

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

CATIE

PROGRAMA EDUCACION PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION

**EFFECTOS EN LA RIQUEZA, COMPOSICION Y DIVERSIDAD
FLORISTICA PRODUCIDOS POR EL MANEJO SILVICOLA DE UN
BOSQUE HUMEDO TROPICAL DE TIERRAS BAJAS
EN COSTA RICA**

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico de Postgrado y Capacitación del Programa de Enseñanza en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

Magister Scientiae

por:

LUIS DIEGO DELGADO RODRIGUEZ

Turrialba, Costa Rica

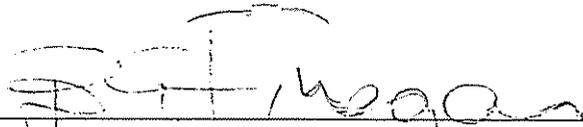
1995

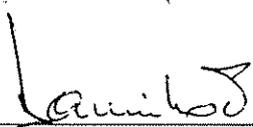
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

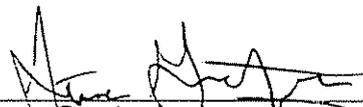
1983

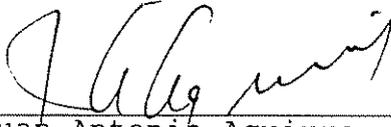
MAGISTER SCIENTIAE

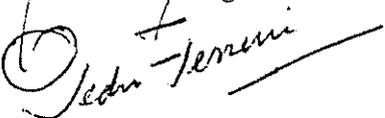
FIRMANTES:

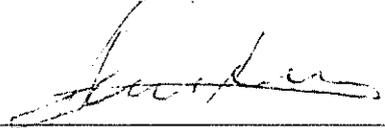

Bryan Finegan, Ph.D.
Profesor Consejero


Daniel Marmillod, Ph.D.
Miembro Comité Asesor


Steve Gretzinger, M.Sc.
Miembro Comité Asesor


Juan Antonio Aguirre, Ph.D.
Jefe, Area de Postgrado


Pedro Ferreira, Ph.D.
Director, Programa de Enseñanza


Luis Diego Delgado R.
Candidato

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias a la ayuda de muchas personas, a las cuales quiero agradecer de manera especial

Al Dr. Bryan Finegan, mi profesor consejero, por todo el apoyo brindado, su conocimiento, guía y amistad.

A los miembros del comité Dr. Daniel Marmillod y M.Sc. Steve Gretzinger, los cuales brindaron aportes valiosos al trabajo.

A mis amigos Juan Díaz y Norma Vera, con quienes compartí grandes momentos durante la carrera de maestría. Se que ellos al igual que yo jamás olvidarán los instantes que pasamos juntos en la Virgen de Sarapiquí

A los señores Vicente Herra (Chente), Marvin Gómez (Pilo), Jorge Arias (Coqui) y Jorge Jiménez (Pocha). A ellos gracias infinitas por su amistad sincera.

Al personal del proyecto CATIE-COSUDE, y en especial a Alvaro Cháves, que realizó la parte de programación; a Lidieth Marín y Grace Sánchez.

A Johnny Pérez, por su valiosa ayuda en la parte estadística y a todos los miembros de Postgrado, así como al personal de la biblioteca Orton

Al Proyecto Renarm y en especial al Dr. César Sabogal, por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios de maestría.

