraceae) agruparon más del 37% de las especies (Cuadro 3.5). Después de Arecaceae, con *Welfia georgi*i como la especie más abundante (11% del total de individuos y 58% del total de las palmas), las familias con mayor número de individuos fueron Rubiaceae con *Psychotria* como el género de árboles pequeños y arbustos más abundante (9%) y Fabaceae con el árbol emergente *Pentaclethra macroloba* como la especie leñosa más abundante (7%). La composición florística de la comunidad evaluada fue similar a la de la comunidad de individuos con dap ≥ 10 cm de los mismos fragmentos de estudio, siendo la mayor proporción de especies de sotobosque en la comunidad evaluada la principal y lógica diferencia entre ambas.

Los individuos de especies arbóreas se distribuyeron en 57 familias y 245 especies. Al igual que afirman Hartshorn y Hammel (1994) para la EBLS, no sólo la especie dominante de los bosques de la zona es una leguminosa, sino que la gran parte de la diversidad de especies de arbóreas se deriva de las Fabaceae, como es común en los bosques neotropicales de bajura. Estos autores explican además la particular abundancia de individuos de Rubiaceae y Lauraceae en la flora local por la contribución de especies normalmente abundantes a

altitudes mayores o por especiación. A diferencia de la comunidad de especies arbóreas con dap ≥ 10 cm, la comunidad evaluada mostró una alto número de especies de Melastomataceae (22), principalmente especies de sotobosque.

Cuadro 3.5. Número y proporción de especies e individuos de las veinte familias con mayor IVIs en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica, a partir de un muestreo de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm

	especies		individuos		
familias	número	%	número	%	IVIs
Arecaceae	18	6.1	908	19.5	23.5
Rubiaceae	21	7.1	767	16.5	20.4
Fabaceae	32	10.9	627	13.5	17.4
Piperaceae	8	2.7	195	4.2	7.9
Moraceae	9	3.1	183	3.9	7.8
Lauraceae	17	5.8	203	4.4	7.8
Melastomataceae	22	7.5	173	3.7	7.1
Burseraceae	6	2.0	141	3.0	6.7
Myristicaceae	5	1.7	115	2.5	6.3
Sapotaceae	10	3.4	114	2.4	6.0
Sapindaceae	5	1.7	98	2.1	5.5
Euphorbiaceae	9	3.1	82	1.8	4.2
Flacourtiaceae	6	2.0	60	1.3	3.7
Chrysobalanaceae	4	1.4	50	1.1	3.3
Clusiaceae	5	1.7	37	0.8	3.3
Hernandiaceae	1	0.3	64	1.4	3.2
Violaceae	3	1.0	57	1.2	3.1
Verbenaceae	4	1.4	31	0.7	2.9
Annonaceae	9	3.1	36	0.8	2.9
Icacinaceae	1	0.3	63	1.4	2.9
otras	99	33.7	652	13.8	54.1
total	294	100.0	4656	100.0	200.0

Los individuos de palmas (Arecaceae) se distribuyeron en 12 géneros y 18 especies. Las especies de palmas de sotobosque y de dosel intermedio fueron predominantes: *Geonoma*, después de *W. georgii*, fue el género que mayor número de individuos (21%) agrupó entre las palmas, este género y *Bactris* tuvieron el mayor número de especies entre las palmas (5 y 3 especies respectivamente). Las palmas de dosel, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*, agruparon una proporción marginal de individuos (5%) en relación a la comunidad de palmas con dap ≥ 10 cm (30%) (Forero y Finegan op. cit.).

Los individuos de lianas se distribuyeron en 17 familias y 31 especies. El conjunto de familias dominantes no coincidió totalmente con los que caracterizan comunidades de lianas con dap ≥ 10 cm, como suele suceder cuando se comparan diferentes clases de tamaño de este grupo de vida (Nabe-Nielsen 2001). Bignoniaceae y Fabaceae reunieron más individuos (16 y 13% respectivamente), y Sapindaceae e Icacinaceae reunieron la mayor proporción de especies (21 y 19%). Malpighiaceae, que junto con las familias nombradas, es una de las cinco familias de lianas más importantes en la EBLS (Hammel 1982) y

Dilleniaceae, la familia más importante en la comunidad de lianas con dap ≥ 10 cm en los mismos fragmentos de bosque (Forero y Finegan op. cit.), agruparon proporciones reducidas de especies (3 y 10% respectivamente) e individuos (1 y 3%). La proporción de especies de lianas respecto al total fue mayor entre los individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm (11%) que entre los individuos con dap ≥ 10 cm de los mismos fragmentos (6%) (Forero y Finegan op. cit.) pero menor que la registrada en el bosque primario de la EBLS (15%) (Hartshorn y Hammel 1994).

3.3.2 Abundancia

La abundancia media de individuos de especies arbóreas fue significativamente mayor (ANAVA, $F = 5.38$, $P = 0.0108$; LSD Fisher < 0.05) en las parcelas de borde de los fragmentos, mientras que la de individuos de palmas mostró un patrón inverso con una abundancia media significativamente mayor (ANAVA, $F = 3.45$, $P = 0.0464$; LSD Fisher < 0.05) en las parcelas intermedias y de interior; la abundancia media de individuos de lianas y la de especies dependientes de bosque no mostró ningún patrón de respuesta. Fue consistente con el patrón observado en las especies arbóreas, la abundancia de individuos de especies de dosel (ANAVA, $F = 4.64$, $P = 0.0186$; LSD Fisher < 0.05) y emergentes (ANAVA, $F = 4.42$, $P = 0.0219$; LSD Fisher < 0.05), las generalistas (ANAVA, $F = 5.42$, $P = 0.0105$; LSD Fisher < 0.05) y las de velocidad moderada de crecimiento (ANAVA, $F = 5.12$, $P = 0.0130$; LSD Fisher < 0.05), la abundancia de individuos de especies de sotobosque mostró una tendencia marginalmente no significativa a ser más abundante en el borde (ANAVA, $F = 3.34$, $P = 0.0507$) (Cuadro 3.6 y Figura 3.2a). Los individuos de especies de crecimiento rápido tuvieron una abundancia media en las parcelas de borde más del doble que en las intermedias y de interior, pero las diferencias entre estas no fueron estadísticamente significativas, probablemente por la alta variabilidad causada por el agrupamiento espacial de individuos de dos especies abundantes de esta categoría (*Hernandia didymantha* y *Beilschmiedia costaricensis*).

También fueron mayores en el borde la abundancia (ANAVA, $F = 4.71$, $P = 0.0176$; LSD Fisher < 0.05) y el IVIs de Euphorbiaceae (ANAVA, $F = 4.73$, $P = 0.0173$; LSD Fisher < 0.05), familia común en áreas perturbadas. Las familias asociadas a hábitats de bosque maduro y zoocoria no mostraron ningún patrón de respuesta al borde, aunque Lauraceae mostró una tendencia marginalmente no significativa a ser más abundante en ese hábitat (ANAVA, $F = 3.22$, $P = 0.0555$). De las especies evaluadas, sólo *Croton schiedeanus* (Euphorbiaceae) fue más abundante en el borde (ANAVA, $F = 4.32$, $P = 0.0235$; LSD Fisher < 0.05) y sólo *Asterogyne martiana* (Arecaceae) tuvo una respuesta significativa inversa (ANAVA, $F = 4.03$, $P = 0.0294$; LSD Fisher < 0.05) (Cuadro 3.6 y Figura 3.2b).

Cuadro 3.6. Medias ± EE del número de individuos (N) y del índice de valor de importancia simplificado (IVIs) de grupos de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica

variable	categoría		5 - 30 m (borde)		150 m (intermedio)		≥ 300 m (interior)	P > F
N	todas las especies		142.48 ± 15.94		126.48 ± 16.50		129.27 ± 17.22	0.3488
	dependientes d´bosque		45.53 ± 5.12		44.72 ± 5.57		53.76 ± 6.08	0.3772
	forma de vida							
N	árboles		112.78 ± 13.69 b		86.07 ± 14.12 a		85.88 ± 14.67 a	0.0108 *
	palmas		19.19 ± 3.97 a		32.96 ± 4.45 b		31.02 ± 4.92 b	0.0464 *
	lianas		10.63 ± 2.30		8.26 ± 2.41		9.83 ± 2.55	0.5025
	tamaño adulto							
N	sotobosque		36.41 ± 5.40		27.99 ± 5.82		19.70 ± 6.32	0.0507
	dosel intermedio		34.00 ± 8.32		35.70 ± 7.82		34.00 ± 7.41	0.7975
	dosel		14.14 ± 2.86 b		5.61 ± 3.04 a		10.27 ± 3.25 ab	0.0186 *
	emergentes		27.81 ± 3.95 b		17.15 ± 4.23 a		17.19 ± 4.55 a	0.0219 *
N	heliófitas durables	(15.64)	1.12 ± 0.16	(13.55)	0.94 ± 0.16	(14.17)	1.01 ± 0.17	0.2471
	intermedias		1.86 ± 0.40		1.13 ± 0.44		1.80 ± 1.48	0.3448
	generalistas		26.07 ± 3.36 b		16.76 ± 3.55 a		17.53 ± 3.78 a	0.0105 *
	velocidad de crecimiento							
N	rápida	(7.64)	0.71 ± 0.10	(2.55)	0.50 ± 0.11	(2.89)	0.47 ± 0.12	0.2283
	moderada		23.68 ± 3.39 b		14.72 ± 3.61 a		13.56 ± 3.87 ab	0.0130 *
	lenta		11.88 ± 1.50		8.21 ± 1.67		10.89 ± 1.84	0.2273
	muy lenta	(25.99)	1.37 ± 0.08	(27.67)	1.35 ± 0.08	(29.66)	1.44 ± 0.09	0.5434
	familias							
N	Annonaceae		1.29 ± 0.34		1.36 ± 0.39		0.33 ± 0.33	0.1612
	Euphorbiaceae	(4.33)	0.48 ± 0.14 b	(1.01)	0.23 ± 0.14 a	(1.19)	0.19 ± 0.15 a	0.0176 *
	Burseraceae		5.41 ± 0.87		2.63 ± 0.97		4.39 ± 1.07	0.0895
	Chrysobalanaceae		1.41 ± 0.72		1.95 ± 0.78		0.59 ± 0.84	0.3433
	Sapotaceae	(2.87)	0.48 ± 0.09	(2.67)	0.50 ± 0.10	(5.35)	0.64 ± 0.11	0.4902
	Lauraceae	(8.79)	0.78 ± 0.12	(2.46)	0.42 ± 0.13	(6.36)	0.71 ± 0.15	0.0556
IVIs	Annonaceae		3.50 ± 0.75 b		3.81 ± 0.86 b		1.29 ± 0.99 a	0.0619
	Euphorbiaceae		5.54 ± 0.86 b		2.60 ± 0.99 a		2.80 ± 1.14 a	0.0173 *
	Burseraceae		7.78 ± 0.74		5.74 ± 0.85		7.55 ± 0.98	0.1240
	Chrysobalanaceae		2.75 ± 0.85		3.13 ± 0.98		3.35 ± 1.13	0.8146
	Sapotaceae		5.81 ± 1.01		5.94 ± 1.16		6.89 ± 1.33	0.6451
	Lauraceae		9.20 ± 1.89		5.48 ± 1.89		10.61 ± 2.49	0.1608
	especies							
N	*Inga thibaudiana*	(1.93)	0.36 ± 0.09	(0.63)	0.14 ± 0.10	(1.44)	0.22 ± 0.11	0.1852
	Pourouma bicolor/minor	(0.79)	0.22 ± 0.07	(0.71)	0.17 ± 0.08	(0.89)	0.18 ± 0.08	0.8459
	Croton schiedeanus	(1.53)	0.30 ± 0.09 b	(0.38)	0.10 ± 0.10 a	(0.52)	0.14 ± 0.10 ab	0.0235 *
	Brosimum lactescens		1.26 ± 0.37		0.72 ± 0.40		0.50 ± 0.44	0.2370
	Pentaclethra macroloba		12.15 ± 2.05		8.86 ± 2.26		5.77 ± 2.48	0.0977
	Pouteria durlandii	(2.26)	0.35 ± 0.13	(1.23)	0.27 ± 0.13	(3.77)	0.47 ± 0.14	0.4125
	Tetragastris panamensis		1.82 ± 0.56		0.74 ± 0.61		0.54 ± 0.67	0.1659
	Virola sebifera	(1.79)	0.40 ± 0.06	(1.45)	0.35 ± 0.07	(1.99)	0.42 ± 0.08	0.7777
	Asterogyne martiana	(0.95)	0.13 ± 0.09 a	(1.68)	0.36 ± 0.10 b	(2.01)	0.40 ± 0.11 b	0.0294 *
	Welfia georgii	(10.62)	0.88 ± 0.11	(20.38)	1.11 ± 0.13	(18.47)	1.13 ± 0.14	0.2911
IVIs	*Inga thibaudiana*		2.42 ± 0.55		0.92 ± 0.63		1.56 ± 0.72	0.2556
	Pourouma bicolor/minor		1.98 ± 0.49		1.71 ± 0.56		1.49 ± 0.64	0.5952
	Croton schiedeanus		2.29 ± 0.38 b		0.70 ± 0.43 a		0.68 ± 0.50 a	0.0428 *
	Brosimum lactescens		2.18 ± 0.42		1.38 ± 0.48		1.16 ± 0.55	0.2719
	Pentaclethra macroloba		10.91 ± 1.20		8.80 ± 1.38		7.77 ± 1.59	0.1499
	Pouteria durlandii		3.01 ± 0.79		2.22 ± 0.90		3.45 ± 1.04	0.2740
	Tetragastris panamensis		2.47 ± 0.47		1.59 ± 0.53		0.70 ± 0.61	0.0635
	Virola sebifera		3.06 ± 0.43		2.82 ± 0.49		3.25 ± 0.56	0.8759
	Asterogyne martiana		1.40 ± 0.28		3.40 ± 0.20		3.26 ± 0.33	0.0845
	Welfia georgii		9.52 ± 2.54		15.92 ± 2.91		17.48 ± 3.35	0.2164

Medias con letras distintas entre categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes (LSD Fisher α = 0.05).

Los valores originales de las medias son mostrados entre paréntesis cuando fueron transformados (Log 10)

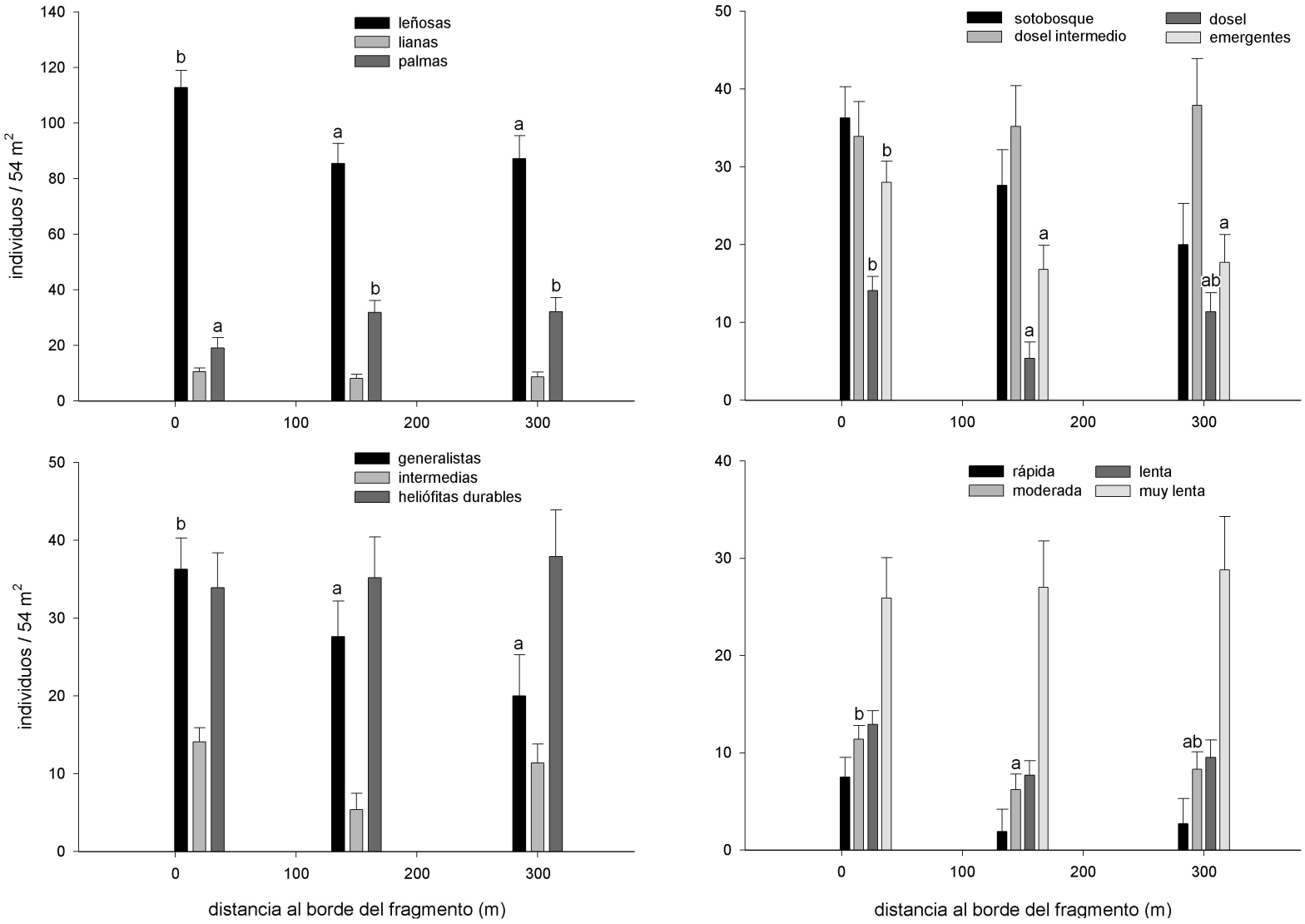

Figura 3.2a. Abundancia media de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm ± EE en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica; según formas de vida, tamaño adulto, gremio forestal y velocidad de crecimiento

Medias con letras distintas entre las tres categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes (P > F, LSD Fisher α = 0.05)