A TODOS MI PROFUNDO AGRADECIMIENTO

A JUANITA, MI ESPOSA
A MI HIJO JUAN DIEGO
A MIS PADRES Y HERMANOS

CONTENIDO

| | |
|--|----|
| RESUMEN | ix |
| SUMMARY | xi |
| INTRODUCCION | 1 |
| ANTECEDENTES | 3 |
| 2.1. Riqueza florística de bosques tropicales | 3 |
| 2.2. Papel de la perturbación en el mantenimiento de la riqueza florística | 5 |
| 2.3. Impactos del aprovechamiento | 6 |
| 2.3.1. Impacto sobre el stand residual | 6 |
| 2.3.2. Impacto sobre el microclima | 7 |
| 2.3.2.1. La fotografía hemisférica y su uso en ecología | 8 |
| 2.3.3. Impacto sobre las propiedades físicas del suelo | 10 |
| 2.3.4. Impactos sobre la fitomasa y el nivel de nutrimentos del suelo | 11 |
| 2.3.5. Impactos sobre la riqueza y composición florística | 12 |
| 2.4. Especies indicadoras | 15 |
| 2.4.1. Especies de árboles indicadoras de perturbación | 16 |
| 2.4.2. Plantas de sotobosque, palmas, lianas y hierbas | 18 |
| 2.5. Técnicas de muestreo utilizadas para medir la riqueza y composición florística en bosques tropicales..... | 20 |
| 2.6. Descripción y comparación de comunidades..... | 22 |
| 2.6.1. Área mínima de la comunidad | 23 |
| 2.6.2. Medidas de riqueza y diversidad florística | 23 |
| 2.6.3. Cuadro de la vegetación | 24 |
| MATERIALES Y METODOS | 26 |
| 3.1. Descripción del área de estudio | 26 |
| 3.1.1. Localización | 26 |
| 3.1.2. Vegetación, clima y suelo | 26 |
| 3.1.3. Descripción del bosque | 26 |
| 3.2. Establecimiento de parcelas y toma de datos | 29 |
| 3.3. Comparación de la riqueza de especies, composición florística y diversidad de plantas ≥ 2.5 cm de dap, en dos sitios de un mismo bosque sometidos a diferente manejo | 32 |
| 3.4. Caracterización microambiental de los hábitats | 34 |
| 3.4.1. Radiación solar..... | 34 |
| 3.4.2. Compactación del suelo..... | 35 |
| 3.5. Análisis estadístico de los datos..... | 35 |
| 3.6. Comparación en el tiempo de la riqueza, diversidad y composición de plantas ≥ 2.5 cm de dap en dos sitios de un mismo bosque, aprovechados en diferentes épocas | 36 |
| 3.6.1. Análisis comparativo | 37 |
| RESULTADOS Y DISCUSION | 38 |
| 4.1. Descripción general de la vegetación en 0.8 hectáreas | 38 |
| 4.2. Determinación de un tamaño de muestra adecuado para la comparación de la riqueza de especies entre bosques | 45 |

| | | |
|---------------------------|--|-----------|
| 4.3. | Riqueza de especies en muestras de 0.1 hectárea | 46 |
| 4.4. | Comparación de la riqueza, composición y diversidad florística entre tratamientos y bloques | 49 |
| 4.5. | Comparación de hábitats | 59 |
| 4.5.1. | Frecuencia de hábitats | 59 |
| 4.5.2. | Caracterización microambiental de los hábitats compactación del suelo y radiación solar | 62 |
| 4.5.3. | Riqueza y composición florística en hábitats | 64 |
| 4.5.3.1. | Comparación de hábitats en 0.8 hectáreas | 64 |
| 4.5.3.2. | Comparación de hábitats en muestras de igual tamaño | 74 |
| 4.5.3.3. | Comparación de hábitats dentro del bosque la Tirimbina, situados en áreas de bosque manejado y no perturbado desde 1962 | 77 |
| 4.6. | Especies indicadoras | 77 |
| 4.7. | Cambios temporales en la riqueza y composición florística de dos sitios de un mismo bosque, aprovechados en diferentes épocas y bajo distintos métodos. | 80 |
| CONCLUSIONES | | 89 |
| BIBLIOGRAFIA | | 91 |
| ANEXOS | | 97 |
| LISTA DE CUADROS | | |
| 1. | Grupos de especies de árboles pioneros y no pioneros de Africa (AF), Trópicos orientales (TO), y América tropical (AM) subdividido dentro de clases de altura. Fuente Swaine y Whitmore (1988) | 18 |
| 2. | Sitios involucrados en el estudio e historial de manejo | 30 |
| 3. | Descripción de los distintos hábitats considerados en el estudio | 30 |
| 4. | Criterios de clasificación según altura de un individuo en la madurez | 31 |
| 5. | Número de parcelas fotografiadas por hábitat | 34 |
| 6. | Número de parcelas muestreadas por hábitat | 35 |
| 7. | Descripción de hábitats para el estudio temporal de la riqueza, composición y diversidad florística | 36 |
| 8. | Diez familias más importantes en 0.8 ha según el número de especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap presentados | 38 |
| 9. | Número de individuos (NI), especies (NE) y cociente de mezcla (C.M.), según posición en el dosel a la madurez en 0.8 ha | 39 |
| 10. | Diez especies más abundantes en 0.8 ha | 44 |
| 11. | Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel) e índice de Valor de Importancia (IVI) de las diez especies más importantes en 0.8 ha | 45 |
| 12. | Promedios del número de especies en áreas crecientes de bosque y coeficientes de variación mostrados | 46 |
| 13. | Número total de familias (F), especies (E) e individuos (I) ≥ 2.5 cm de dap en tres repeticiones de 0.1 hectárea en el bosque La Tirimbina, Sarapiquí | 47 |
| 14. | Número de familias (F), especies (E) e individuos (I) ≥ 2.5 cm de dap, encontradas en muestras de 1000 m ² en bosques pluviales, bosques húmedos de tierras bajas y bosques secos de tierras bajas (Fuente Gentry, 1986*) | 48 |
| 15. | Número de familias, géneros y especies por bloque y tratamiento | 49 |
| 16. | Número de especies ≥ 10 cm de dap en 0.4 hectáreas de bosque en distintas localidades de Costa Rica (Fuente Gentry, 1982) | 50 |

| | | |
|-----|---|----|
| 17. | Diez familias con mayor número de especies por tratamiento | 51 |
| 18. | Diez familias con mayor número de individuos por tratamiento | 52 |
| 19. | Diez especies más abundantes por tratamiento y por bloque | 53 |
| 20. | Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia (IVI) y valores relativos del número de individuos (Nrel), área basal (Grel) y frecuencia (Frel) de las 10 especies de mayor peso ecológico por bosque | 54 |
| 21. | Distribución de individuos en clases diamétricas por tratamiento y bloque y porcentajes con respecto al total de cada clase | 56 |
| 22. | Número de individuos por tratamiento y bloque según posición que ocupan en el dosel a la madurez | 58 |
| 23. | Cociente de mezcla (razón individuos/especies) e índices de diversidad por tratamiento y bloque | 59 |
| 24. | Número de parcelas por hábitat y porcentaje de frecuencia () de hábitats por bloque, tratamiento y para 0.8 hectáreas | 59 |
| 25. | Valores medianos de densidad aparente para suelos encontrados en diferentes hábitats (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente) | 63 |
| 26. | Valores medianos del Factor de Sitio Total (TSF) por hábitat (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente) | 63 |
| 27. | Valores medianos del Factor de Sitio Directo (DSF) por hábitat (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente) | 64 |
| 28. | Número de especies totales (E) y únicas (EU) por hábitat, y porcentajes con respecto al total en 0.8 ha (%E) y de las especies únicas por hábitat (%EU) | 65 |
| 29. | Valores medianos del número total de individuos (NI) y especies (NE) por hábitat, en parcelas de 25 m ² (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente) | 65 |
| 30. | Valores medianos del número de especies (E) e individuos (I) por clase diamétrica por hábitat (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente) | 66 |
| 31. | Número de individuos, según posición en el dosel a la madurez por hábitat y porcentajes con respecto al total por hábitat | 67 |
| 32. | Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia (IVI) y valores relativos del número de individuos, área basal y frecuencia de las 8 especies de mayor peso ecológico en los hábitats | 70 |
| 33. | Número de especies total (NE) y únicas (EU), porcentajes de especies únicas (%EU) y número de individuos ≥ 2.5 cm de dap en 525 m ² por hábitat | 75 |
| 34. | Coeficientes de similaridad de Czekanowski para 525 m ² de hábitat | 76 |
| 35. | Valores de cociente de mezcla e índices de diversidad por hábitat en 525 m ² | 76 |
| 36. | Abundancia de especies indicadoras de sitios perturbados y no perturbados, encontrados en 0.8 ha del bosque La Tirimbina | 80 |
| 37. | Número de individuos ≥ 2.5 cm de dap por bosque en diferentes años | 81 |
| 38. | Número de individuos muertos y reclutados () según posición en el dosel a la madurez por bosque | 82 |
| 39. | Número de familias, géneros y especies encontradas en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica, en diferentes años | 83 |
| 40. | Número de especies por familia en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas de Costa Rica | 84 |
| 41. | Número de individuos por familia en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica | 85 |
| 42. | Especies más abundantes en dos sitios de un bosque húmedo tropical, en diferentes años | 86 |