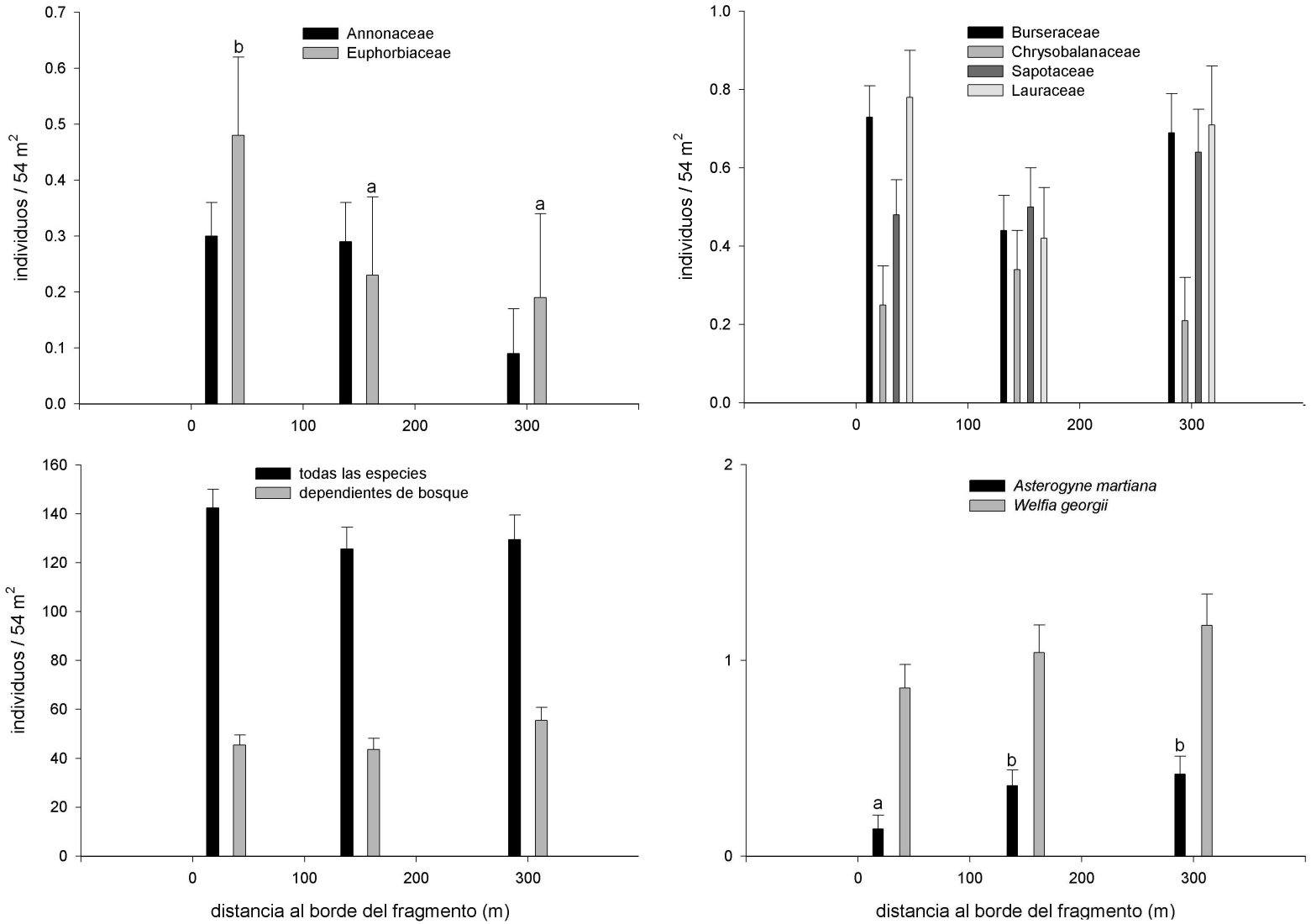

Figura 3.2b. Abundancia media de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm ± EE en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica; según familias típicas de áreas perturbadas, de bosque maduro o dispersadas por frugívoros, especies de palmas y dependientes de bosque

Medias con letras distintas entre las tres categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes (P > F, LSD Fisher α = 0.05)

Al menos en lo que respecta a los grupos de especies generalistas y de velocidad moderada de crecimiento, este patrón no parece estar determinado por la inclusión de *Pentaclethra macroloba* en ellos, puesto que la abundancia media de individuos de dichos grupos excluyendo los individuos de esta especie también fue significativamente mayor en las parcelas de borde (ANAVA, $F = 3.71$, $P = 0.0378$ y $F = 3.54$, $P = 0.0432$ respectivamente; LSD Fisher < 0.05). En cambio la exclusión de los individuos de *P. macroloba* del grupo de especies de dosel hizo este no presentara respuesta a la distancia de borde (Cuadro 3.7 y Figura 3.3).

Cuadro 3.7. Medias ± EE de la abundancia de grupos de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde, excluyendo individuos de *P. macroloba*

categoría	5 - 30 m (borde)	150 m (intermedio)	≥ 300 m (interior)	P > F
emergentes	15.54 ± 2.57	8.74 ± 2.79	11.16 ± 3.05	0.0935
generalistas	13.84 ± 2.21 b	8.27 ± 2.33 a	11.62 ± 2.48 ab	0.0378 *
velocidad de crecimiento moderada	11.47 ± 1.94 b	6.23 ± 2.07 a	7.64 ± 2.24 ab	0.0432 *

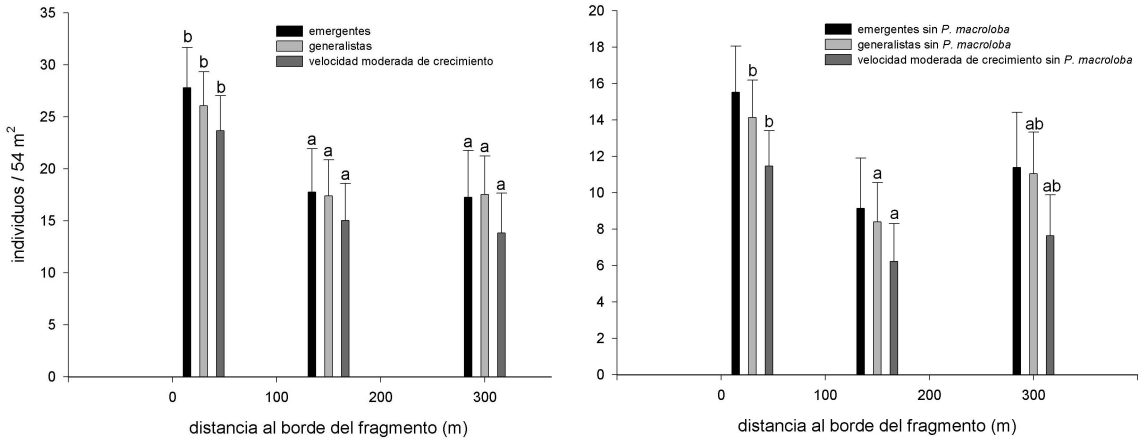

Figura 3.3. Abundancia media ± EE de individuos de altura > 20 y ≤ 130 cm de emergentes, generalistas y de especies con velocidad moderada de crecimiento en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde, incluyendo o no individuos de *P. macroloba*

El uso de las covariables seleccionadas relacionadas con perturbación de hábitat no agregó precisión a ninguna de las pruebas de ANAVA. De las covariables seleccionadas, sólo dos (número de tocones y apertura de dosel) se relacionaron significativamente con la abundancia o IVIs de grupos de especies o especies (Cuadro 3.8), teniendo sólo la primera una respuesta al borde (Cuadro 3.9).

La variable densidad de tocones tuvo una relación significativa con la abundancia de especies arbóreas, de especies de dosel, de especies de crecimiento rápido y de *P. macroloba*, en todos los casos con un nivel bajo de ajuste en el análisis de relación lineal ($R^2 = 0.13$, 0.36, 0.49 y 0.41 respectivamente) (Cuadro 3.8). Si bien una apertura previa del dosel podría haber favorecido el reclutamiento de algunas especies, una mayor abundancia

de estos grupos parece tener una relación simple pero no causal con esta covariable (simplemente podría haber una mayor densidad de tocones en los bordes de los fragmentos por extracción ilegal). La apertura del dosel tuvo una relación inversa con la densidad de especies intermedias y de *P. macroloba*, y una relación positiva con el IVIs de *T. panamensis*, también con un nivel bajo de ajuste del modelo (R^2 = 0.14, 0.15 y 0.21 respectivamente). Sólo esta última relación tendría sentido lógico, pues el crecimiento de especies intermedias y generalistas (a la cual pertenece *P. macroloba*) se beneficia de una mayor disponibilidad de luz.

Cuadro 3.8. Variables relacionadas significativamente con covariables de perturbación por aprovechamiento de madera y características intrínsecas de los fragmentos.

	tocones			apertura dosel		
variable	R^2	coef.	P > F	R^2	coef.	P > F
N arbóreas	0.13	6.21	0.0386			
N dosel	0.36	2.52	0.0002			
N crecimiento rápido	0.49	2.48	< 0.0001			
N intermedias				0.14	-0.25	0.03
N *P. macroloba*	0.41	1.78	0.0007	0.15	-1.37	0.0217
IVIs *T. panamensis*				0.21	0.47	0.0070

Cuadro 3.9. Medias ± EE de las covariables medidas en las parcelas diferentes distancias del borde

covariable	5 - 30 m (borde)	150 m (intermedio)	≥ 300 m (interior)	P > F
área total de claros	0.01 ± 0.92	2.07 ± 1.02	1.01 ± 1.13	0.2758
distancia a caminos	6.00 ± 2.09	2.21 ± 2.30	0.37 ± 2.53	0.1389
número de tocones	2.07 ± 0.56 b	0.10 ± 0.62 a	0.04 ± 0.68 a	0.0166 *
apertura del dosel	5.10 ± 0.64	5.69 ± 0.70	5.51 ± 0.77	0.7503
pendiente	15.73 ± 5.81	20.62 ± 6.31	16.10 ± 6.89	0.7571

3.3.3 Riqueza y diversidad

Las curvas de rarefacción especies – individuos tomaron la forma característica de las pertenecientes a comunidades muy diversas, con algunas especies abundantes y muchas especies poco abundantes o raras; sólo las correspondientes a las especies de dosel mostraron diferencias entre hábitats al no haber traslape entre los intervalos de confianza, mostrando menor número de especies por individuo en los bordes (Figura 3.4).

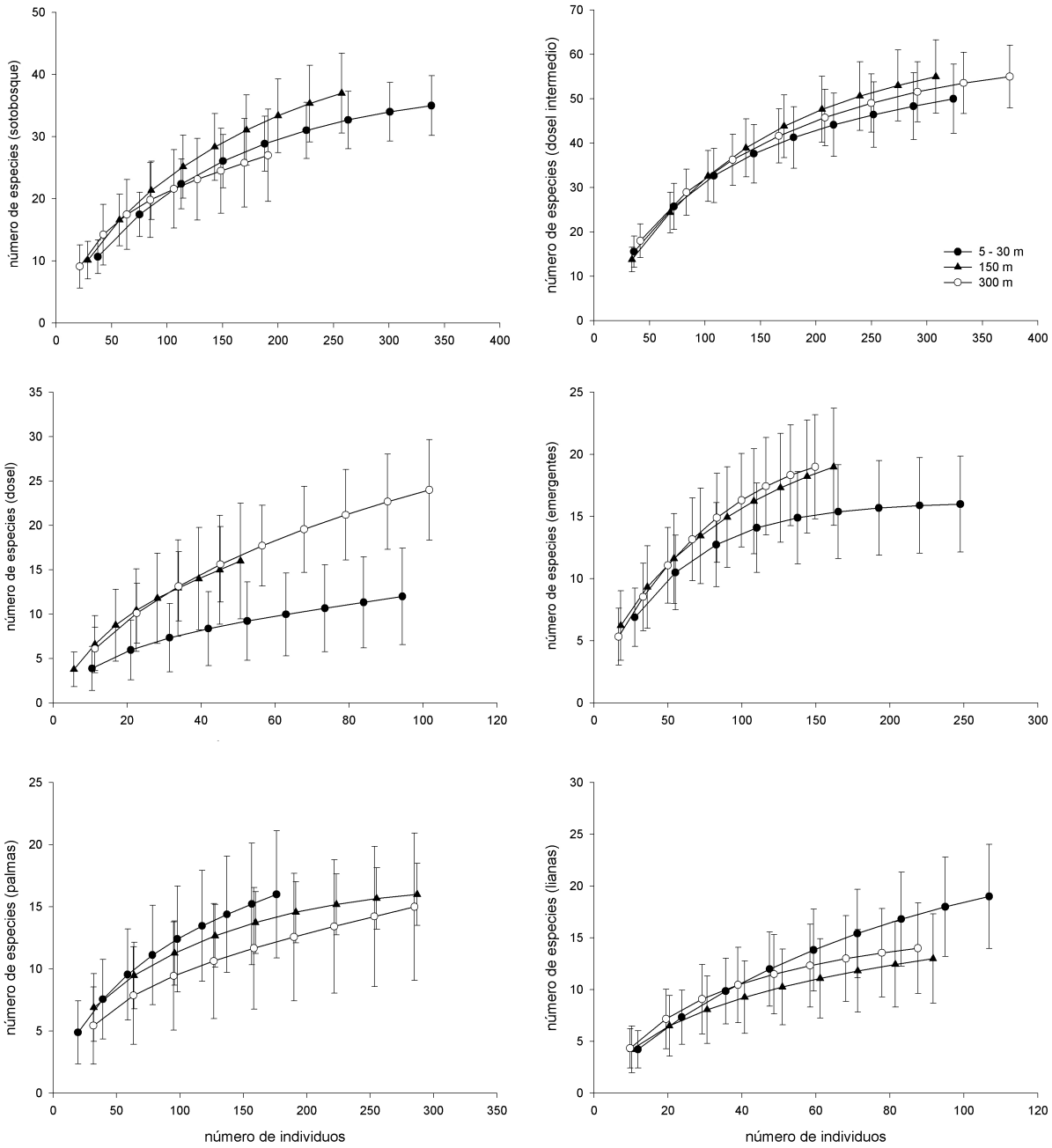

Figura 3.4. Curvas de rarefacción de especies - individuos (medias e intervalos de confianza a 95%) de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de diferentes formas de vida de acuerdo con la distancia al borde en cinco fragmentos de bosque de Sarapiquí, Costa Rica

La ligera pendiente final de estas curvas es congruente con el esfuerzo de muestreo (82 - 100%) de las especies según métodos no paramétricos de estimación (Cuadro 3.10).

Cuadro 3.10. Esfuerzo de muestreo de especies por hábitat a diferentes distancias del borde

categoría	distancia al borde (m)	especies observadas (S)	S estimadas			esfuerzo de muestreo (%)		
			ICE	Chao 2	Jacknife 2	ICE	Chao 2	Jacknife 2
sotobosque	5 - 30	35	40.8	44.0	42.7	96	89	91
	150	20	45.2	49.1	45.7	95	89	94
	300	27	33.3	34.2	34.1	93	91	91
dosel	5 - 30	50	60.5	60.9	65.4	99	98	92
intermedio	150	63	73.7	74.1	78.4	96	96	90
	300	55	74.1	78.6	79.0	92	86	86
dosel	5 - 30	12	21.2	22.1	21.9	94	90	91
	150	16	22.3	24.5	22.4	90	82	89
	300	24	27.6	29.2	26.9	87	82	89
emergentes	5 - 30	16	21.6	22.9	23.1	97	92	91
	150	19	24.7	26.4	25.1	93	87	92
	300	19	27.5	24.2	25.4	84	95	91
palmas	5 - 30	16	18.6	18.3	18.6	91	93	91
	150	16	17.3	17.6	17.4	98	97	98
	300	15	17.9	18.9	18.7	95	90	91
lianas	5 - 30	19	26.8	25.8	26.9	90	93	89
	150	13	18.8	20.6	19.4	90	83	88
	300	14	19.9	20.5	21.0	100	98	95

Los resultados de los ANAVA de los índices de Simpson y Shannon-Wiener (Cuadro 3.11) no mostraron diferencias estadísticas en la diversidad de las comunidades de diferentes formas de vida respecto a la distancia al borde.

Cuadro 3.11. Medias ± EE de número de especies (S) e índices de diversidad (1-D: complemento del índice de Simpson, H: índice de Shannon) de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en parcelas de 54 m² a diferentes distancias del borde en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí

variable	categoría	5 - 30 m (borde)	150 m (intermedio)	≥ 300 m (interior)	P > F
S	todas las especies	49.69 ± 2.80	46.58 ± 2.80	47.23 ± 2.91	0.9801
1 - D	todas las especies	0.94 ± 0.02	0.94 ± 0.02	0.93 ± 0.02	0.9864
H	todas las especies	3.34 ± 0.12	3.30 ± 0.12	3.30 ± 0.13	0.9942
	forma de vida				
S	árboles	39.79 ± 3.71	35.73 ± 3.71	37.15 ± 3.76	0.3648
	palmas	4.59 ± 0.65	6.56 ± 0.65	5.73 ± 0.65	0.1030
	lianas	5.13 ± 0.77	4.38 ± 0.77	4.76 ± 0.78	0.7512
1 - D	árboles	0.93 ± 0.02	0.95 ± 0.02	0.94 ± 0.02	0.5133
	palmas	0.63 ± 0.07	0.61 ± 0.07	0.62 ± 0.07	0.9756
	lianas	0.76 ± 0.05	0.74 ± 0.05	0.81 ± 0.05	0.5978
H	árboles	3.10 ± 0.11	3.18 ± 0.11	3.20 ± 0.11	0.7763
	palmas	1.07 ± 0.15	1.32 ± 0.15	1.17 ± 0.16	0.3465
	lianas	1.34 ± 0.14	1.24 ± 0.14	1.26 ± 0.14	0.8529
	tamaño adulto				
S	sotobosque	10.83 ± 1.38	9.55 ± 1.38	9.08 ± 1.40	0.3534
	dosel intermedio	16.37 ± 1.96	15.89 ± 1.96	16.70 ± 1.98	0.8478
	dosel	4.50 ± 0.75	3.22 ± 0.75	5.01 ± 0.77	0.0845
	emergentes	7.55 ± 0.90	6.45 ± 0.90	5.91 ± 0.92	0.3207
1-D	sotobosque	0.76 ± 0.04	0.79 ± 0.04	0.87 ± 0.04	0.2023
	dosel intermedio	0.93 ± 0.03	0.90 ± 0.03	0.88 ± 0.03	0.4057
	dosel	0.73 ± 0.06	0.75 ± 0.06	0.74 ± 0.06	0.9759
	emergentes	0.74 ± 0.06	0.73 ± 0.06	0.68 ± 0.06	0.7939
H	sotobosque	1.78 ± 0.15	1.76 ± 0.15	1.93 ± 0.15	0.6298
	dosel intermedio	2.50 ± 0.13	2.46 ± 0.13	2.40 ± 0.13	0.7840
	dosel	1.22 ± 0.19	0.93 ± 0.19	1.21 ± 0.19	0.3687
	emergentes	1.57 ± 0.16	1.45 ± 0.16	1.33 ± 0.16	0.5239

Ninguna de las curvas rango – abundancia de las especies de las diferentes formas de vida mostró visualmente una respuesta a la distancia al borde de los fragmentos, manteniéndose las siguientes especies entre las de mayor dominancia relativa a diferentes distancias del borde: *Psychotria suerrensis*, *P. glomerulata*, y *Piper* sp. 1 del sotobosque; *Trophis involucrata* y *Ferdinandusa panamensis* del dosel intermedio; *Pouteria durlandii* y *Hernandia didymantha*, del dosel; *Pentaclethra macroloba*, *Dipteryx panamensis* y *Virola sebifera*, de las emergentes; *Abuta panamensis*, *Casimirella ampla* y *Paullinia* spp. de las lianas; y *Welfia georgii*, *Geonoma congesta* y *G. cuneata* de las palmas (Figura 3.5).

Para cada forma de vida los resultados de la prueba Kolmogorov-Smirnov (Cuadro 3.12) confirman que las diferencias de dispersión, posición o simetría de estas curvas no son significativas en ninguna de las comparaciones entre distancias, por lo que se asume que la dominancia relativa de un número similar de especies se mantiene a diferentes distancias del borde.