| | | |
|-----|---|----|
| 43. | Valores medianos del número de especies (NE) y de individuos (NI) por hábitats en diferentes años (medianas con letras iguales no son estadísticamente diferentes)..... | 87 |
| 44. | Cociente de mezcla e índices de diversidad por bosque y por año..... | 88 |

LISTA DE FIGURAS

| | | |
|------|---|----|
| 1. | Ubicación del área de estudio en la Vertiente Atlántica de Costa Rica | 28 |
| 2. | Especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap, según posición en el dosel a la madurez | 40 |
| 3. | Curva área-especie para 0.8 ha | 41 |
| 4. | Distribución de especies en clases de abundancia en 0.8 ha..... | 42 |
| 5. | Curvas de área-especie por bloque | 50 |
| 6. | Representación porcentual del índice de Valor de Importancia de las 10 principales especies por tratamiento..... | 55 |
| 7. | Representación porcentual de Índice de Valor de Importancia de las principales especies por bloque | 57 |
| 8. | Frecuencia de hábitats por tratamiento | 61 |
| 9. | Distribución de individuos en clases diamétricas por hábitat | 68 |
| 10. | Porcentaje de individuos según posición en el dosel a la madurez por hábitat | 69 |
| 11a. | Representación porcentual del Índice de valor de Importancia (IVI) de las 8 especies ecológicamente más importantes por hábitat | 72 |
| 11b. | Representación porcentual del Índice de valor de Importancia (IVI) de las 8 especies ecológicamente más importantes por hábitat | 73 |

DELGADO, L.D. 1995. Efectos en la riqueza, composición y diversidad florística producidos por el manejo silvícola de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica. Tesis M. Sc., Turrialba, C.R., CATIE, 97 p.

PALABRAS CLAVES: bosque húmedo tropical, riqueza, composición, diversidad florística, hábitats, tamaño de muestra, variación temporal.

RESUMEN

El estudio trató de establecer si el manejo de un bosque húmedo tropical afecta su riqueza, composición y diversidad florística; y también, sobre el comportamiento de estas variables a través del tiempo, por medio de la comparación de sitios del mismo bosque aprovechados en 1989 (bosque manejado) y sitios no perturbados desde 1962 (bosque explotado). En otra parte del trabajo se trató de comprobar si efectivamente 0.1 ha de bosque sirve para determinar la riqueza de una comunidad y si es posible utilizarla en la comparación de comunidades diferentes.

La investigación fue llevada a cabo en el bosque La Tirimbina, situado en la zona Norte de Costa Rica, a una altitud entre 160 y 220 msnm, con precipitación media anual de 4250 mm.