Cuadro 3.12. Estadístico (KS) de la prueba de Kolmogorov-Smirnov de comparación de pares de las distribuciones rango – abundancia relativa acumulada del total de especies agrupadas por formas de vida, a diferentes distancias de borde de fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica

categoría	5-30 m / 150 m	5-30 m / 300 m	150 m – 300 m
sotobosque	0.13	0.17	0.06
dosel intermedio	0.05	0.07	0.04
dosel	0.16	0.08	0.17
emergentes	0.18	0.18	0.07
palmas	0.15	0.15	0.06
lianas	0.07	0.09	0.08

En todos los casos el valor de P (prueba de dos colas) fue menor a 0.20

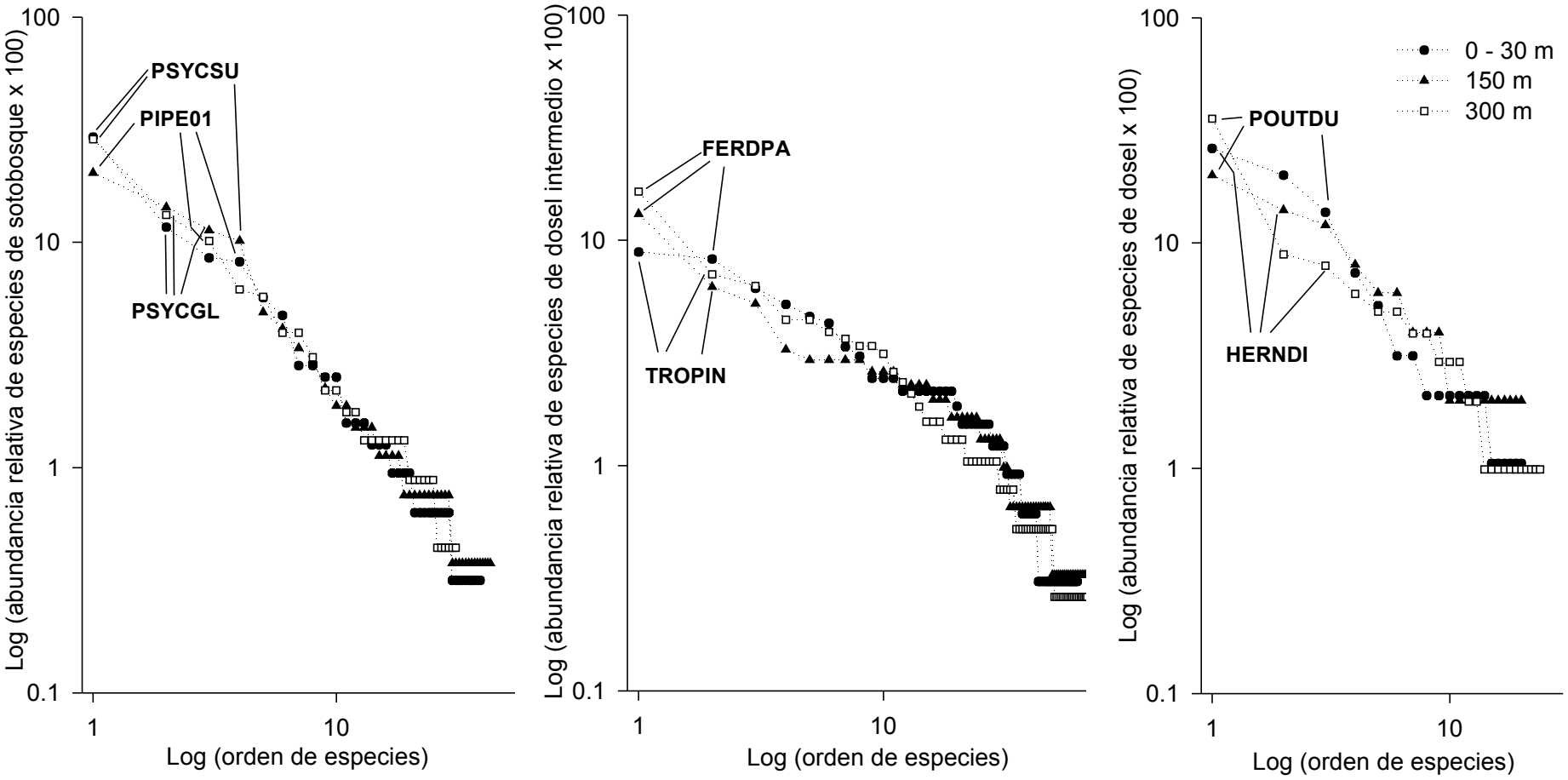

Figura 3.5a. Curvas rango – abundancia de especies arbóreas de sotobosque, dosel intermedio y dosel, considerando individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm a diferentes distancias de borde en cinco fragmentos de bosque; Sarapiquí, Costa Rica

PSYCSU: *Psychotria suerrensis*, PSYCGL: *P. glomerulata*, PIPE01: *Piper* sp. 1 TROPIN: *Trophis involucrata*, FERDPA: *Ferdinandusa panamensis*, POUTDU: *Pouteria durlandii*, HERNDI: *Hernandia didymantha.*

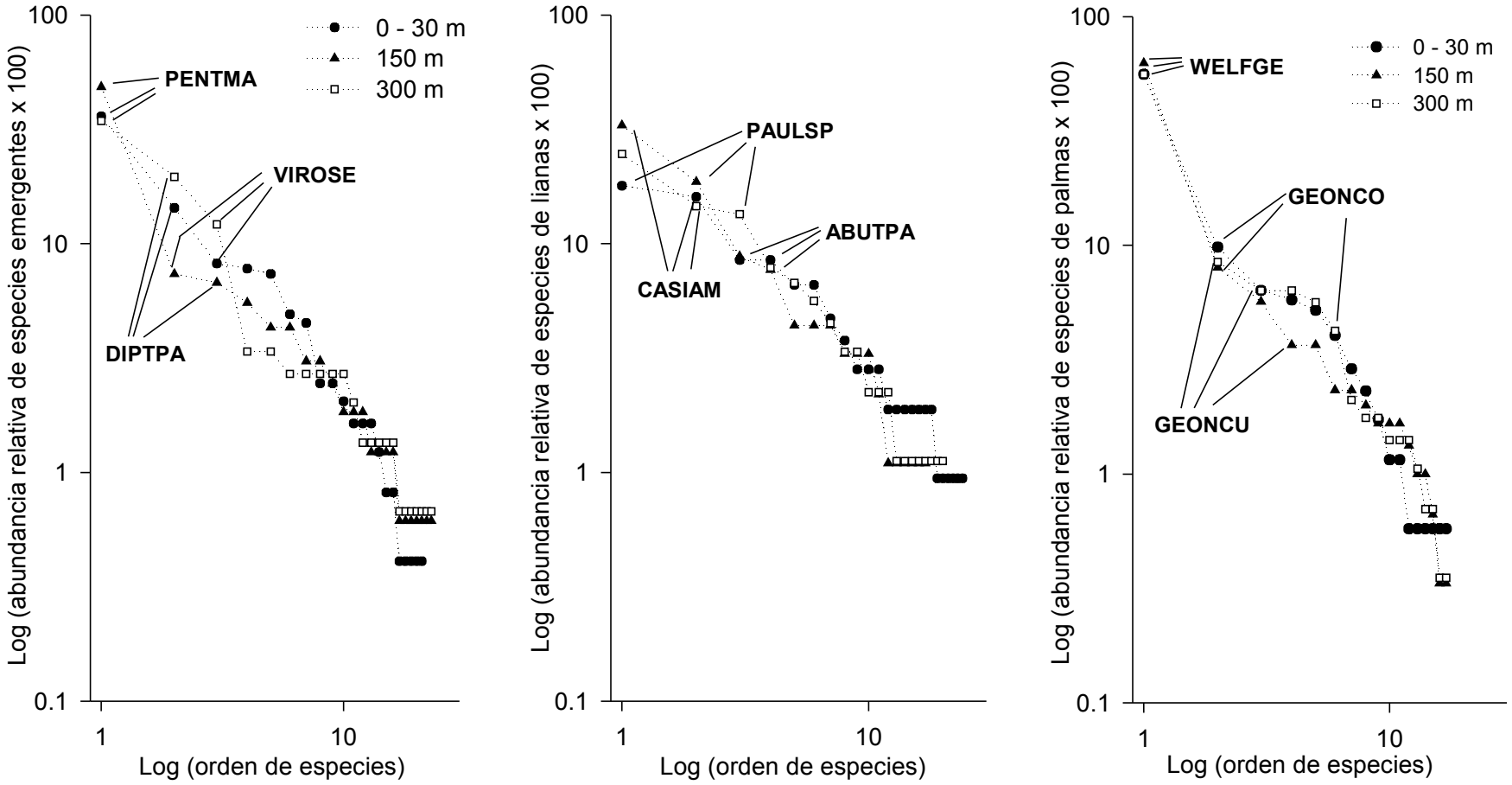

Figura 3.5b. Curvas rango – abundancia de especies arbóreas emergentes, lianas y palmas, considerando individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm a diferentes distancias de borde en cinco fragmentos de bosque; Sarapiquí, Costa Rica

PENTMA: *Pentaclethra macroloba*, DIPTPA: *Dipteryx panamensis*, VIROSE: *Virola sebifera*, ABUTPA: *Abuta panamensis*, CASIAM: *Casimirella ampla*, PAULSP: *Paullinia* spp., WELFGE: *Welfia georgii*, GEONCO: *Geonoma congesta*, GEONCU: *G. cuneata*

El análisis de especies indicadoras identificó siete con un valor indicador estadísticamente significativo ($p < 0.05$) según la prueba de Monte Carlo (Cuadro 3.13) para los hábitats a diferentes distancias de borde. Menos del 3% de las especies identificadas tuvieron un valor indicativo estadísticamente significativo y sólo dos (*Clidemia densiflora* y *Quararibea ochrocalyx*) se acercaron a un valor indicador medio (50%), porque su distribución no es exclusiva del hábitat del cual funcionan como indicadoras y / o porque no están presentes en todas las parcelas evaluadas de dicho hábitat.

Cuadro 3.13. Especies indicadoras de hábitats a diferentes distancias del borde y valores indicativos (0 = no indicadora, 100 = indicadora perfecta) en cinco fragmentos de bosque en Sarapiquí, Costa Rica

categoría	especie	hábitat del cual es indicadora	valor indicativo (%)	P
sotobosque	*Pentagonia macrophylla*	borde	36.7	0.029
	Piper hispidum	borde	34.0	0.043
	Clidemia densiflora	intermedio	49.0	0.008
dosel intermedio	*Guatteria diospyroides*	borde	32.5	0.033
	Protium schippii	interior	35.9	0.047
	Quararibea ochrocalyx	interior	44.4	0.005
lianas	*Anomospermum reticulatum*	borde	28.6	0.014

El dendrograma resultado del análisis de conglomerados usando el índice cuantitativo de Sørensen (Figura 3.6) muestra una definición pobre de grupos por el establecimiento de vínculos entre las parcelas a niveles altos de disimilitud. La disposición de los grupos no sugiere afinidad florística por tipos de suelo, elevación o alguna otra característica de los fragmentos, o por su cercanía geográfica. Tampoco existe patrón alguno de similitud florística relacionado a la distancia de las parcelas a los bordes.

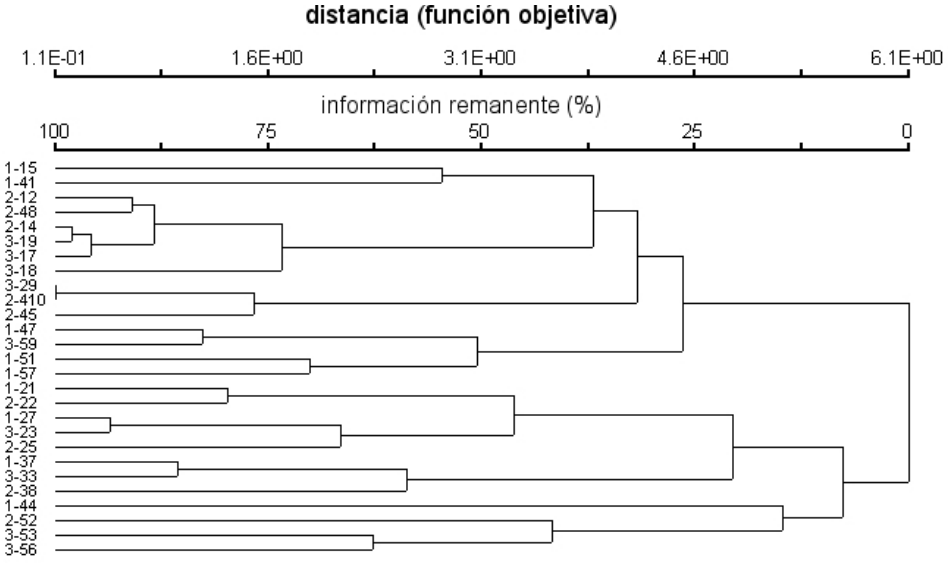

Figura 3.6. Agrupación de parcelas por similitud florística, usando el coeficiente de similitud de Sørensen (Bray-Curtis) y al método beta flexible ($\beta = -0.25$) de enlace (McCune y Grace 2002)

El primer dígito identifica la distancia al borde (1 = 0-30 m, 2 = 150 m, 3 = 300 m o más), el segundo el fragmento y el tercero la parcela.

3.4 Discusión

Si bien los ANAVA permitieron distinguir patrones de respuesta de la abundancia de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de algunos grupos de especies y especies individuales a la distancia al borde, los análisis de diversidad alfa y beta mostraron que no hay diferencias significativas en la composición o riqueza de las comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en hábitats a diferentes distancias del borde en los fragmentos estudiados. El uso de grupos funcionales de especies para el análisis fue útil en este sentido, por el efecto de sitio en la abundancia, composición y diversidad de la comunidad vegetal (Forero y Finegan op. cit.).

Los patrones de abundancia de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de especies arbóreas y de palmas fueron consistentes con los resultados de la investigación de parámetros poblaciones de individuos adultos (dap ≥ 10 cm) en fragmentos de bosque de la zona de estudio (Forero y Finegan op. cit., Schedlbauer et ál. op.cit.). Entre las arbóreas, mostraron clara consistencia con ese patrón las familias Euphorbiaceae y Annonaceae; la primera de las cuales ya había sido descrita como más abundante en el borde por Forero y Finegan (op. cit). Euphorbiaceae agrupa varias especies heliófitas durables y efímeras y ha sido reportada también por Laurance et ál. (1998) como la de mayor reclutamiento en fragmentos pequeños (1 ha) y en bordes (0 - 60 m) de fragmentos de diferente tamaño en el escenario del BDFFP. Pero a diferencia de los resultados de Forero y Finegan, quienes también reportaron una mayor abundancia de heliófitas durables en el hábitat de borde entre los individuos con dap ≥ 10 cm, los resultados de este estudio reportan una mayor abundancia de generalistas entre los individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en dicho hábitat; un resultado esperado del proceso de recuperación de los bordes. Por otra parte, el análisis de la comunidad de individuos con altura altura > 20 cm y ≤ 130 cm confirma que las familias asociadas a hábitats de bosque maduro, como Chrysobalanaceae y Sapotaceae, no necesariamente son menos abundantes en los bordes.

El uso de covariables relacionadas con la perturbación del hábitat no mostró que los parámetros de abundancia y dominancia de especies de las parcelas ubicadas en fragmentos bajo manejo estuvieran influenciados por las actividades de extracción maderera. El que la iluminación lateral sea más crítica para el crecimiento de los individuos juveniles que la iluminación cenital (Clark y Clark 1992) puede explicar el que la covariable cobertura de dosel no estableciera relaciones significativas con grupos de especies o especies afines.

La reducción de la abundancia de palmas con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en los bordes fue un patrón dominante pero no compartido por todas las especies de este grupo, ya que los cambios de factores ambientales pueden afectar su funcionamiento y distribución a pequeña escala de manera diferente para cada especie (Svenning 2001). El que la abundancia de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de *Welfia georgii* - una especie omnipresente en el área - no muestre una respuesta significativa de distancia al borde contrasta con lo reportado por Forero y Finegan (op. cit.) en los mismos sitios de estudio para individuos adultos, pero es congruente con la adaptación que tiene esta especie a diferentes hábitats (Clark et ál. 1995) y con las condiciones para su dispersión: las semillas de *W. georgii* son dispersadas principalmente por mamíferos generalistas pequeños (Vandermeer et ál. 1979) cuya presencia y actividad no está limitada en los fragmentos de bosque del área (Guariguata et ál. 2000, 2002). Si bien se ha determinado que la depredación de plántulas y semillas de *W. georgii* por roedores es mayor en los claros naturales de bosques primarios de la zona (Schupp y Frost 1989), este proceso no necesariamente sería mayor en los bordes de fragmentos (Fleury y Galetti 2004).

La reducción de la abundancia de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de otras especies de palmas (por ejemplo *Asterogyne martiana*, dispersada principalmente por aves) en el hábitat de borde no estuvo acompañada de una reducción de la diversidad ni de un cambio de la composición de especies de palmas. La alta densidad del dosel podría ser una razón de la baja densidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de *Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea* cuyo reclutamiento es favorecido por la existencia de claros (Svenning 1999b, 2001).

No hay información disponible aun sobre los efectos que en las palmas podría tener la competencia con especies arbóreas (Svenning 2001), sin embargo sí está claro que la regeneración de especies arbóreas está relacionada negativamente con la abundancia de palmas de sotobosque y dosel intermedio (Denslow et ál. 1991), siendo estas determinantes en la definición de la estructura del bosque. Las hojas de las palmas reducen la disponibilidad de luz alrededor de su base, aumentando la incidencia de enfermedades y matando plántulas e individuos juveniles al caer, reduciendo el reclutamiento de su progenie y de la de otras especies de palmas y árboles (Vandermeer et ál. 1979, Schupp y Frost 1989, Wang y Augspurguer 2004); una razón de la mayor abundancia de las especies arbóreas en los bordes.

La abundancia de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de lianas no mostró variaciones significativas respecto a la distancia al borde de los fragmentos, una respuesta similar a la

hallada por Forero y Finegan (op. cit.) para esta forma de vida en categorías mayores de tamaño en los mismos sitios de muestreo; tampoco la diversidad específica de este grupo o el grupo de especies de mayor dominancia relativa varió con la distancia al borde. Aunque es probable que algunas especies de lianas heliófitas hayan visto favorecido su crecimiento inmediatamente después de la formación de los bordes, (cicatrización bordes, dosel cerrado en la gradiente), no hay mayores condiciones para su reclutamiento y establecimiento en los bordes de los fragmentos estudiados; lo cual explicaría la diferencia entre estos resultados y los reportados por Laurance et ál. (2001) para el BDFFP, quienes relacionan la mayor abundancia y diversidad de lianas en los bordes con la reducción de la biomasa arbórea y el mayor disturbio en ese hábitat.

Un mayor conocimiento de la historia natural de las especies de lianas, como su distribución en función a la gradiente de humedad del suelo y de la pendiente (Collins y Wein 1993, Ibarra-Manríquez et ál. 2001), a la intensidad de iluminación (Gerwing 2004, 2006) y a la estructura del bosque (Nabe-Nielsen 2001) podría ser útil para discriminar cambios en la distribución de especies de esta forma de vida.

3.5 Conclusiones

- Los resultados muestran evidencia suficiente para afirmar que la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm en fragmentos de bosques bajo conservación y manejo en el área de estudio muestra efectos de borde, manifiesta principalmente en la mayor abundancia de especies arbóreas en general, principalmente de especies generalistas y de dos familias típicas de hábitats disturbados, y la menor abundancia de palmas, respecto a hábitats intermedios (150 m del borde) y de interior (300 m del borde).
- La mayor importancia ecológica de especies generalistas en la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm, evidencia el proceso de recuperación de la vegetación en los bordes de los fragmentos.
- Los resultados no muestran evidencia suficiente para afirmar que la comunidad de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm tenga menor riqueza específica o diversidad en los hábitats de borde.
- Los taxones dependientes de bosque no mostraron patrones de respuesta a la distancia al borde, así como tampoco los taxones considerados como heliófitos entre los grupos de leñosas y palmas.
- El uso de covariables relacionadas con los disturbios ocasionados por la extracción maderera no evidencia que haya relación entre ésta y los efectos de borde.