En un área del bosque, mantenida bajo experimentación silvícola, se establecieron 320 parcelas de 5 x 5 m (0.8 ha), identificándose todos los individuos ≥ 2.5 cm de dap, que enraizaran dentro de las mismas. Un total de 160 parcelas se ubicaron en un área del bosque aprovechada entre 1989 y 1990 y a la que no se le practicó ningún tratamiento silvicultural posterior a la intervención. Otra cantidad igual de parcelas fue ubicada en la parte del bosque aprovechado y al que se le aplicó un tratamiento de eliminación de individuos no deseables ≥ 10 cm de dap. La ubicación de cada parcela se clasificó dentro de seis tipos de hábitats, característicos de un bosque manejado, y cada individuo fue categorizado, de acuerdo a la posición que presentaría en el dosel a la madurez. Se determinó además el nivel de radiación en los distintos hábitats, por medio del uso de la fotografía hemisférica, y se cuantificó la compactación mostrada en los hábitats, calculando la densidad aparente dentro de las parcelas de 5 x 5 m.

El estudio determinó que el manejo del bosque La Tirimbina no produjo disminuciones en la riqueza y abundancia de individuos ≥ 2.5 cm de dap, a pesar de observarse cambios en la composición florística del bosque por el manejo, y al hecho de establecerse diferencias en riqueza y abundancia de individuos entre hábitats.

Los hábitats mostraron variación en cuanto a la radiación total y directa recibida. En el camino, la radiación fue estadísticamente superior a la encontrada en sitios no perturbados o afectados por el anillamiento. También se encontró una mayor compactación en el camino que la hallada en claros, sitios no intervenidos o, sitios afectados por el anillamiento.

El tamaño de 0.1 ha resultó adecuado para representar la riqueza de especies del bosque, mostrando ser independiente de las diferencias taxonómicas encontradas entre réplicas.

La comparación de los sitios del bosque perturbados en diferentes épocas, reveló que el bosque explotado mostró un mayor equilibrio, en el cuanto al número de especies e individuos muertos y reclutados durante el periodo de tres años, mientras el bosque manejado presentó un mayor dinamismo, con un marcado aumento en la regeneración de individuos.

A pesar del incremento en el número de individuos en el bosque manejado, la intervención no afectó su riqueza y diversidad, la cual sigue presentando niveles parecidos al bosque explotado.

Por último se encontró que la presencia de especies como *Cyathea multiflora*, *Heliconia latispatha*, *Croton smithianus*, *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia*, indica algún grado de perturbación en los sitios donde se establecen; mientras que otras como *Licaria sarapiquensis*, *Welfia georgii* y *Dystovomita paniculata*, mostraron una marcada preferencia por sitios no alterados.

DELGADO. L.D. 1995. Effects of silvicultural management on richness, composition and floristic diversity in a tropical rainforest in the lowlands of Costa Rica. Thesis M.Sc. Turrialba, C.R., CATIE, 97 p.

KEYWORDS: tropical rainforest, richness, composition, habitats, sampling size, temporal variation.

SUMMARY

The study was established to determine the effect of management on richness, composition and floristic variation of a tropical rainforest, and the behavior of these variables over time through the comparison of sites of the same forest harvested in 1989 (managed forest) and undisturbed sites since 1962 (exploited forest). Part of the study was used to prove if 0.1 ha of forest is enough to determine community richness and the possibility of using it for the comparison of different communities.

Field work was carried out in La Tirimbina forest, located in Northern Costa Rica, at 160-220 msl, with an average annual rainfall of 4250mm.

Three hundred and twenty 5x5m (0.8) plots under silviagricultural experimentation were established in part of the forest, identifying all trees ≥ 2.5 cm dap rooting in the area. A total of 160 plots were located in an area of the forest harvested between 1989 and 1990 and where no silvicultural treatment was practiced after harvest. A similar number of plots was located in the area of the harvested forest where a treatment consisting of removal of inferior trees ≥ 10 cm dap was applied. Location of each plot was classified within six types of habitats typical to a managed forest, and each tree was categorized according to the position presented in the canopy once maturity was reached. Radiation level was also determined for the different habitats through the use of hemispheric photography, and compactation presented in the habitats was quantified by calculating apparent density within the 5 x 5 plots.

The study determined that management of La Tirimbina forest caused a decrease in richness and density of trees ≥ 2.5 cm dap, despite observed changes in the forest floristic composition due to management and to individual differences in density and richness between habitats.

Habitats showed variation in terms of total and direct radiation. In the road, radiation was statistically higher than the one found in the undisturbed sites or in those affected by bark ringing.

A size of 0.1 showed to be adequate to represent the forest species richness, showing to be independent to the taxonomic differences found between repetitions.

Comparison of disturbed sites in different seasons, proved that the exploited forest showed a greater equilibrium in terms of number of species and dead and selected trees over the three year period, while the managed forest presented greater dynamism, with a marked increase in terms of trees regeneration.

Despite the increase in the number of trees in the managed forest, harvest did not influence its richness and variation, which continues presenting similar levels to those of the exploited forest.

Presence of species such as *Cyathea multiflora*, *Heliconia latispatha*, *Croton smithianus*, *Cecropia insignis* and *Cecropia obtusifolia* indicate some kind of disturbance in the sites where they are established; on the contrary, species such as *Licaria sarapiquensis*, *Welfia georgii* and *Dystovomita paniculata* showed an stressed preference for undisturbed sites.

INTRODUCCION

El rango total de procesos ecológicos y la diversidad de especies de bosques tropicales puede ser mantenida solamente si grandes áreas no disturbadas son establecidas en perpetuidad para su conservación. Sin embargo, áreas totalmente protegidas nunca pueden ser lo suficientemente extensas para procurar la conservación de todos los procesos ecológicos y todas las especies (Poore y Sayer, 1987).

Grandes áreas de bosque alrededor de áreas estrictamente protegidas pueden ser conservadas a través del manejo sostenible, que involucra la extracción controlada de productos maderables y no maderables (Batisse, 1986; IUNC/UNEP/WWF, 1988; citados por Meir, Finegan y Zamora, manuscrito en prensa). Para Poore y Sayer (1987), un bosque natural bien manejado es un recurso constantemente renovable, que puede continuar soportando una industria maderera indefinidamente así como proveer mucho de los otros beneficios ecológicos de los bosques intactos (juncos, caucho, leña, alimentos, tintes y medicinas).

El bosque húmedo tropical es uno de los ecosistemas más complejos de la tierra, caracterizándose por un ciclo casi cerrado de nutrimentos, que involucra una serie compleja de mecanismos de retroalimentación directos e indirectos entre suelo y vegetación, en los cuales las pérdidas del sistema equivalen a las entradas, cuando se habla de bosques maduros no perturbados (Bruijnzeel, 1990).

Dentro de un bosque, la ocurrencia de individuos de una especie está determinada por la presencia de árboles padres, mecanismos de dispersión, comportamiento de la floración y fructificación y por la existencia de claros o fenómenos que crean un sitio adecuado para la sobrevivencia y desarrollo de las plantas (Kartawinata, 1978).

En el bosque, la caída de árboles viejos forman claros que producen cambios dinámicos. En ellos, algunas plántulas crecen rápidamente por la estimulación de la luz, mientras el crecimiento de otras es suprimido. La formación de claros es usualmente parte importante de la vida y dinámica del bosque y su magnitud puede determinar el grado de cambios en composición florística.

El aprovechamiento en un sentido, es equivalente a la formación de claros, pero en mucha mayor escala, y puede alterar la naturaleza del bosque original (Kartawinata, 1978). La intensidad del daño al ecosistema forestal provocada por el aprovechamiento está influenciada por el método utilizado. Deben tomarse medidas para minimizar los efectos negativos y rehabilitar los sitios dañados, si se quiere asegurar una cosecha futura aceptable (Soerianegara, 1978).