- El escenario de recuperación de los bordes de los fragmentos en estudio no puede ser generalizado a todo el CBSJLS, dada la variabilidad florística y a los mayores grados de fragmentación de ciertos sectores.
- Taxones sensibles a la fragmentación como Bombacaceae pueden no estar revelando un patrón de respuesta al efecto de borde simplemente porque su baja presencia en la muestra. Esto es un ejemplo de que los resultados de este estudio son relevantes para grupos de especies y para algunas especies abundantes, pero las respuestas encontradas no pueden ser generalizadas a nivel de especies.
- La diversidad de respuesta de las especies de palmas también muestra que los patrones encontrados a nivel de grupo de especies no pueden ser generalizados a todas las especies que los componen, ya que estas pueden tener diferentes respuestas a los cambios de factores ambientales causados por los efectos de borde.
- Los resultados confirman, a nivel de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm, el proceso de recuperación de los bordes de estos fragmentos, ya que no hay cambios en su composición y diversidad.
- Hay especies comercialmente valiosas entre las generalistas con altura > 20 cm y ≤ 130 cm que muestran un patrón de recuperación en los bordes, por lo que se deben considerar estrategias de manejo de las heliófitas durables (actualmente dominantes en las cohortes adultas) para favorecer su crecimiento. Entre estas estrategias podrían considerar el raleo del dosel intermedio y del dosel para favorecer el crecimiento de las generalistas, sin favorecer el establecimiento de heliófitas efímeras.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Vicente Herra (CATIE) por su apoyo en el trabajo de campo y por identificar la mayor parte de los individuos a nivel de especie, a Orlando Vargas (OTS) y Nelson Zamora (INBio) por revisar e identificar especies de taxones especialmente difíciles y a FUNDECOR y a la Cátedra Latinoamericana de Ecología de Bosques en el Manejo de Bosques Tropicales (CATIE) por el apoyo técnico y financiero para la realización del trabajo de campo de este estudio.

REFERENCIAS

Arroyo-Rodríguez, V; Mandujano, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers Conserv* 15: 4159–4179.

Arroyo-Rodríguez, V; Mandujano, S. 2008. Efectos de la fragmentación sobre la composición y estructura de un bosque tropical lluvioso mexicano. *In* Harvey, C;

Sáenz, J. Eds. Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Santo Domingo de Heredia, CR. InBio. p. 179-193.
Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conserv Biol* 12: 380-389.
Benítez-Malvido, J; Garcia-Guzman, G; Kossmann-Ferraz, I. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* 91: 143-150.
Benítez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conserv Biol* 17: 389-400.
Bennett, AF. 1998. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Cambridge, UK. IUCN Forest Conservation Programme. 254 p. (Conserving Forest Ecosystems Series no. 1).
Bierregaard, R; Gascon, C; Lovejoy, T; Mesquita, R. Eds. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. 478 p.
Bruna, EM. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
Bruna, EM. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235-243.
Bruna, EM; Kress, W. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conserv Biol* 16: 1256-1266.
Chao, A; Chazdon, R; Colwell, R; Shen, T. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecol Lett 8*: 148-159.
Chazdon, R; Colwell, R; Denslow, J; Guariguata, M. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. *In* Dallmeier, F; Comiskey, J. Eds. Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and Old World case studies. Paris. UNESCO y Parthenon Pubishing Group. p. 285 - 309.
Clark, DA; Clark, DB; Sandoval M, R; Castro C, MV. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
Collins, B; Wein, G. 1993. Understory vines: distribution and relation to environment on a southern mixed hardwood site. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120:3 8-44.
Colwell, R. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. (programa de cómputo). Disponible en: http://purl.oclc.org/estimates.
Colwell, R; Coddington, J. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. B* 345: 101-118.
Colwell, R; Mao, C; Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
Curtis, J; McIntosh, R. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noroeste de Costa Rica: cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Turrialba, CR. CATIE. 43 p. Serie Técnica (Informe Técnico no. 298)
Dufrêne, M; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends Ecol Evol* 11:119-124.
Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *For Ecol Manage* 121: 159-176.
Fleury, M; Galetti, M. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica* 26: 179-184.

Flores-Llampa, B. 2004. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) en el bosque húmedo de Costa Rica. Turrialba, CR. Tesis Mag. Sc. CATIE. 58 p.

Forero, L. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical región Huetar Norte, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 89 p.

Forero, LA; Finegan, B. 2002. Efectos de borde en la vegetación de remanentes de bosque muy húmedo tropical en el norte de Costa Rica, y sus implicaciones para el manejo y la conservación. *Revista Forestal Centroamericana* 38: 39-43.

Gerwing, JJ. 2004. Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *For Ecol Manage* 190: 57-72.

Gerwing, JJ. 2006. The influence of reproductive traits on liana abundance 10 years after conventional and reduced-impacts logging in the eastern Brazilian Amazon. *For Ecol Manage* 221:83-90.

Guariguata, M; Rosales Adame, JJ; Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conserv Biol* 14: 1046-1054.

Guariguata, MR; Arias-Le Claire, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405-415.

Hammel, B; Grayum, M; Herrera, C; Zamora, N. 2004. Manual de plantas de Costa Rica. St. Louis, Missouri, US. Missouri Botanical Garden. p.

Hammel, BE. 1982. The distribution of diversity among families, genera, and habit types in the La Selva flora. *In* Gentry, AH. Ed. Four Neotropical forests. p. 75-84.

Harper, KA; MacDonald, SE; Burton, PJ; Chen, J; Brosofske, KD; Saunders, SC; Euskirche, ES; Roberts, D; Jaiteh, MS; Esseen, P. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv Biol* 19: 1-15.

Hartshorn, G; Hammel, B. 1994. Vegetation types and floristic patterns. In McDade, L; Bawa, K; Hespenheide, H; Hartshorn, G.Eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago. University of Chicago. p. 73-89.

Ibarra-Manríquez, G; Martínez-Ramos, M; Oyama, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *Am J Bot* 88: 1801-1812.

InfoStat. 2008. InfoStat, versión 8: manual del usuario. Córdoba, AR. Ed. Brujas. 334 p.

InfoStat. 2008. InfoStat/P versión 2008.

ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas de Costa Rica. Cartago, CR. 1 disco compacto.

Juan Carlos, I. 2006. Efectos de borde sobre la dinámica de la vegetación en bosques húmedos tropicales fragmentados de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. 95 p.

Laska, M. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Cost Rica. *Biotropica* 29: 29-37.

Laurance, WF; Ferreira, LV; Rankin-de Merona, JM; Laurance, SG; Hutchings, R; Lovejoy, TE. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv Biol* 12: 460-464.

Laurance, WF; Laurance, SG; Ferreira, LV; Rankin-de Merona, JM; Gascon, C; Lovejoy, T. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117-1118.

Laurance, WF; Lovejoy, TE; Vasconcelos, H; Bruna, E; Didham, R; Stouffer, P; Gascon, C; Bierregaard, R; Laurance, SG; Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conserv Biol* 16: 605 - 618.

Laurance, WF; Pérez-Salicrup, D; Delamonica, P; Fearnside, P; D'Angelo, S; Jerozolinski, A; Pohl, L; Lovejoy, T. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.

Lemmon, P. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2: 314–320.

Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton, Princeton University. 200 p.
Magurran, A. 2004. Measuring biological diversity. Malden, Mass., US. Blackwell. 256 p.
McCune, B; Grace, J. 2002. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, Or., US. MjM Software Design. 300 p.
McCune, B; Mefford, M. 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data (Version 4). (programa de cómputo). 1 disco compacto.
McIntyre, S; Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conserv Biol* 13:1282-1292.
Mesquita, R; Delamonica, P; Laurance, W. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 91: 129-134.
Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). 84 p. M&T - Manuales y Tesis SEA 1.
Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10: 58-62.
Nabe-Nielsen, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *J Trop Ecol* 17:1-19.
Ramos, ZS; Finegan, B. 2006. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan - La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* 49-50: 112-123.
Rankin-de Merona, J; Hutchings, R. 2001. Deforestation effects at the edge of an Amazonian forest fragment: tree mortality, damage, and recruitment. *In* Bierregaard, R; Gascon, C; Lovejoy, T; Mesquita, R.Eds. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 107-120.
Rincón, M; Roubik, DW; Finegan, B; Delgado, D; Zamora, N. 1999. Understory bees and floral resources in logged and silviculturally treated Costa Rican rainforest plots. *J Kans Entomol Soc* 72: 379-393.
Sanford, R; Paaby, P; Luval, J; Phillips, E. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic systems. *In* McDade, L; Bawa, K; Hespenheide, H; Hartshorn, G. Eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago, University of Chicago. p. 19-33.
Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *J Ecol* 87: 66-76.
Schedlbauer, J; Finegan, B; Kavanagh, K. 2007. Rain forest structure at forest-pasture edges in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 39: 578-504.
Schupp, EW; Frost, E. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21: 200-203.
Sesnie, SE; Gessler, PE; Finegan, B; Thessler, S. 2008. Integrating Landsat TM and SRTM-DEM derived variables with decision trees for habitat classification and change detection in complex neotropical environments. *Remote Sensing of Environment* 112: 2145-2159.
Sitoe, A. 2000. A patch-model for managed tropical lowland rain forests in Costa Rica. Ph. D. Turrialba, CR, CATIE. 157 p.
Sizer, N; Tanner, E. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland rainforest, Amazonia. *Biol Conserv* 91: 135-142.
Svenning, JC. 1999. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? *J Trop Ecol* 15: 355-366.
Svenning, JC. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Botanical Review* 67:1-53.
Underwood, A. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge, Cambridge University. 504 p.

Vandermeer, J; Stout, J; Risch, S. 1979. Seed dispersal of a common Costa Rican rain forest palm (*Welfia georgii*). *Tropical Ecology* 20: 17-26.
Wang, YO; Augspurger, CK. 2004. Dwarf palms and cyclanths strongly reduce Neotropical seedling recruitment. *Oikos* 107: 619-633.
Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J Ecol* 78: 356-373.
Williams-Linera, G; Domínguez-Gastelú, V; García-Zurita, M. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conserv Biol* 12: 1091-1102.
Zuidema, PA; Sayer, JA; Dijkman, W. 1997. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environ Conserv* 23: 290-297.

4 Efectos de la fragmentación de la población en la producción de frutos y semillas de dos especies arbóreas de bosque húmedo tropical del noroeste de Costa Rica

RESUMEN. Los estudios de los efectos de la fragmentación en la reproducción de especies arbóreas evidencian diferentes respuestas en la producción de frutos, la calidad y cantidad de semillas y el vigor de la progenie entre otras variables, cuyos factores determinantes parecen ser el grado de auto-incompatibilidad y la dependencia de polinizadores específicos, características intrínsecas de las especies, así como el grado de fragmentación del paisaje y la presencia en él de elementos que puedan facilitar el flujo de genes. El objetivo de este estudio fue explorar los efectos de la fragmentación en el éxito reproductivo de *Lecythis ampla* (Lecythidaceae) y *Vitex cooperi* (Verbenaceae), especies arbóreas maderables y de baja densidad natural (menos de un individuo por hectárea) con diferentes rasgos reproductivos, en un paisaje fragmentado de la zona sur del Corredor Biológico San Juan La Selva (noroeste de Costa Rica), comparándose tres condiciones de ubicación de los árboles: un bosque primario continuo bajo conservación, fragmentos de bosque primario bajo manejo y árboles aislados en pasturas. Para cada especie se compararon la fecundidad de los árboles y la calidad de semillas de los árboles en diferentes condiciones; adicionalmente, se comparó el número y tamaño de frutos de *L. ampla* y el vigor de la progenie de *V. cooperi.* Los resultados evidencian diferentes respuestas de estas especies a la fragmentación. La proporción de árboles fecundos de *L. ampla* fue significativamente mayor en el bosque primario continuo que en los fragmentos de bosque y los árboles fecundos en el bosque continuo tuvieron una media de frutos significativamente mayor que la de los árboles en las otras ubicaciones. Aunque el tamaño de los frutos y semillas de esta especie no presentó diferencias significativas entre las diferentes ubicaciones, tuvo mayor variabilidad en los árboles en pasturas. Asimismo, la ubicación de los árboles de *L. ampla* no influyó la cantidad de semillas por fruto, la proporción de semillas viables o el porcentaje y vigor de germinación, pero estos dos últimos parámetros tuvieron mayor variabilidad en los árboles en pasturas. La proporción de árboles fecundos de *V. cooperi* no mostró diferencias entre las diferentes ubicaciones, pero los árboles ubicados en el bosque continuo tuvieron una proporción mayor de semillas viables y un número medio de embriones por semilla significativamente mayores que los de los árboles ubicados en los fragmentos de bosque y pasturas. Sin embargo, las medias del tamaño y del peso de las semillas de árboles ubicados en fragmentos y en pasturas fueron mayores, así como el número de hojas de las plántulas, aunque ninguno de los otros parámetros del vigor de las plántulas de *V. cooperi* mostró relación alguna con la ubicación de los árboles madres. Se

concluye que la fragmentación del hábitat tiene efectos diferentes sobre el éxito reproductivo de estas especies, y que estos probablemente estén relacionados con diferentes grados de auto-incompatibilidad, especificidad de polinizadores y de estrategias reproductivas correspondientes a diferentes regímenes de perturbación del bosque de estas especies.

PALABRAS CLAVE: *Lecythis ampla*; *Vitex cooperi*; fragmentación; Corredor Biológico San Juan La Selva; bosque muy húmedo tropical; Costa Rica.

4.1 Introducción

La fragmentación puede afectar la reproducción de las especies arbóreas por la modificación de la comunidad y de los procesos ecológicos en los fragmentos de bosque, la reducción del número de individuos reproductivos y la modificación de la población y del comportamiento de los polinizadores nativos, efectos que pueden ser especialmente críticos si se combinan con los de la pérdida de hábitat y del aprovechamiento selectivo de madera. Una gran proporción de las especies de árboles tropicales comparten características que las hacen particularmente vulnerables a estos procesos: densidades muy bajas, alto grado de intolerancia a la auto-fecundación (ej. Kress y Beach 1994, Nason 2002, Ward et ál. 2005) y dependencia de polinizadores para el transporte de genes a largas distancias (Bawa et ál. 1985a). Así, los fragmentos de bosque y árboles aislados pueden experimentar reducción en el flujo de polen (Bawa 1990, Aizen y Feinsinger 1994a, Cascante et ál. 2002, Cunningham 2000) lo cual puede afectar negativamente la variabilidad genética (White et ál. 1999; Fuchs et ál. 2003), la producción de frutos y semillas (Cascante et ál. 2002, Fuchs et ál. 2003), el vigor de la progenie por el aumento de endogamia o de la auto-polinización (Cunningham 2000, Rocha y Aguilar 2001, Cascante et ál. 2002), y, en escenarios críticos de fragmentación y pérdida de hábitat, cambios en la estructura genética de las poblaciones remanentes por la pérdida de individuos reproductivos y de genotipos (Lowe et ál. 2005).

Los análisis de los estudios de la fragmentación de hábitat en el éxito reproductivo de especies arbóreas en paisajes tropicales fragmentados realizados en los últimos años (Lowe et ál 2005, Aguilar et ál. 2006, Aizen 2007) sugieren una fuerte individualidad de los efectos en la ecología reproductiva en las especies arbóreas, con un amplio rango de respuestas en función de su grado de auto-incompatibilidad y de la especificidad de polinizadores y de las condiciones del paisaje. Por ejemplo, White et ál. (2002) y Dick et ál. (2003), en estudios que documentan el flujo de polen por análisis de paternidad, resaltan las redes de flujo de genes que pueden existir para algunas especies a distancias menores de 10 km, para las cuales fungen como nodos los fragmentos de bosque y los árboles fuera del

bosque, elementos clave para el mantenimiento de la diversidad genética (Boshier 2004) . También existe la posibilidad de que algunos elementos de los paisajes modificados por la actividad humana faciliten la polinización. Dick (2001) documentó la co-ocurrencia de abejas nativas y exóticas (Meliponini y *Apis mellifera scutellata*) polinizando árboles de *Dinizia excelsa* (Fabaceae) en fragmentos de bosque en la Amazonia brasileña; sólo las primeras polinizaron los árboles de bosque continuo y las últimas fueron casi las únicas visitantes de árboles aislados en pasturas, lo cual refleja su mayor capacidad para cubrir distancias grandes sobre hábitats agrícolas. Los análisis genéticos mostraron que las tasas de intercambio de polen permanecieron altas en árboles aislados (cerca del 95%), aunque en ellos la auto-fertilización fue mayor que en los árboles de los otros dos hábitats. Los árboles en pasturas y fragmentos produjeron tres veces más semillas que aquellos en bosques continuos, lo que Dick (op. cit.) interpretó como una consecuencia de la mayor disponibilidad de luz.

Los resultados de los estudios realizados en el sector sur del Corredor Biológico San Juan – La Selva (CBSJLS) en el noroeste de Costa Rica, también presentan respuestas específicas a los efectos de fragmentación. Rodríguez (2000) encontró que la producción de frutos y la viabilidad de semillas de dos especies dioicas y por lo tanto alogámicas (*Virola koschnyi* y *Simarouba amara*) producidos en dos fragmentos bajo manejo forestal (117 y 137 ha) no fueron menores que las encontradas en bosque continuo (EBLS); él consideró como principal factor de este resultado la permanencia en el paisaje de polinizadores capaces de desplazarse al menos 300 m sobre una matriz compuesta principalmente por pasturas y áreas semi-urbanas. Flores -Llampa (2004) evaluó el efecto de la fragmentación en la producción de frutos de *Quararibea ochrocalyx* (Bombacaceae, especie de bosque maduro), comparando también observaciones realizadas en cuatro fragmentos bajo manejo del área de estudio (41 – 117 ha) y en la EBLS. Como en el caso anterior, la ubicación de los árboles no provocó variaciones relevantes en la producción de frutos, pero sí afectó su periodo de maduración, reduciendo la duración del proceso en los fragmentos de bosque. En un estudio posterior de *Dipteryx panamensis* (Fabaceae, especie hermafrodita), Hanson et ál. (2008) determinaron mediante marcadores moleculares el aumento de la longitud de los movimientos de polen en función a la progresiva fragmentación de los hábitats donde se ubicaron las poblaciones evaluadas: bosque continuo (EBLS) (240 m), fragmentos de bosque (343 m), pasturas adyacentes a los fragmentos (317 m) y pasturas distantes (557 m como media, máxima de 2.3 km), pero también una mayor varianza en la frecuencia de movimientos de polen relacionada a la alteración del hábitat, lo que sugiere la alteración de las condiciones de polinización. Estos autores comprobaron la disminución de las tasas de

intercambio de polen en los árboles adultos en pasturas, la disminución de la diversidad genética y la mayor autocorrelación espacial entre su progenie, así como una asimetría del flujo de polen entre las pasturas y los fragmentos de bosque adyacentes; concluyendo que las largas distancias a la cual se dispersa el polen contribuyen al flujo genético de *D. panamensis* en este paisaje, pero que a largo plazo las poblaciones en pasturas tienen riesgo de erosión genética.

Este estudio explora los efectos de la fragmentación en la ecología reproductiva de dos especies arbóreas maderables y de baja densidad natural (menos de un individuo por hectárea) como parte de un proyecto de investigación a largo plazo en fragmentos de bosques tropicales de bajura bajo manejo en el área mencionada.

4.2 Métodos

4.2.1 Especies

Lecythis ampla Miers (Lecythidaceae) es un árbol emergente que ocurre sólo en el bosque muy húmedo tropical, en ambientes donde la precipitación es superior a los 3500 mm anuales (Flores 1994). La especie se distribuye en la vertiente atlántica de América Central - desde el sur de Nicaragua hasta el Darién en Panamá - y en el noroeste de América del Sur - desde el valle del río Magdalena hasta la costa norte de Ecuador (Mori y Prance 1981). En Costa Rica ocurre en la vertiente atlántica norte y sur entre 0 y 800 msnm (Flores 1994). *L. ampla* es clasificada como generalista y dependiente de bosque (Finegan et ál. 1999). Su madera es apreciada por su durabilidad, densidad y apariencia para construcciones estructurales, muebles y herramientas (Flores y Obando 2003). Se le considera una especie rara (0.9 árboles con dap ≥ 5 cm / hectárea) en los bosques naturales del área de estudio (Gallego y Finegan 2004), y una especie amenazada de extinción por su tala indiscriminada y la baja abundancia de su regeneración natural (FAO 1981 citado por National Research Council 1991, Jiménez 1993); pero, al menos en Costa Rica, su extracción no está vedada.

Las flores de *L. ampla* son hermafroditas, y como otras flores zigomórficas de la familia, tienen estructuras especializadas para atraer, acomodar y recompensar a polinizadores específicos y restringir el acceso de otros insectos al néctar (Mori et ál. 1978). Las del género son polinizadas por abejas euglosinas medianas o grandes, abejas carpinteras (*Xylocopa,* Anthophoridae) o abejorros (*Bombus,* Apidae) (Mori y Prance 1990). La floración es sincrónica y ocurre entre mayo y julio (Flores 1994) poco después de la producción de hojas nuevas al inicio de la estación húmeda (Mori y Prance 1990). Es probable que, como otras especies de la familia, *L. ampla* sea auto-incompatible (Mori y Prance 1981). Los pixidios son anuales, su maduración dura aproximadamente 10 meses y tienen alta

variabilidad de tamaño (20 - 30 cm de largo, 15 - 20 de diámetro) y forma (Mori y Prance 1981, Flores 1994); son producidos en números reducidos (1 – 7 por árbol, aunque en este estudio se han observado dos árboles en la Estación Biológica La Selva y con dap > de 120 cm que produjeron 30 o más frutos). Los pixidios vacíos caen después de que las semillas ariladas han sido dispersadas o depredadas por roedores y murciélagos, entre otros vertebrados (Guariguata 2000, Vargas 2000). Cada fruto contiene 36 semillas en promedio, de las cuales 25% son abortivas; las que están bien desarrolladas miden entre 5 - 5.5 cm de largo y 2.5 -3.0 de diámetro, hay cerca de 150 -160 semillas por kilo considerando un contenido de humedad de 48%; su viabilidad disminuye cuando pierden más del 10% de humedad (Flores 1994); su comportamiento se considera recalcitrante (Flores 2002a). La germinación es hipógea y la plántula fanerocotilar (con los cotiledones expuertos), la emergencia de la radícula se inicia a los dos meses y la de la plúmula a los siete, considerándose que el embrión tiene un periodo de dormancia innata (Flores 1994).

Vitex cooperi Standl. (Verbenaceae) es un árbol emergente con un rango de distribución menos restringido que *L. ampla*: ocurre en varias zonas de vida, desde el bosque húmedo tropical hasta bosque el bosque pluvial premontano y en ambientes con precipitación superior a los 2500 mm anuales, según se deduce de la ubicación de los sitios de colección mencionados por Flores y Obando (2003) en Costa Rica (ITCR 2004). *V. cooperi* se distribuye tanto en la vertiente atlántica (desde el sur de Belice hasta el canal de Panamá) como en la pacífica (desde el sur de Nicaragua hasta el Darién en Panamá) de América Central y en el extremo noroeste de América del Sur (Antioquia, Colombia); en Costa Rica se distribuye en las cordilleras de Guanacaste y Tilarán, el Pacífico central y sur, y en la zona atlántica norte y sur, entre 0 y 1200 m (Flores y Obando 2003). Aunque su madera se raja con facilidad, puede utilizarse en construcción estructural (Flores y Obando 2003). La especie está clasificada como heliófita durable y dependiente de bosque (Finegan et ál. 1999), pero por la abundancia de individuos en diferentes estadios de desarrollo en los potreros del área de estudio observada durante el trabajo de campo, parece no pertenecer a esta última categoría. Se le considera una especie rara (0.37 árboles con dap ≥ 5 cm / hectárea) en los bosques naturales del área de estudio (Gallego y Finegan 2004). *V. cooperi* es considerada como una especie amenazada, por la declinación del número de sus individuos maduros y la fragmentación de su población (Nelson 1998), pero su extracción tampoco está restringida en Costa Rica por vedas u otros mecanismos de conservación.

Las flores de *V. cooperi* son hermafroditas (Flores y Obando 2003) y polinizadas por abejas medianas (Bawa et ál. 1995a), incluyendo aquellas del género *Melipona* (Thiele 2002) y, al

menos en los árboles de potrero, por *Apis mellifera,* según observaciones realizadas durante este estudio. La floración ocurre de mayo a julio, habiéndose observado en algunos individuos una segunda floración en febrero. Los experimentos de polinización controlada realizados por Bawa et ál. (1985b) en flores de cinco individuos en La Selva sugieren que esta especie es auto-incompatible, aunque estudios posteriores con el uso de marcadores moleculares de otras especies del género [*V. lucens* en Nueva Zelanda (Barrell et ál. 1997) y *V. keniensis* y *V. fischeri* en África Oriental (Ahenda 1999)] sugieren que esta auto-incompatibilidad es al menos parcial. Las drupas son elipsoides, carnosas, dulces y comestibles, moradas o negruzcas al madurar y contienen un endocarpo duro con 3 ó 4 celdas para un embrión cada uno (Flores y Obando 2003). Según observaciones y mediciones realizadas durante este estudio, los miden entre 1 y 2 cm de diámetro aproximadamente, son producidos masivamente y consumidos por una amplia variedad de aves y mamíferos. La mayor parte (82%) de los endocarpos (asumidos como semillas de aquí en adelante) contiene un embrión, aunque pueden llegar a contener hasta cuatro y muy pocos (2%) no contienen ninguno; los endocarpos miden entre 0.6-1.4 cm de largo y 0.4-0.8 de diámetro, y hay aproximadamente 8400 por kilo a 6% de contenido de humedad, condición a la cual conservan viabilidad por al menos dos meses. La emergencia de la radícula se inicia a partir de la segunda semana y el de la plúmula a la cuarta, según las observaciones realizadas en vivero. La germinación es epigea y la plántula fanerocotilar (Flores 2002b).

4.2.2 Área de estudio

El estudio fue conducido en el sector sur del CBSJLS en el noroeste de Costa Rica. El relieve de la zona oscila entre 0 y 300 msnm, predominando los suelos Ultisoles e Inceptisoles (ITCR 2004), el promedio de la temperatura del aire es 25.8 °C con pequeñas variaciones mensuales; la precipitación anual promedio es 3962 mm, la cual se distribuye a lo largo del año sin una estación seca propiamente dicha (Sanford et ál. 1994). La vegetación primaria es bosque lluvioso tropical de bajura, con un dosel que alcanza los 35 m dominado por *Pentaclethra macroloba* y alta abundancia de palmas de subdosel (*Welfia georgii*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*) (Hartshorn y Hammel 1994, Ramos y Finegan 2006, Sesnie et al. 2008). El paisaje es fragmentado *sensu* McIntyre y Hobbs (1999), con sólo el 48% de la cobertura natural forestal original, inserta en un mosaico de cultivos comerciales y pasturas (Sesnie et al. 2008). El mayor sector de bosque primario continuo (845 ha) está dentro de la Estación Biológica La Selva (EBLS), reserva adyacente al Parque Nacional Braulio Carrillo (categoría II UICN). El manejo forestal sostenible es promovido por una organización no gubernamental, la Fundación para el Desarrollo y

Conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR) en fragmentos de bosque localizados dentro de propiedades privadas. La extensión de los fragmentos seleccionados para este estudio varía entre 21 y 344 ha (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Características de los sitios de estudio (bosque primario continuo y fragmentos de bosque primario) en el sur del Corredor Biológico La Selva, Costa Rica.

Lugar	Área bosque primario (ha)	Densidad estimada (número / ha) de individuos de las especies estudiadas (individuos con dap ≥ 60 cm) [a]	
		Lecythis ampla	*Vitex cooperi*
La Selva	845[b]	0.10	0.06
Alvarado	17	0.06	0.06
Guerrero	< 20	0.03	---
Ladrillera 1	41	0.07	0.03
Ladrillera 2	21	0.10	0.10
Ladrillera 3	39	0.03	0.13
Paniagua	143	0.02	0.01
Pineda	< 20	0.03	---
Rojomaca	117	0.02	0.00
Selva Verde	202	0.01	0.01
Starke	344	0.01	---
Tirimbina	80	---	0.03
Víquez	46	0.00	0.04

[a] Datos provenientes de: inventarios de los planes de manejo forestal realizados por FUNDECOR (Alvarado, Pineda, Starke, Víquez), parcelas de investigación (Gallego 2002) (Ladrillera 1, Ladrillera 3, Paniagua, Rojomaca y Selva Verde), OET (La Selva) y mediciones de campo (Guerrero, La Selva y Ladrillera 2)
[b] El área es adyacente al PN Braulio Carrillo

4.2.3 Muestreo de árboles

Para comparar los efectos de la fragmentación del bosque en la ecología reproductiva de ambas especies, se seleccionaron árboles que tuvieran frutos, al menos 60 cm de dap - para garantizar la selección de individuos adultos y remanentes de bosque en los hábitats alterados - y buena condición fitosanitaria en tres lugares: el bosque primario bajo conservación de la EBLS, fragmentos de bosque primario con uso forestal y potreros. La selección de árboles en pasturas consideró sólo aquellos que estuvieron al menos 250 m de otros árboles conespecíficos, en los otros hábitats se seleccionaron árboles distanciados de otros conespecíficos en al menos 150 m para reducir la posibilidad de colectar semillas de árboles emparentados, tomando en cuenta la información disponible relacionada a los dispersores de semillas de ambas especies o de especies similares en bosque húmedo tropical. Guariguata et ál. (2000) reportó una distancia máxima de dispersión de semillas de

L. ampla de 7.5 m por roedores en la EBLS; este autor cita a Peres et ál. (1997) quienes encontraron semillas de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) dispersadas por roedores hasta 25 m del árbol progenitor. *Artibeus jamaicensis* (Stenoderminae) y *Carollia perspicillata* (Carollinae), murciélagos frugívoros abundantes en la zona (Timm 1994) y probables dispersores de *Lecythis* y *Vitex* respectivamente, tienen distancias de vuelo usuales entre 60 m y 200 m (Morrison 1983, Fleming 1983).

Se seleccionaron 20 árboles madres de *L. ampla* (7 en la EBLS, 7 en fragmentos de bosque y 6 en potreros) y 42 de *V. cooperi* (14 en la EBLS, 14 en fragmentos de bosque y 14 en potreros), aunque fueron considerados 55 árboles de la primera especie para el análisis de producción de frutos por árbol, verificando el número de frutos mediante examen visual con binoculares. Se recogió información de cada árbol materno (dap, iluminación, altura a la base de la copa y aspectos fenológicos) y de su ubicación (latitud y longitud, uso del suelo). La información de árboles conespecíficos fue verificada mediante los mapas de inventario elaborados por FUNDECOR para los fragmentos bajo manejo, recorridos sistemáticos en el campo y en el caso de *Lecythis ampla,* con el apoyo de información del SIG de la EBLS; de no disponerse mapas de inventario, la densidad de individuos por hectárea con dap ≥ 60 cm se calculó con la extensión *Spatial Analyst* de ArcView.

4.2.4 Medición de parámetros de árboles, frutos, semillas y plántulas

La producción de frutos se estimó mediante dos variables: fecundidad del árbol como una variable categórica con dos valores posibles (fecundo: con al menos un fruto, no fecundo: sin frutos) y número de frutos como una variable discreta (conteo del número total de frutos), esta última variable fue sólo medida para *L. ampla*. La mejor época de colecta de frutos fue determinada mediante consultas a informantes locales y visitas a campo. Los frutos fueron colectados durante los respectivos periodos de fructificación durante el año 2004 (haciendo un seguimiento fenológico para evitar la colección de frutos inmaduros o su pérdida por depredación) directamente de la copa de los árboles con ayuda de un escalador, aunque también se consideraron pixidios vacíos de *L. ampla* colectados del suelo al final del periodo de fructificación que no mostraran evidencia alguna de putrefacción, es decir, de pertenecer a un periodo de fructificación previo. El tamaño de frutos, variable considerada sólo para *L. ampla*, se estimó mediante el volumen interno, altura, diámetro y peso, medidas después de secarlos al horno durante 10 días, para que alcanzaran dimensiones estables. Para cada fruto de *L. ampla* colectado entero, se contaron las semillas viables y abortivas (semillas aplastadas, mal formadas o reducidas en tamaño y peso).

Las semillas de ambas especies fueron extraídas de frutos maduros en laboratorio; en el caso de *L. ampla*, simplemente retirando el opérculo del pixidio y las semillas, y en el de *V. cooperi*, removiendo la pulpa de las bayas mediante el proceso de lavado descrito por Rachmawati et ál. (2002) para *Gmelina arborea*. Se midió el largo y ancho de todas las semillas colectadas de *L. ampla* y de 48 semillas de *V. cooperi* por árbol con un calibrador y se pesaron en una balanza de precisión. Se contó el número de embriones por endocarpo de una muestra adicional de 20 semillas por árbol de *V. cooperi,* calificándose como semillas no viables aquellas que no contuvieron ningún embrión. Las semillas fueron establecidas para su germinación bajo condiciones de invernadero en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) en Turrialba, Costa Rica, lugar dentro del rango ecológico de distribución original de ambas especies (Nelson Zamora, comunicación personal); el invernadero tuvo un rango de temperatura entre 13 y 31 °C (promedio 25°C) según observaciones tomadas durante el experimento y humedad relativa promedio de 70%. Todas las semillas previamente medidas fueron incluidas en este experimento, las de *L. ampla* fueron sembradas en bandejas de arena esterilizada ubicadas al azar en dos mesas del invernadero. Las de *V. cooperi* fueron sembradas directamente en bolsas con tierra tamizada con una capa de arena esterilizada de 1 cm de espesor en la superficie y ubicadas al azar en cuatro mesas del mismo invernadero. Para evitar infecciones por hongos, ambos tipos de semillas fueron tratadas previamente a la siembra con una solución acuosa al 3% de un fungicida sistémico y protector (Vitavax 40 WP, Bayer). La humedad de las bandejas y bolsas se mantuvo constante para evitar la desecación. La duración de la prueba de germinación fue de 60 días para *V. cooperi* y de 210 para *L. ampla*. Para ambas especies, la semilla fue considerada como germinada cuando la radícula hubo emergido en forma evidente y presentara aproximadamente 2 mm de largo, el porcentaje de germinación (%G) se asumió como la cantidad porcentual de semillas de una muestra que al final de la prueba de germinación ha mostrado la emergencia de su radícula, y ésta es de no menos de 2 mm de largo (Müller 1997). Se calculó el valor pico de germinación (VP, Czabator 1962) como una variable que reflejara la velocidad de germinación, a partir del cociente de porcentaje acumulado y el número de días correspondiente (Müller 1997).

Se midieron parámetros del desarrollo de las plántulas de *V. cooperi* (ancho y largo de la hoja mayor, altura, diámetro de cuello y número de pares de hojas) a los 42 días de su siembra; los de las plántulas de *L. ampla* no fueron medidos por la larga duración de su proceso de germinación y desarrollo.

4.2.5 Análisis de datos

La diferencia de proporción de árboles fértiles por hábitat fue examinada mediante la prueba para la diferencia de proporciones, que contrasta la hipótesis de igualdad de proporciones de éxito en dos poblaciones reportando, valores *p* obtenidos de la distribución del estadístico de Fisher (InfoStat 2008a). El efecto del hábitat (bosque natural bajo protección, fragmentos de bosque bajo manejo y árboles en potrero) en el número de frutos por árbol de *L. ampla* fue examinado usando análisis de varianza (ANAVA) para un diseño completamente aleatorizado según el siguiente modelo: $Y_{ij} = \mu + H_i + \beta D_{ij} + \varepsilon_{ij}$; donde Y_{ij} es el número de frutos por árbol, μ la media general, H_i el efecto del hábitat i, β la tasa de cambio en Y frente al cambio unitario del dap, D_{ij} es la covariable dap del árbol *j* en el hábitat *i* y ε_{ij} el término de error distribuido N $(0;\sigma^2)$. El modelo de diseño completamente aleatorizado fue utilizado para las variables que por representar proporciones de características de semillas o plántulas utilizan los árboles como unidad de análisis (%G y VG de ambas especies, % de semillas viables, promedio de embriones en semillas y % de mortalidad de plántulas de *V. cooperi*) utilizando covariables relacionadas a las características del árbol madre de tener estas un efecto significativo. El efecto del hábitat en los parámetros de los frutos de *L. ampla* (volumen, altura, diámetro, número de semillas) consideró el efecto del árbol madre en el modelo del ANAVA de la siguiente manera: $Y_{ij} = \mu + H_i + Aj\ (H_i) + \varepsilon_{ij}$; donde Yi_j es el parámetro del fruto, μ la media general, H_i el efecto del hábitat i, A_j (H_i) el efecto del árbol *j* dentro del hábitat *i* y ε_{ij} el término de error distribuido N $(0;\sigma^2)$. El modelo para analizar el efecto del hábitat en los parámetros de las semillas de ambas especies y plántulas de *V. cooperi* fue igual al utilizado para los parámetros de frutos de *L. ampla*, pero incluyó, para las semillas de *L. ampla*, el diámetro del fruto como covariable para controlar efectos asociados al fruto. Los valores derivados de conteos (número de frutos por árbol y semillas por fruto, pares de hojas) y proporciones (porcentaje de semillas viables y de semillas germinadas, porcentajes de mortalidad de plántulas) fueron transformados previamente a los ANAVA correspondientes usando las funciones de raíz cuadrada y arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción respectivamente, según lo recomendado por Underwood (2004) para normalizar su distribución. Cuando se comprobó la existencia de diferencias entre los hábitats, se utilizó la prueba LSD de Fisher para la comparación múltiple de medias. Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el programa InfoStat/P (InfoStat 2008b).

4.3 Resultados

4.3.1 Producción de frutos

La proporción de árboles fecundos de *L. ampla* fue 0.80 (12 de 15 árboles) en el bosque continuo (EBLS), 0.20 (7 de 20) en los fragmentos de bosque bajo manejo (FBM) y 0.60 (12 de 20) en las pasturas (P); siendo la diferencia de la proporción de árboles fecundos entre la EBLS y los FBM (0.45) significativa (P = 0.015); todos los árboles revisados de *V. cooperi* (42 en total, 14 en cada hábitat) produjeron frutos (Figura 4.1).

La media de número de frutos producidos por árboles de *L. ampla* en el bosque continuo fue significativamente mayor (ANCOVA, F = 10.87, P = 0.0372; LSD Fisher < 0.05; Cuadro 4.2, Figura 4.2) que en los otros hábitats, el dap del árbol madre tuvo una relación positiva (coeficiente = 0.01) y significativa (P = 0.001) con esta variable, aumentando la precisión del análisis. Aunque este rasgo no fue cuantificado en el estudio para *V. cooperi* en términos de número de frutos por árbol, tomando como base las observaciones cualitativas de los árboles durante su observación fenológica se puede afirmar que la mayoría de los árboles en P produjeron al menos el doble de frutos que los ubicados en la EBLS.

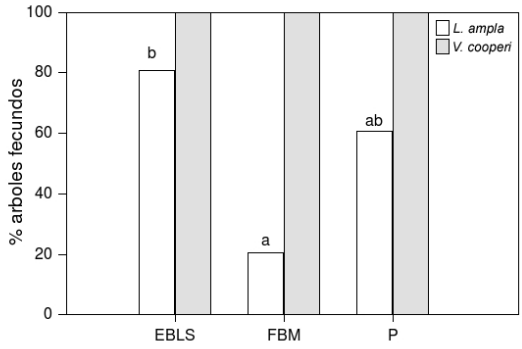

Figura 4.1. Proporción de árboles fecundos de *Lecythis ampla* y *Vitex cooperi* en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica

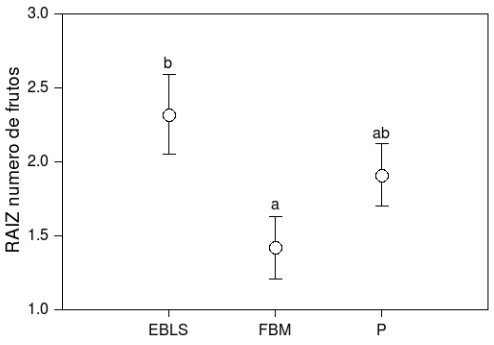

Figura 4.2. Media y EE de frutos por árbol de *L. ampla* en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica

EBLS: bosque continuo Estación Biológica La Selva, FBM: fragmentos bajo manejo, P: pasturas

Todas las variables relacionadas al tamaño de los frutos de *L. ampla* (volumen, altura, diámetro y peso) mostraron diferencias significativas, siendo siempre las medias de aquellas provenientes de los FBM mayores que las de los provenientes de los P, y en tres casos (volumen diámetro y peso) también mayores que las medias de los frutos de los árboles provenientes de la EBLS (ANAVA, F = 12.54; F = 13.89; F = 15.09; F = 13.42; P < 0.001 en todas las pruebas; LSD Fisher < 0.05) (Cuadro 4.2, Figura 4.3).

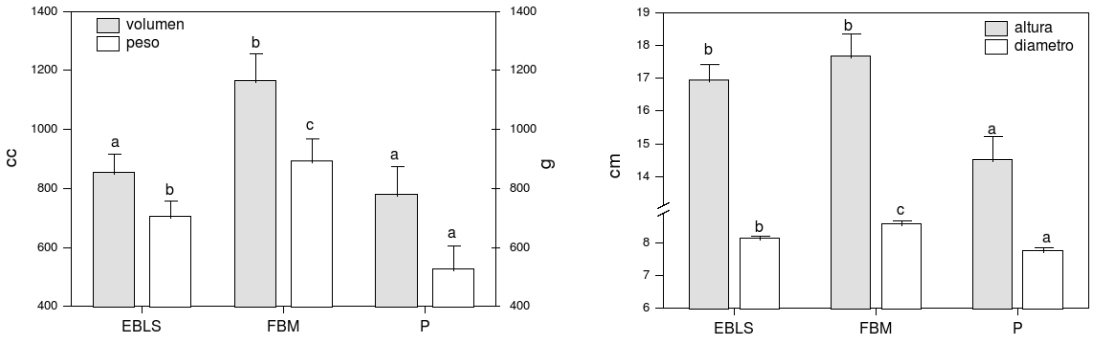

Figura 4.3. Media y EE de diferentes parámetros de frutos de *L. ampla* en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica

EBLS: bosque continuo Estación Biológica La Selva, FBM: fragmentos bajo manejo, P: pasturas

4.3.2 Producción de semillas

El hábitat no tuvo efectos sobre la media de semillas por fruto ni sobre la proporción de semillas no viables de *L. ampla*; siendo la media de embriones por endocarpo de *V. cooperi* significativamente mayor en los árboles de la EBLS (ANAVA, F = 7.11, *P* = 0.0023, LSD Fisher < 0.05) y la proporción de endocarpos sin embrión por árbol de esta especie significativamente mayor en los árboles ubicados en FBM y P (ANAVA, F = 7.67, *P* = 0.0015, LSD Fisher < 0.05) (Cuadro 4.2, Figura 4.4).

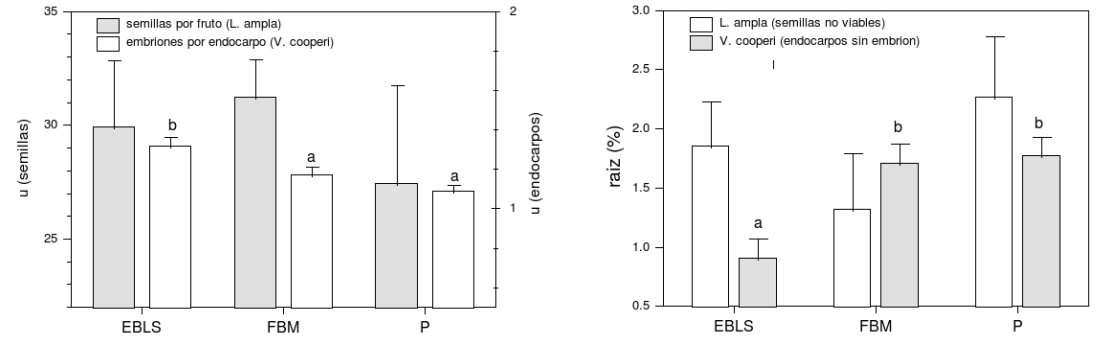

Figura 4.4. Media y EE de parámetros relacionados a la producción de semillas de *L. ampla* y *V. cooperi* en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica

EBLS: bosque continuo Estación Biológica La Selva, FBM: fragmentos bajo manejo, P: pasturas

Las semillas producidas por los árboles de *L. ampla* en FBM fueron significativamente más largas (ANAVA, *F* = 3.26 , *P* < 0.001; LSD Fisher < 0.05), anchas (ANAVA, *F* = 6.45, *P* = 0.0017; LSD Fisher < 0.05) y pesadas (ANAVA, *F* = 89.65, *P* < 0.001; LSD Fisher < 0.05) que las producidas en los otros hábitats, además, las semillas provenientes de la EBLS también fueron más largas y pesadas que las de árboles en P. En cambio, las semillas (endocarpos) producidas por los árboles de *V. cooperi* ubicados en FBM y P fueron

significativamente más anchas (ANAVA, *F* = 6.45, *P* = 0.01; LSD Fisher < 0.05) y pesadas (ANAVA, *F* = 5.82, *P* = 0.0068; LSD Fisher < 0.05) que las producidas por los árboles de la EBLS; la longitud de las semillas siguió el mismo patrón pero sin una diferencia estadísticamente significativa (ANAVA, *F*= 3.26, *P* = 0.0740) (Cuadro 4.2, Figura 4.5).

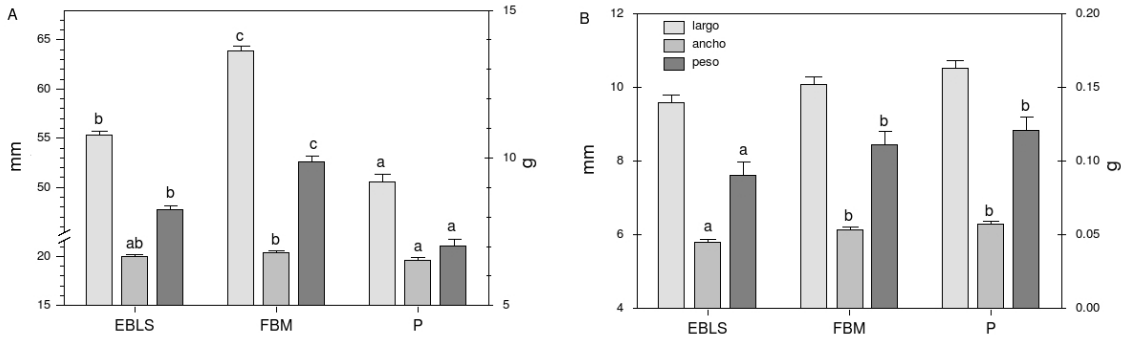

Figura 4.5. Media y EE de dimensiones de semillas de *L. ampla* (A) y *V. cooperi* (B) en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica

La capacidad de germinación de las semillas de *L. ampla* y *V. cooperi*, según las medias de porcentaje y vigor de germinación, no presentó diferencias entre los hábitats de origen (Cuadro 4.2, Figura 4.6).

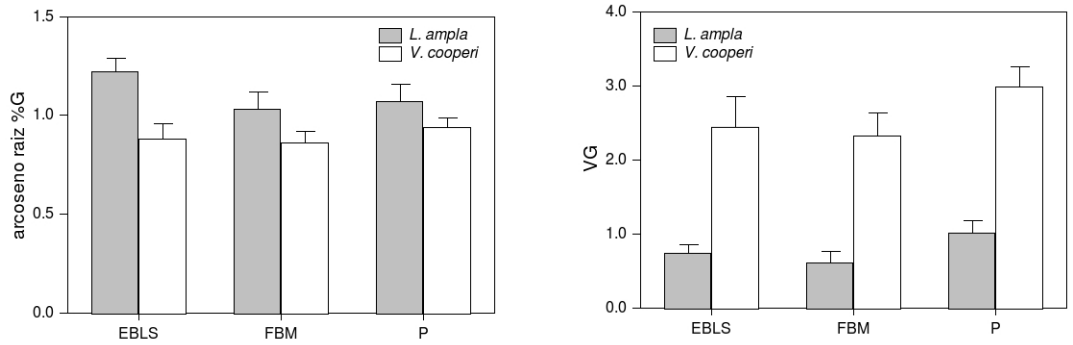

Figura 4.6. Media y EE de porcentaje y vigor de germinación de semillas de *L. ampla* y *V. cooperi* en diferentes hábitats del sector sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva, Costa Rica

4.3.3 Desempeño de plántulas

Las plántulas de *V. cooperi* provenientes de semillas de bosque continuo mostraron un mayor número medio de pares de hojas a los 42 días de siembra (ANAVA, F = 5.17, *P* = 0.0102; LSD Fisher < 0.05). La mortalidad de las plántulas a los 42 días de siembra, al igual que otros parámetros (altura de la plántula, longitud y ancho de la hoja mayor), fue similar para los tres sitios de origen.

Cuadro 4.2. Medias ± EE de variables evaluadas en individuos de *L. ampla* y *V. cooperi* en diferentes ubicaciones

unidad	variable	EBLS		FBM		P		P > F
Lecythis ampla								
árbol	frutos (u)	(6.4)	2.32 ± 0.27 b	(1.9)	1.42 ± 0.21 a	(3.6)	1.91 ± 0.21 ab	0.0372
frutos	volumen (cc)		847.33 ± 68.32 a		1159.67 ± 96.6 b		772.86 ± 100 a	<0.0001 *
	altura (cm)		16.88 ± 0.53 b		17.61 ± 0.75 b		14.46 ± 0.78 a	<0.0001 *
	diámetro (cm)		8.09 ± 0.11 b		8.52 ± 0.15 c		7.69 ± 0.16 a	<0.0001 *
	peso (g)		699.72 ± 57.51 b		886.69 ± 81.34 c		521.39 ± 84.19 a	<0.0001 *
	semillas (u)		29.83 ± 3.00		31.13 ± 1.74		27.38 ± 4.38	0.7466
	sem. no viables (%)	(4.6)	1.84 ± 0.39	(3.8)	1.30 ± 0.49	(8.3)	2.25 ± 0.53	0.4295
semillas	largo (mm)		55.30 ± 0.50 b		63.80 ± 0.60 c		50.50 ± 0.80 a	<0.0001 *
	ancho (mm)		20.00 ± 0.20 ab		20.04 ± 0.20 b		19.60 ± 0.30 a	0.0017 *
	peso (g)		8.20 ± 0.17 b		9.85 ± 0.21 c		6.99 ± 0.25 a	<0.0001 *
	G (%)	(83.7)	1.21 ± 0.08	(72.8)	1.02 ± 0.10	(75.7)	1.06 ± 0.10	0.3700
	VG		0.71 ± 0.15		0.58 ± 0.19		0.99 ± 0.19	0.3530
Vitex cooperi								
semillas	embriones (u)		1.31 ± 0.05 b		1.16 ± 0.05 a		1.08 ± 0.04 a	0.0023 *
	sem. no viables (%)	(0.5)	0.89 ± 0.18 a	(3.1)	1.69 ± 0.18 b	(2.9)	1.76 ± 0.17 b	0.0015 *
	largo (mm)		9.63 ± 0.33		10.08 ± 0.29		10.48 ± 0.28	0.0740
	ancho (mm)		5.74 ± 0.12 a		6.10 ± 0.11 b		6.27 ± 0.10 b	0.0138 *
	peso (g)		0.09 ± 0.01 a		0.11 ± 0.01 b		0.12 ± 0.01 b	0.0068 *
	G (%)	(57.4)	0.87 ± 0.09	(55.9)	0.85 ± 0.07	(62.4)	0.93 ± 0.06	0.6764
	VG		2.41 ± 0.44		2.30 ± 0.34		2.96 ± 0.30	0.3177
plántulas (42 días)	largo hoja > (cm)		4.24 ± 0.15		4.12 ± 0.14		4.28 ± 0.14	0.7320
	ancho hoja > (cm)		1.95 ± 0.07		1.92 ± 0.07		1.94 ± 0.07	0.9377
	pares de hojas (u)		1.15 ± 0.14 b		0.86 ± 0.13 ab		0.54 ± 0.13 a	0.0102 *
	altura (cm)		4.36 ± 0.17		3.86 ± 0.16		3.90 ± 0.16	0.0736
	mortalidad (%)	(0.11)	0.29 ± 0.06	(0.07)	0.18 ± 0.05	(0.12)	0.32 ± 0.05	0.1782

EBLS: Estación Biológica La Selva, FBM: fragmentos bajo manejo, P: potreros, G (%): porcentaje de germinación; VG: vigor de germinación

Medias con letras distintas entre categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes (LSD Fisher α = 0.05).

Los valores originales de las medias son mostrados entre paréntesis cuando fueron transformados

4.4 Discusión

Partiendo del supuesto de que exista mayor parentesco entre árboles cercanos cuando la dispersión de semillas y el movimiento de polen son limitados, aun en condiciones naturales (Hardesty 2005, Hanson et ál. 2008), es probable que los árboles de *L. ampla* y *V. cooperi* ubicados en bosque continuo tengan una menor probabilidad de recibir polen de árboles potencialmente emparentados que la que tienen los árboles ubicados en hábitats con menor densidad de individuos; lo anterior puede inferirse a partir de: 1) la mayor proporción de árboles fecundos y la mayor producción media de frutos por árbol en la primera especie en dicho hábitat, y 2) las mayores proporciones de semillas viables y embriones por semilla y del mejor desempeño de la progenie proveniente de árboles de la segunda también en dicho hábitat. Lo anterior puede relacionarse con los hábitos de sus respectivos polinizadores.

Mori y Prance (1987) mencionan la reducción drástica de la producción de frutos de individuos de *Bertholletia excelsa*, lecitidácea amazónica y con polinizadores de los mismos géneros que *Lecythis*, en plantaciones establecidas lejos de bosques naturales, aunque sin precisar distancias. Los polinizadores de *Lecythis* son capaces de recorrer largas distancias: las euglosinas (las principales polinizadores del género, según Mori y Prance (op. cit.), son abejas que forrajean solas o en grupos pequeños y que visitan las mismas plantas repetidamente a lo largo de una ruta de forrajeo, son capaces de realizar vuelos de hasta 23 km y de al menos 5 km sobre terrenos no boscosos, según documentó Janzen (1971). *Xylocopa* y *Bombus*, abejas que también forrajean visitando repetidamente el mismo grupo de plantas, tienen distancias de forrajeo de hasta 1.2 km (Roubik 1989 citado por Degen y Roubik 2004). El promedio de la distancia entre fragmentos de bosque en el área de estudio es cerca de 200 m (Ramos y Finegan op. cit.), y el árbol de *L. ampla* fecundo más aislado de la población estuvo al menos a 250 m del fragmento de bosque más cercano; ambas distancias caben dentro del rango de forrajeo de los polinizadores mencionados. Las abejas melipónidas, supuestas polinizadoras de *V. cooperi*, son sociales y generalistas, y tienen un rango de forrajeo de 1.2 a 1.7 km (Araújo et ál. 2004) y, al menos las del género *Trigona*, comparten o compiten por recursos forrajeros con *Apis mellifera* en paisajes tropicales (Dick 2001).

La diferencia en la probabilidad de fertilización de los árboles de *L. ampla* en diferentes hábitats tiene al menos cuatro posibles explicaciones: 1) la restricción del movimiento de algunas especies por el cambio de hábitat; por ejemplo Oliveira (2001 citado por Powell y Powell 1987) menciona que cuatro especies de euglosinas no cruzaron 100 m de pastura

que separaba el bosque continuo de un fragmento de bosque cerca de Manaos (Amazonia brasileña), aunque este resultado es argumentado por Tonhasca et ál. (2003) por provenir de un estudio conducido poco después de que ocurrió la fragmentación lo cual habría afectado temporalmente la población local de euglosinas; a su vez, Tonhasca et ál (op. cit.) documentan movimientos de euglosinas de hasta 1200 m de distancia entre fragmentos de la Mata Atlántica brasileña, 2) el el cambio de la composición de la comunidad de polinizadores en los diferentes hábitats, particularmente de euglosinas (de Oliveira 2001), 3) la concentración de euglosinas en lugares con mayor disponibilidad de recursos forrajeros (Tonhasca et ál. 2002) y 4) la polinización no efectiva con polen proveniente del mismo árbol por las visitas repetidas a flores de un mismo individuo en hábitats de reducida densidad (comportamiento reportado para abejas *Trigona* por Ghazoul y McLeish 2001).

Esta última razón estaría relacionada también con la ausencia de diferencias entre las medias de los parámetros de los frutos (cantidad de semillas y proporción de semillas viables) y semillas (porcentaje y vigor de germinación) provenientes de los diferentes hábitats, dada la intolerancia a la auto-compatibilidad de la especie. El mayor tamaño de frutos y de semillas en los FBM puede atribuirse a que reciben más recursos del árbol madre, pero no exclusivamente, pues entonces los frutos y semillas producidos en los P también serían mayores: *L. ampla* tiene frutos típicos de especies de bosque maduro (Chazdon et ál. 2003), y es posible que su lento desarrollo no se vea favorecido por una mayor disponibilidad de luz en los potreros.

Como ya fue mencionado en el caso de *L. ampla*, los árboles de *V. cooperi* en hábitats de reducida densidad podrían estar siendo polinizados con polen proveniente de ellos mismos o de individuos potencialmente emparentados, por las visitas repetidas a flores de un mismo individuo o de un grupo de individuos (Ghazoul y McLeish 2001), sólo que a diferencia de *L. ampla*, una mayor tolerancia a la autofertilización permitiría la formación de frutos, aunque con una mayor proporción de semillas no viables y menor número de embriones por fruto. El mayor tamaño de las semillas en los FBM y P puede ser explicado con el mismo argumento que utilizan Dick (op. cit) y Fuchs et ál. (2003), que es la menor competición por luz en estos hábitats.

4.5 Conclusiones

- Los resultados muestran evidencia suficiente para afirmar que la fragmentación del hábitat, y la consecuente disminución de la densidad de adultos reproductivos de ciertas especies, incide en diferentes aspectos del éxito reproductivo de las especies arbóreas del bosque húmedo tropical consideradas en el estudio, a pesar de sus limitaciones en cuanto a diseño, inclusión de variables y tiempo de realización.
- La diferentes respuestas a la fragmentación de las especies consideradas en este estudio corresponden en general a las conclusiones de varios estudios previos, que muestran que las plantas dependientes de una comunidad específica de polinizadores exhiben mayores decrecimientos en la producción de semillas por árbol que las que son menos específicas. Pero el éxito reproductivo de individuos en los hábitats fragmentados, aunque menor que en el hábitat no perturbado, podría estar determinado también por el hecho de que los polinizadores tienden a interactuar con un alto número de especies de plantas, lo que aumenta la resiliencia de las plantas especialistas a la fragmentación del hábitat.
- Ya que la heterogeneidad de varianzas entre hábitats disminuye el poder estadístico del análisis para determinar diferencias de medias entre tratamientos, se considera prudente en este tipo de estudio tomar en cuenta las tendencias presentadas por las medias de las diferentes variables al menos con un alfa de 0.1 y hacer una lectura balanceada entre los resultados de los ANAVA, el cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianzas y la validez del modelo estadístico adoptado, para discutir los patrones que sugieren los análisis.
- La información colectada en este estudio es limitada para la explicación de las respuestas específicas a la fragmentación en diferentes aspectos de la ecología reproductiva de estas especies. En cuanto a *L. ampla*, además de su caracterización genética, sería prioritario el conocimiento de la composición y dinámica de sus polinizadores, variaciones fenológicas del desarrollo de flores y frutos, deposición de polen en sus flores y desempeño de progenies provenientes de diferentes hábitats. En lo que respecta a *V. cooperi*, sería prioritario cuantificar la variación en la producción de frutos (número y tamaño).
- En cuanto al diseño del estudio, la clasificación de distintas situaciones de perturbación, que representan puntos a lo largo de un gradiente de variación en tres categorías puede estar conllevando una pérdida de información y eventualmente de poder estadístico, y

eventualmente conducir a interpretaciones erróneas del proceso. Ya que las diferentes respuestas a la fragmentación de las especies no son siempre lineales, el establecimiento de unidades experimentales en suficiente número a lo largo de esta gradiente podría generar conocimiento más relevante sobre la respuesta de las especies a la fragmentación del hábitat considerando al menos dos factores en interacción: la densidad de individuos conespecíficos y los cambios de variables ambientales.

- Las diferentes características y respuestas a la fragmentación de *L. ampla* y *V. cooperi* sugieren considerar en futuras investigaciones criterios que combinen rasgos reproductivos de las especies arbóreas de bosque húmedo tropical con su rol en la dinámica del bosque.

- El relativo éxito reproductivo de los árboles de ambas especies ubicados en hábitats alterados, evidencia que éstos forman parte de una red de intercambio de genes, lo que enfatiza la importancia de conservar fragmentos de bosque, aun los de reducido tamaño y de los árboles fuera del bosque, para mantener dicha red funcional.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Vicente Herra y Leonel Coto (CATIE) por su apoyo en el trabajo de campo y vivero; a Patricia Leandro, William Vásquez y Manrique González (CATIE) por permitirme utilizar los equipos e instalaciones del laboratorios y viveros del CATIE y a Andrés Sanchún (FUNDECOR) por el apoyo técnico y sugerencias para el trabajo de campo. Agradezco también a FUNDECOR y a la Cátedra Latinoamericana de Ecología de Bosques Tropicales (CATIE) el apoyo financiero para la realización de este estudio.

REFERENCIAS

Aguilar, R; Ashworth, L; Galetto, L; Aizen, MA. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9: 968-980.

Ahenda, J. 1999. Taxonomy and genetic structure of Meru oak populations, *Vitex keniensis* Turrill and *Vitex fischeri* Gürke, in East Africa. Thesis Ph. D. Wageningen, Wageningen University. 118 p.

Aizen, MA. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. Ecología Austral 17: 7-19.

Aizen, MA; Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.

Araújo, E; Costa, M; Chaud-Netto, J; Fowler, H. 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology* 64: 563-568.

Barrell, P; Richardson, T; Gardner, R. 1997. Molecular markers and experimental pollinations reveal self-fertility and high levels of natural inbreeding in the New Zealand endemic tree *Vitex lucens* (puriri) . *New Zealand Journal of Botany* 35:535-543.

Bawa, KS. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu Rev Ecol Syst* 21: 399-422.
Bawa, KS; Bullock, S; Perry, D; Coville, R; Grayum, MH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Am J Bot* 72: 346-356.
Bawa, KS; Perry, D; Beach, J. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am J Bot* 72: 331-345.
Boshier, DH. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? *In* Schroth, G; Fonseca, GAB da, Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, H; Izac, A. Eds. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Washington, DC, Island Press. p. 290-313.
Cascante, A; Quesada, M; Lobo, JA; Fuchs, EJ. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. Conserv Biol 16: 137-147.
Chazdon, RL; Careaga, S; Webb, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecol Monogr* 73: 331-347.
Cunningham, SA. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc R Soc Lond B* 267: 1149-1142.
Czabator, FJ. 1962. Germination Value: An index combining speed and completeness of pine seed germination. Forest Science 8: 386-396.
Degen, B; Roubik, DW. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of Tropical trees: A simulation study. *Biotropica* 36: 165-179.
Dick, CW. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by and alien pollinator. *Proc R Soc Lond B* 268: 2391-2396.
Dick, CW; Etchelecu, G; Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol Ecol* 12: 753-764.
Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *For Ecol Manage* 121:159-176.
Fleming, TH. 1983. *Carollia perspicillata*. *In* Janzen, DH. Ed. Costa Rican natural history. Chicago, University of Chicago. p. 457-458.
Flores, EM. 1994. *Lecythis ampla*. Árboles y semillas del Neotrópico 3:57-79.
Flores, EM. 2002a. *Lecythis ampla. In* Vozzo, J. Ed. Tropical tree seed manual. United States Department of Agriculture Forest Service. p. 540-543.
Flores, EM. 2002b. Seed biology. *In* Vozzo, J. Ed. Tropical tree seed manual. United States Department of Agriculture Forest Service. p. 13-118.
Flores, EM; Obando, G. 2003. Árboles del trópico húmedo: importancia socioeconómica. Cartago, CR. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 922 p.
Flores-Llampa, B. 2004. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la ecología reproductiva de *Quararibea ochrocalyx* (K. Schum) Vischer en el bosque húmedo de Costa Rica. Turrialba, CR. Tesis Mag. Sc. CATIE. 58 p.
Fuchs, EJ; Lobo, JA; Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv Biol* 17: 149-157.
Gallego, B. 2002. Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de bosque muy húmedo tropical, Costa Rica. Turrialba, CR, CATIE. 103 p.
Gallego, B; Finegan, B. 2004. Evaluación de enfoques para la definición de especies arbóreas indicadoras para el monitoreo de la biodiversidad en un paisaje fragmentado del Corredor Biológico Mesoamericano. *Recursos Naturales y Ambiente* 41: 49-61.

Ghazoul, J; McLeish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153: 335-345.
Guariguata, MR. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in Neotropical secondary forests: management Implications. *Ecol Appl* 10: 145-154.
Guariguata, MR; Rosales Adame, JJ; Finegan, B. 2000. Seed removal and seed fate in two selectively logged forets with contrasting protection levels. *Cons Biol* 14:1046-1054.
Guariguata, MR; Arias-Le Claire, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405-415.
Hanson, TR, Brusnfeld, SJ; Finegan, B; Waits, L. 2008. Pollen dispersal and genetic structure of the tropical tree *Dipteryx panamensis* in a fragmented Costa Rican landscape. *Mol Ecol* 17: 2060-2073.
Hardesty, BD; Dick, CW; Kremer, A; Hubbell, S; Bermingham, E. 2005. Spatial genetic structure of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), a dioecious, animal-dispersed Neotropical tree, on Barro Colorado Island, Panama. Heredy 95: 290-297.
Hartshorn, G; Hammel, B. 1994. Vegetation types and floristic patterns. *In* McDade, L; Bawa, K; Hespenheide, H; Hartshorn, G. Eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago. University of Chicago. p. 73-89.
InfoStat. 2008a. InfoStat, versión 8: manual del usuario. Córdoba, AR, Ed. Brujas. 334 p.
InfoStat. 2008b. InfoStat/P versión 2008. (programa de cómputo). Disponible en: http://www.infostat.com.ar/
Instituto Tecnológico de Costa Rica (ITCR). 2004. Atlas Costa Rica. Cartago, ITCR. Disco compacto.
Janzen, DH. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
Jiménez, Q. 1993. Arboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. Santo Domingo de Heredia, CR. Instituto Nacional de Biodiversidad. 121 p.
Kress, WJ; Beach, JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. *In* McDade, LA; Bawa, KS; Hespenheide, HA; Hartshorn, GS Eds. La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest. Chicago, University of Chicago. p. 161-182.
Lowe, A; Boshier, D; Ward, M; Bacles, D; Navarro, C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255 -273.
McIntyre, S; Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conserv Biol* 13: 1282-1292.
Mori, SA; Prance, GT. 1981. The "sapucaia" group of *Lecythis* (Lecythidaceae). *Brittonia* 33: 70-80.
Mori, SA; Prance, GT; Bolten, AB. 1978. Additional notes on the floral biology of Neotropical Lecythidaceae. Brittonia 30: 113-130.
Mori, SA; Prance, GT. 1990. The zygomorphic-flowered New World Lecythidaceae (*Bertholletia, Corythophora, Couratari, Couroupita, Eschweilera*, & *Lecythis*). Flora Neotropica Monograph 21(2): 1–376 p.
Morrison, D. 1983. *Artibeus jamaicensis*. *In* Janzen, DH. Ed. Costa Rican natural history. Chicago, University of Chicago. p. 449-450.
Müller, E. 1997. Investigaciones en frutos y semillas de árboles individuales de cinco especies forestales de la Región Huetar- Norte de Costa Rica, con especial consideración en el almacenamiento. Ciudad Quesada, CR. COSEFORMA, Documento 51. 237 p.
Nason, JD. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. *In* Guariguata, MR; Kattan, GH. Eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago, CR, Libro Universitario Regional. p. 299-327.

National Research Council, US. 1991. Managing global genetic resources: forest trees. Washington DC, National Academy Press. 228 p.
Nelson, C. 1998. *Vitex cooperi*. *In* IUCN 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species. Consultada el 1 de mayo de 2008. Disponible en: http://www.iucnredlist.org
de Oliveira, ML. 2001. Stingless bees (Meliponini) and orchid bees (Euglossini) in terra firme tropical forests and forest fragments. *In* Bierregaard, RO Jr.; Gascon, C; Lovejoy, TE; Mesquita, R. Eds. 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven. Yale University. p. 208-218.
Rachmawati, H; Iriantono, D; Hansen, CP. 2002. *Gmelina arborea* Roxb. Seed Leaflet No. 62, Forest and Landscape. 2 p.
Ramos, ZS; Finegan, B. 2006. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan - La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* 49-50: 112-123.
Rocha, OJ; Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *Am J Bot* 88: 1607-1614.
Rodríguez, JM. 2001. Producción de frutos de *Virola koschnyi* Warb. y *Simarouba amara* Aubl., en un paisaje fragmentado de la zona Norte de Costa Rica. Revista Forestal Centroamericana 34: 52-56.
Sanford, R; Paaby, P; Luval, J; Phillips, E. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic systems. *In* McDade, L; Bawa, K; Hespenheide, H; Hartshorn, G. Eds. La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago. University of Chicago. p. 19-33.
Sesnie, SE; Gessler, PE; Finegan, B; Thessler, S. 2008. Integrating Landsat TM and SRTM-DEM derived variables with decision trees for habitat classification and change detection in complex neotropical environments. *Remote Sensing of Environment* 112: 2145-2159.
Thiele, R. 2002. Abejas polinizadoras de árboles del Nordeste de Costa Rica: ecología, protección e importancia silvicultural de las Centridini. Eschborn. GTZ. 57 p.
Timm, RM. 1994. Mammals. *In* La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. McDade, LA; Bawa, KS; Hespenheide, HA; Hartshorn, GS (eds.). Chicago, Univ. of Chicago. 394-397.
Tonhasca Jr, A; Albuquerque, GS; Blackmer, JL. 2003. Dispersal of euglossine bees between fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *J Trop Ecol* 19: 99-102.
Tonhasca Jr, A; Blackmer, JL; Albuquerque, GS. 2002. Whithin-habitat heterogeneity of euglossine bee populations: a re-evaluation of the evidence. *J Trop Ecol* 18: 929-933.
Nelson, C. 1998. *Vitex cooperi. In* UICN. 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species. Consultada el 20 de junio de 2008. Disponible en: http://www.iucnredlist.org
Underwood, A. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge, Cambridge University. 504 p.
Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la Estación Biológica La Selva y áreas circundantes. Consultada el 28 de marzo de 2005. Disponible en: http://sura.ots.ac.cr/local/florula3/docs/lista_arboles_sindromes_OVR05.pdf,
Ward, M; Dick, CW; Gribel, R; Lowe, A. 2005. To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity* 95: 246-254.
White, G; Boshier, DH; Powell, W. 1999. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc. *Mol Ecol* 8: 1899-1909.
White, G; Boshier, DH; Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *PNAS* 99: 2038-2042.

5 Conclusiones generales

- Los patrones de respuesta a los efectos de borde en la abundancia y riqueza de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm de grupos de especies leñosas y palmas en remanentes de bosque bajo conservación y explotación forestal, así como la variación de la fecundidad y producción de frutos y semillas de dos especies arbóreas en hábitats con diferente densidad de población en un paisaje fragmentado con más de 20 años; confirman a nivel local, la recuperación de la vegetación en los bordes de los fragmentos a nivel de grupos funcionales y el mantenimiento de una red funcional de polinización a nivel de paisaje en la zona sur del Corredor Biológico San Juan – La Selva.
- A nivel local, la mayor importancia ecológica del grupo de especies generalistas – grupo que contiene varias especies de valor económico – no sólo estaría evidenciando el proceso de recuperación de la vegetación en los bordes de los fragmentos, sino la necesidad de considerar estrategias de manejo de heliófitas durables (actualmente dominantes en las cohortes adultas) para favorecer el crecimiento de las primeras.
- También a nivel local, algunos grupos funcionalmente importantes, como las palmas, manifiestan una respuesta negativa general a los efectos de borde a nivel de individuos con altura > 20 cm y ≤ 130 cm, pero diferentes respuestas a nivel de especie. Estas diferencias podrían estar reflejando diferente disponibilidad de recursos pero también la combinación de los efectos de la fragmentación con otros disturbios de origen antrópico.
- A nivel de paisaje, la disminución de la fecundidad y del éxito reproductivo de las especies arbóreas consideradas (*Lecythis ampla* y *Vitex cooperi*) en remanentes de bosque o en pasturas, puede restarle valor a los individuos localizados en dichos hábitats como eventuales fuentes de semilla, pero no como sitios clave para el mantenimiento del intercambio genético.
- Los resultados de este estudio no pueden ser generalizados a todo el CBSJLS, dada la variabilidad florística y a los mayores grados de fragmentación de ciertos sectores; ni a todas las especies arbóreas, ya que a nivel individual presentan respuestas diferentes. Sin embargo, a nivel general señalan la importancia de continuar manteniendo y manejando los remanentes de bosque y de mantener los árboles remanentes en pasturas o áreas agrícolas, principalmente aquellos de especies naturalmente poco abundantes y con poca probabilidad de establecer nuevos individuos en espacios disturbados.
- El estudio de la abundancia y riqueza de individuos juveniles en fragmentos de bosque debería ser profundizado, relacionando la respuesta de los grupos funcionales con

variables de los fragmentos a nivel de paisaje, y de ser posible, con variables de microsito que tomen en consideración factores clave para el establecimiento de plántulas (por ejemplo, luz lateral). Otras agrupaciones funcionales pueden ser consideradas, como la morfología de las plántulas o los tipos de interacción con polinizadores y dispersores.

- El estudio del éxito reproductivo de dos especies también deja varias preguntas, probablemente importantes si se piensa en la conservación a nivel de paisaje de taxones particularmente vulnerables. Por ejemplo, cuáles son los umbrales en cuanto a distancia y modificación de hábitat que realmente aíslan a un individuo del intercambio genético y cual es la magnitud de la disminución de rasgos considerados como favorables en las semillas producidas en ambientes disturbados y cómo afectaría esta a su progenie. El uso de marcadores genéticos en un diseño experimental que contemple una gradiente de cambio en vez de tratamientos categóricos puede ser más útil para responder estas preguntas sobre la salud genética de la población, complementada con estudios de las comunidades de polinizadores y pruebas a situaciones de estrés (hídrico, por ejemplo) de progenies de árboles en diferentes condiciones.

ANEXO

Anexo 3.1. Especies de individuos de altura > 20 cm y ≤ 130 cm de plantas leñosas y de palmas registradas en cinco fragmentos de bosque de bajura (Sarapiquí, Costa Rica), y clasificación según forma de vida, gremio forestal, velocidad de crecimiento y dependencia de bosque (los últimos tres criterios no incluyen lianas).

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Aphelandra sp. 1	Acanthaceae	S			
Tapirira guianensis Aubl.	Anacardiaceae	E	GEN	3	
Anaxagorea crassipetala Hemsl.	Annonaceae	DI		1	
Anaxagorea phaeocarpa Mart.	Annonaceae	DI			
Annona amazonica R.E.Fr.	Annonaceae	E		3	DB
Annona montana Macfad.	Annonaceae	DI		1	DB
Guatteria aeruginosa Standl.	Annonaceae	DI		1	DB
Guatteria diospyroides Baill.	Annonaceae	DI		2	DB
Rollinia pittieri Saff.	Annonaceae	SD	HD	3	
Unonopsis pittieri Saff.	Annonaceae	DI		1	
Xylopia sericophylla Standl. & L. O. Williams	Annonaceae	SD	HD	3	
Lacmellea panamensis (Woodson) Markgr.	Apocynaceae	E		3	
Odontadenia verrucosa (Willd. ex Roem. & Schult.) K. Schum. ex Markgr.	Apocynaceae	L			
Stemmadenia robinsonii Woodson	Apocynaceae	S			DB
Tabernaemontana amygdalifolia Jacq.	Apocynaceae	S		1	
Ilex skutchii Edwin ex W.J. Hahn	Aquifoliaceae	E		1	
Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch.	Araliaceae	DI	INT	1	
Asterogyne martiana (H. Wendl.) H. Wendl. ex Hemsl.	Arecaceae	PS			DB
Astrocaryum alatum H. F. Loomis	Arecaceae	PS			
Bactris sp. 1	Arecaceae	PS			DB
Bactris sp. 2	Arecaceae	PS			
Bactris sp. 3	Arecaceae	PS			
Cryosophila warscewiczii (H. Wendl.) Burret	Arecaceae	PS			
Euterpe precatoria Mart.	Arecaceae	PS			DB
Geonoma congesta H. Wendl. ex Spruce	Arecaceae	PS			
Geonoma cuneata H. Wendl. ex Spruce	Arecaceae	PS			
Geonoma deversa (Poit.) Kunth	Arecaceae	PS			
Geonoma interrupta (Ruiz & Pav.) Mart.	Arecaceae	PS			
Geonoma longevaginata H. Wendl. ex Spruce	Arecaceae	PS			
Iriartea deltoidea Ruiz & Pav.	Arecaceae	PD			DB
Prestoea decurrens (H. Wendl. ex) Burret H.E. Moore	Arecaceae	PS			DB
Reinhardtia gracilis (H. Wendl.) Drude ex Dammer	Arecaceae	PS			

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Socratea exorrhiza (Mart.) H. Wendl.	Arecaceae	PD			DB
Synechanthus warscewiczianus H. Wendl.	Arecaceae	PS			
Welfia georgii H. Wendl. ex Burret	Arecaceae	PS			DB
Aristolochia sprucei Mast.	Aristolochiaceae	L			
Anemopaegma orbiculatum (Jacq.) DC.	Bignoniaceae	L			
Arrabidaea chica (Humb. & Bonpl.) Verl.	Bignoniaceae	L			
Arrabidaea sp. 1	Bignoniaceae	L			
Callichlamys latifolia (Rich.) K. Schum.	Bignoniaceae	L			
Paragonia pyramidata (Rich.) Bureau	Bignoniaceae	L			
Tabebuia chrysantha (Jacq.) G. Nicholson	Bignoniaceae	E	HD		
Pachira aquatica Aubl.	Bombacaceae	SD	HD	1	DB
Quararibea bracteolosa (Ducke) Cuatrec.	Bombacaceae	DI		1	DB
Quararibea ochrocalyx (K. Schum.) Vischer	Bombacaceae	DI			DB
Cordia bicolor A. DC.	Boraginaceae	DI	HD	4	DB
Cordia dwyeri Nowicke	Boraginaceae	DI	HD	1	DB
Cordia lucidula I.M. Johnst.	Boraginaceae	DI		1	DB
Protium costaricense (Rose) Engl.	Burseraceae	DI		2	DB
Protium panamense (Rose) I. M. Johnston	Burseraceae	DI		2	DB
Protium pittieri D. Porter	Burseraceae	SD		1	DB
Protium ravenii D. Porter	Burseraceae	DI		2	DB
Protium schippii Lundell	Burseraceae	DI		1	DB
Tetragastris panamensis (Engler) Kuntze	Burseraceae	E	GEN	1	DB
Capparis frondosa Jacq.	Capparidaceae	S			
Capparis pittieri Standl.	Capparidaceae	DI		1	DB
Cecropia obtusifolia Bertol.	Cecropiaceae	DI	HE	3	
Pourouma bicolor Mart.	Cecropiaceae	DI	INT	3	
Pourouma minor Benoist	Cecropiaceae	SD	INT	3	
Hedyosmum scaberrimum Standl.	Chloranthaceae	S		2	
Hirtella lemsii L.O. Williams & Prance	Chrysobalanaceae	DI	GEN	1	DB
Hirtella triandra Sw.	Chrysobalanaceae	SD	GEN	2	DB
Licania affinis Fritsch	Chrysobalanaceae	SD	GEN		
Licania hypoleuca Benth.	Chrysobalanaceae	SD	GEN		
Clethra mexicana A. DC.	Clethraceae	DI		1	
Calophyllum brasiliense Cambess.	Clusiaceae	E	INT	1	
Chrysochlamys nicaraguensis (Oerst., Planch. & Triana) Hemsl.	Clusiaceae	DI			
Dystovomita paniculata (Donn. Sm.) Hammel	Clusiaceae	DI		1	DB

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Garcinia madruno (Kunth) Hammel	Clusiaceae	DI		1	
Symphonia globulifera L.f.	Clusiaceae	DI		2	DB
Terminalia amazonia (J.F. Gmel.) Exell.	Combretaceae	E	INT	2	
Terminalia bucidoides Standl. & L. O. Williams	Combretaceae	E		3	
Dicranostyles ampla Ducke	Convolvulaceae	L			
Dichapetalum rugosum (Vahl) Prance	Dichapetalaceae	L			
Stephanopodium costaricense Prance	Dichapetalaceae	SD			
Davilla kunthii A. St.-Hil.	Dilleniaceae	L			
Pinzona coriacea Mart. & Zucc.	Dilleniaceae	L			
Tetracera portobellensis Beurl.	Dilleniaceae	L			
Sloanea geniculata D.A. Sm.	Elaeocarpaceae	SD			
Sloanea medusula K. Schum. & Pittier	Elaeocarpaceae	E		1	
Erythroxylum fimbriatum Peyr.	Erythroxylaceae	DI			
Erythroxylum macrophyllum Cav.	Erythroxylaceae	DI		1	
Acalypha diversifolia Jacq.	Euphorbiaceae	S			
Alchornea costaricensis Pax. K. Hoffm.	Euphorbiaceae	DI			
Alchornea latifolia Sw.	Euphorbiaceae	DI	HD	1	
Croton brevipes Pax	Euphorbiaceae	S			
Croton schiedeanus Schltdl.	Euphorbiaceae	S	GEN	2	
Croton smithianus Croizat	Euphorbiaceae	DI	HE	5	
Mabea occidentalis Benth.	Euphorbiaceae	DI			
Pera arborea Mutis	Euphorbiaceae	S		1	
Richeria dressleri G. L. Webster	Euphorbiaceae	DI			
Abarema macradenia (Pittier) Barneby & Grimes	Fabaceae	E	HD	2	
Acacia tenuifolia (L.) Willd.	Fabaceae	L			
Andira inermis (W. Wright) Kunth	Fabaceae	SD		1	
Balizia elegans (Ducke) Barneby & Grimes	Fabaceae	E	HD	4	
Bauhinia guianensis Aubl.	Fabaceae	L			
Calliandra tergemina (L.) Benth.	Fabaceae	S			
Dalbergia melanocardium Pittier	Fabaceae	DI			
Dipteryx panamensis (Pittier) Record & Mell	Fabaceae	E	HD		
Dussia macroprophyllata (Donn. Sm.) Harms	Fabaceae	E		1	DB
Entada gigas (L.) Fawc. & Rendle	Fabaceae	L			
Erythrina sp. 1	Fabaceae				
Inga acuminata Benth.	Fabaceae	DI	HD	1	
Inga alba (Sw.) Willd.	Fabaceae	E	HD	4	

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Inga chocoensis Killip ex T. S. Elias	Fabaceae	DI	HD		
Inga densiflora Benth.	Fabaceae	DI	HD	2	
Inga leiocalycina Benth.	Fabaceae	E	HD	3	
Inga pezizifera Benth.	Fabaceae	SD	HD	3	
Inga sertulifera DC.	Fabaceae	DI	HD	2	
Inga sp. 1	Fabaceae				
Inga sp. 2	Fabaceae				
Inga thibaudiana DC.	Fabaceae	DI	HD	3	
Inga umbellifera (Vahl) Steud.	Fabaceae	DI	HD	3	
Inga venusta Standl.	Fabaceae	DI	HD		
Lonchocarpus oliganthus F.J. Herm.	Fabaceae	DI		1	DB
Machaerium seemannii Benth.	Fabaceae	L			
Macrolobium costaricense W.C. Burger	Fabaceae	DI		1	DB
Ormosia intermedia N. Zamora ined.	Fabaceae	SD	HD		
Ormosia velutina Rudd	Fabaceae	SD		2	DB
Pentaclethra macroloba (Willd.) Kuntze	Fabaceae	E	GEN	3	
Sclerolobium costaricense N. Zamora & Poveda	Fabaceae	SD		2	
Stryphnodendron microstachyum Poepp. & Endl.	Fabaceae	E	HD	4	
Swartzia simplex (Sw.) Spreng.	Fabaceae	S		1	DB
Carpotroche platyptera Pittier	Flacourtiaceae	DI			DB
Casearia arborea (Rich.) Urb.	Flacourtiaceae	DI	HD	3	
Casearia sp. 1	Flacourtiaceae	DI			
Casearia sylvestris Sw.	Flacourtiaceae	DI			
Laetia procera (Poepp.) Eichler.	Flacourtiaceae	E	HD	2	
Ryania speciosa Vahl	Flacourtiaceae	DI			
Besleria columneoides Hanst.	Gesneriaceae	S			
Napeanthus bracteatus C. V. Morton	Gesneriaceae	S			
Hernandia didymantha Donn. Sm.	Hernandiaceae	SD	HD	4	DB
Billia colombiana Planch. & Lindl.	Hippocastanaceae	SD			DB
Tontelea hondurensis A.C. Sm.	Hippocrateaceae	L			
Sacoglottis trichogyna Cuatrec.	Humiriaceae	E	GEN	2	DB
Casimirella ampla (Miers) R.A. Howard	Icacinaceae	L			
Beilschmiedia costaricensis Mez & Pittier	Lauraceae	DI		4	
Licaria cufodontisii Kosterm.	Lauraceae	DI			
Licaria misantlae (Brandegee) Kosterm.	Lauraceae	DI			DB
Licaria sarapiquensis Hammel	Lauraceae	DI		1	DB

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Nectandra umbrosa (Kunth) Mez	Lauraceae	DI		2	
Ocotea dendrodaphne Mez	Lauraceae	S			
Ocotea hartshorniana Hammel	Lauraceae	E			
Ocotea insularis (Meins.) Mez	Lauraceae	DI		2	
Ocotea laetevirens Standl. & Steyerm.	Lauraceae	DI		1	
Ocotea leucoxylon (Sw.) Laness.	Lauraceae	SD		3	
Ocotea mollifolia Mez & Pittier	Lauraceae	E		1	
Ocotea nicaraguensis Mez	Lauraceae	DI		1	
Ocotea sp. 1	Lauraceae				
Ocotea sp. 2	Lauraceae				
Ocotea valeroides W.C. Burger	Lauraceae	DI			
Ocotea whitei Woodson	Lauraceae	SD			
Rhodostemonodaphne kunthiana (Nees) Rohwer	Lauraceae	SD			
Eschweilera costaricensis S. A. Mori	Lecythidaceae	DI			
Eschweilera longirachis S. A. Mori	Lecythidaceae	SD			
Talauma gloriensis Pittier	Magnoliaceae	DI		1	DB
Byrsonima crispa A. Juss.	Malphigiaceae	SD	HD	3	
Malpighia sp. 1	Malphigiaceae				
Tetrapterys sp. 1	Malphigiaceae	L			
Hampea appendiculata (Donn. Sm.) Standl.	Malvaceae	DI	HE	4	
Clidemia crenulata Gleason	Melastomataceae	S			
Clidemia densiflora (Standl.) Gleason	Melastomataceae	S			
Clidemia sp. 1	Melastomataceae	S			
Conostegia montana (Sw.) D. Don ex DC. ex	Melastomataceae	DI			
Conostegia setosa Triana	Melastomataceae	S			
Conostegia sp. 1	Melastomataceae	S			
Henriettea tuberculosa (Donn. Sm.) L.O. Williams	Melastomataceae	DI		1	
Leandra sp. 1	Melastomataceae	S			
Miconia aff. *matthaei* Naudin	Melastomataceae	S			
Miconia affinis DC.	Melastomataceae	DI		1	
Miconia ampla Triana	Melastomataceae	DI			
Miconia elata (Sw.) DC.	Melastomataceae	DI			
Miconia ligulata Almeda	Melastomataceae	S			
Miconia minutiflora (Bonpl.) DC.	Melastomataceae	DI		2	
Miconia nervosa (J. E. Sm.) Triana	Melastomataceae	S			
Miconia punctata (Desr.) D. Don	Melastomataceae	DI		2	

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Miconia simplex Triana	Melastomataceae	S		2	
Miconia sp. 1	Melastomataceae	S			
Miconia sp. 2	Melastomataceae	S			
Miconia sp. 3	Melastomataceae	S			
Miconia stevensiana Almeda	Melastomataceae	DI		1	
Mouriri gleasoniana Standl. ex Steyerm.	Melastomataceae	DI		1	
Carapa guianensis Aubl.	Meliaceae	E	GEN	1	DB
Guarea bullata Radlk.	Meliaceae	DI		1	DB
Guarea kunthiana A. Juss.	Meliaceae	DI		2	DB
Guarea rhopalocarpa Radlk.	Meliaceae	DI		1	DB
Trichilia septentrionalis C. DC.	Meliaceae	DI			
Trichilia sp. 1	Meliaceae				
Abuta panamensis (Standl.) Krukoff & Barneby	Menispermaceae	L			
Anomospermum reticulatum (Mart.) Eichler	Menispermaceae	L			
Mollinedia costaricensis Donn. Sm.	Monimiaceae	S	P	1	
Mollinedia pinchotiana Perkins	Monimiaceae	S	P	1	
Siparuna sp. 1	Monimiaceae	S			
Siparuna thecaphora (Poepp. & Endl.) A. DC.	Monimiaceae	S			
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	Moraceae	DI	GEN	1	DB
Brosimum lactescens (S. Moore) C.C. Berg	Moraceae	E	GEN	1	DB
Maquira costaricana (Standl.) C.C. Berg	Moraceae	DI		2	DB
Naucleopsis naga Pittier	Moraceae	DI		1	DB
Perebea angustifolia (Poepp & Endl.) C. C. Berg	Moraceae	DI			
Perebea hispidula Standl.	Moraceae	S			
Pseudolmedia spuria (Sw.) Griseb.	Moraceae	SD	GEN	1	
Sorocea pubivena Hemsl.	Moraceae	DI			
Trophis involucrata W.C. Burger	Moraceae	DI		1	DB
Compsoneura mexicana (Hemsl.) Janovec	Myristicaceae	DI			
Otoba novogranatensis Moldenke	Myristicaceae	E	INT	3	
Virola koschnyi Warb.	Myristicaceae	E	GEN	3	
Virola multiflora (Standl.) A.C. Sm.	Myristicaceae	SD	GEN	3	
Virola sebifera Aubl.	Myristicaceae	E	GEN	3	
Ardisia fimbrillifera Lundell	Myrsinaceae	DI		1	DB
Ardisia opegrapha Oerst.	Myrsinaceae	S			
Ardisia sp. 1	Myrsinaceae				
Ardisia sp. 2	Myrsinaceae				

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Parathesis trychogyne Hemsl.	Myrsinaceae	DI		1	
Eugenia siggersii Standl.	Myrtaceae	SD			
Eugenia sp. 1	Myrtaceae				
Eugenia sp. 2	Myrtaceae				
Myrcia splendens (Sw.) DC.	Myrtaceae	DI		2	
Neea amplifolia Donn. Sm.	Nyctaginaceae	S			DB
Neea elegans P.H. Allen	Nyctaginaceae	S		1	DB
Neea sp. 1	Nyctaginaceae	S			
Neea sp. 2	Nyctaginaceae	S			
Cespedesia macrophylla Seem.	Ochnaceae	E	GEN	2	DB
Heisteria scandens Ducke	Olacaceae	L			
Minquartia guianensis Aubl.	Olacaceae	E	GEN	2	DB
Passiflora ambigua Hemsl.	Passifloraceae	L			
Piper biseriatum C. DC.	Piperaceae	S			
Piper cenocladum C. DC.	Piperaceae	S			
Piper hispidum Sw.	Piperaceae	S			
Piper multiplinervium C. DC.	Piperaceae	L			
Piper pseudobumbratum C. DC.	Piperaceae	S			
Piper sp. 1	Piperaceae	S			
Piper sp. 2	Piperaceae	S			
Piper tonduzii C. DC.	Piperaceae	S			
Moutabea gentryi T. Wendt	Polygalaceae	L			
Quiina schippii Standl.	Quiinaceae	DI		1	
Colubrina spinosa Donn. Sm.	Rhamnaceae	S		1	DB
Cassipourea elliptica (Sw.) Poit.	Rhizophoraceae	DI			
Borojoa panamensis Dwyer	Rubiaceae	DI		1	DB
Chione venosa (Sw.) Urb.	Rubiaceae	DI			
Coussarea hondensis (Standl.) Taylor & W.C. Burger	Rubiaceae	S		1	DB
Faramea multiflora A. Rich.	Rubiaceae	DI			DB
Faramea occidentalis (L.) A. Rich.	Rubiaceae	S		1	DB
Ferdinandusa panamensis Standl. & L. O. Williams	Rubiaceae	DI	HD	1	
Hippotis albiflora H. Karst.	Rubiaceae	S		1	DB
Palicourea guianensis Aubl.	Rubiaceae	S			
Pentagonia macrophylla Benth	Rubiaceae	S			
Posoqueria latifolia (Rudge) Roem. & Schult.	Rubiaceae	DI		1	DB
Posoqueria panamensis (Walp. & Duchass) Walp.	Rubiaceae	DI		1	DB

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Psychotria elata (Sw.) Hammel	Rubiaceae	S			
Psychotria eurycarpa Standl.	Rubiaceae	DI			
Psychotria glomerulata (Donn. Sm.) Steyerm.	Rubiaceae	S			
Psychotria neillii C. W. Ham. & Dwyer	Rubiaceae	S			
Psychotria panamensis Standl.	Rubiaceae	S		1	
Psychotria poeppigiana Müll. Arg.	Rubiaceae	S			
Psychotria racemosa (Aubl.) Willd.	Rubiaceae	S			
Psychotria sp. 1	Rubiaceae	S			
Psychotria suerrensis Donn. Sm.	Rubiaceae	S			
Warszewiczia coccinea (Vahl) Klotzsch	Rubiaceae	DI		1	DB
Cupania glabra Sw.	Sapindaceae	DI		1	DB
Cupania rufescens Triana & Planch.	Sapindaceae	DI		1	DB
Paullinia granatensis (Planch. & Linden) Radlk.	Sapindaceae	L			
Paullinia sp. 1	Sapindaceae	L			
Serjania spp.	Sapindaceae	L			
Chrysophyllum venezuelanense (Pierre) T.D. Penn.	Sapotaceae	SD	GEN	1	DB
Elaeoluma glabrescens (Mart. & Eichler) AubrΘv.	Sapotaceae	SD	GEN	1	DB
Pouteria calistophylla (Standl.) Baehni	Sapotaceae	SD	GEN	1	DB
Pouteria campechiana (Kunth) Baehni	Sapotaceae	E	GEN	1	DB
Pouteria cuspidata (A. DC.) Baehni	Sapotaceae	SD	GEN		
Pouteria durlandii (Standl.) Baehni	Sapotaceae	SD	GEN	2	DB
Pouteria filipes Eyma	Sapotaceae	E	GEN		DB
Pouteria reticulata (Engl.) Eyma	Sapotaceae	E	GEN	1	DB
Pouteria torta (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	SD	GEN	1	DB
Pradosia atroviolacea Ducke	Sapotaceae	SD			
Simarouba amara Aubl.	Simaroubaceae	E	HD	4	
Cestrum megalophyllum Dunal	Solanaceae	DI	P		
Solanum arboreum Humb. & Bonpl. ex Dunal	Solanaceae	S			
Witheringia asterotricha (Standl.) Hunz.	Solanaceae	S			
Herrania purpurea (Pittier) R.E. Schult.	Sterculiaceae	SD			
Sterculia recordiana Standl.	Sterculiaceae	E	HD	2	
Theobroma angustifolium Sessé & Moc. ex DC.	Sterculiaceae	DI		1	DB
Theobroma simiarum Donn. Sm.	Sterculiaceae	DI		1	DB
Apeiba membranacea Spruce ex Benth.	Tiliaceae	E	HD	3	
Goethalsia meiantha (Donn. Sm.) Burret	Tiliaceae	E	HD	5	
Ampelocera macrocarpa Forero & A.H. Gentry	Ulmaceae	SD	GEN	3	

especie	familia	forma de vida	gremio forestal	velocidad de crecimiento	dependencia de bosque
Urera baccifera (L.) Gaudich.	Urticaceae	S			
Aegiphila cephalophora Standl.	Verbenaceae	L			
Aegiphila mollis Kunth	Verbenaceae	S			
Aegiphila sp. 1	Verbenaceae	L			
Aegiphila sp. 2	Verbenaceae	L			
Gloeospermum boreale C. V. Morton	Violaceae	DI			
Rinorea aff. *deflexiflora* Bartlett	Violaceae	DI			
Rinorea dasyadena A. Robyns	Violaceae	S		1	DB
Vochysia allenii Standl. & L. O. Williams	Vochysiaceae	E	HD		
Vochysia ferruginea Mart.	Vochysiaceae	E	HD	4	

Abreviaciones

Forma de vida
S = sotobosque (leñosa ≤ 4.9 m)
DI = dosel intermedio (leñosa > 5 m y ≤ 24.9 m)
SD = dosel (leñosa > 25 m y ≤ 34.9 m)
E = emergente (leñosa > 35 m)
L = liana
PS = palma de subdosel
PD = palma de dosel

Gremio forestal
GEN = generalista
HD = heliófita durable
HE = heliófita efímera
INT = intermedia
P = pionera

Velocidad de crecimiento
1 = muy lenta
2 = lenta
3 = moderada
4 = rápida
5 = muy rápida

Nota: La principal fuente de información para la asignación de las categorías de forma de vida, gremio forestal y dependencia de bosque a cada especie fue la base de datos de la Cátedra de Ecología de Bosques Tropicales (CATIE 2007) ; para las especies leñosas cuya forma de vida no estuvo definida en dicha fuente, se revisaron las bases de datos del INBio (2007) y del Jardín Botánico de Missouri (2007) eligiendo el tamaño del individuo más alto colectado en la zona de trabajo como el tamaño adulto de la especie. El tamaño adulto de cada morfoespecie leñosa se definió en función del tamaño adulto de las especies de dicho género presentes en la zona de trabajo, registradas en CATIE (2007) y la flora de la Estación Biológica La Selva (OET 2007), en el caso de que estas correspondieran a diferentes formas de vida, se consideró a la morfoespecie como de forma de vida desconocida. La asignación de categorías de velocidad de crecimiento se realizó en función a la clasificación hecha por Sitoe (2000).