La cuantificación de los daños y el conocimiento de la reacción del bosque a los impactos causados por el aprovechamiento es necesario para evaluar la producción futura del bosque. Meir, Finegan y Zamora (manuscrito en prensa), sostiene además que hace falta determinar y monitorear la riqueza de especies de plantas en bosques neotropicales, a fin de establecer como esta riqueza puede ser afectada por la intervención y que es lo que realmente se conserva en un bosque manejado. Hasta ahora existen pocos trabajos al respecto.

Objetivos

1. Determinar y comparar la riqueza, composición y diversidad florística, de plantas ≥ 2.5 cm de dap, en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas, sometidos a manejo silvícola
2. Determinar el impacto del aprovechamiento y los tratamientos silvícolas sobre la riqueza, composición y diversidad florística en el bosque, a través del estudio de distintos hábitats, característicos de un bosque intervenido.
3. Identificar aquellas especies $\geq 2,5$ cm de dap adaptadas a las diferentes gradientes de perturbación (indicadoras de sitios perturbados o de sitios no alterados).
4. Determinar un tamaño de muestra adecuado, que represente la riqueza de plantas $\geq 2,5$ cm de dap del bosque en estudio, y que ofrezca un criterio válido para compararlo con distintos bosques.
5. Determinar la variación en el tiempo, de la riqueza, composición y diversidad florística en dos sitios de un mismo bosque, con diferente historial de aprovechamiento (uno recientemente aprovechado y otro no disturbado desde 1962).

ANTECEDENTES

2.1. Riqueza florística de bosques tropicales

Es ampliamente aceptado que los bosques húmedos tropicales representan las comunidades de plantas más ricas del mundo. Cuando solamente árboles son considerados, muestras de 1 ha de bosque tropical pueden tener hasta unas 300 especies ≥ 10 cm de dap en el Amazonas (Gentry, 1988), 227 en Malasia y 223 en Borneo (Whitmore, 1975; Proctor et al, 1983; citados por Gentry y Dodson, 1987). Otros bosques tropicales en diferentes continentes tienen menores cantidades de especies arbóreas (entre 50-100/ha.) (Gentry y Dodson, 1987)

La diversidad de especies aumenta en gran medida cuando otros componentes arbóreos son evaluados. Individuos entre 2,5-9,9 cm de dap representaron de 2-3 veces más diversidad de especies en 0,1 ha en un bosque lluvioso en Colombia (Langendoen y Gentry, 1991).

Los bosques tropicales lluviosos no solamente tienen más especies de árboles que cualquier otro tipo de vegetación, sino que se muestran excepcionalmente ricos en especies no arbóreas.

En las 1000 ha de bosque húmedo tropical primario y hábitats naturales asociados en la Reserva Biológica La Selva, Costa Rica, se han encontrado 1450 especies vegetales vasculares, de las cuales las especies arbóreas representan una minoría y las herbáceas (incluidos los helechos), la mayoría. De las cinco categorías generales de árbol, arbusto, liana, epifitas (la gran mayoría herbáceas) y herbáceas no epifitas, las epifitas son las más numerosas y las arbóreas (árboles más arbustos) representan mucho menos del 50 % del total de especies (Hammel, 1990; citado por Finegan, 1993).

En la Selva, los helechos tomados como familia representan el grupo más numeroso en especies, seguido por las familias monocotiledóneas Orchidaceae y Araceae, principalmente de especies epifitas. De los géneros con más especies, los primeros cinco son *Piper* (Piperaceae), *Psychotria* (Rubiaceae) -ambos principalmente de pequeños árboles y arbustos con algunas especies herbáceas-, *Philodendron* (aráceas epifitas), *Miconia* (Melastomataceae, árboles pequeños) y *Anthurium* (aráceas epifitas). De los

primeros 16 géneros en términos de número de especies, solo dos contienen especies de árbol grande: *Inga* y *Ocotea* (Hammel, 1990; citado por Finegan, 1993).

En la Isla de Barro Colorado, en Panamá, Foster y Hubbell (1990) encontraron una situación parecida a la de La Selva. Las familias más importantes son Pteridófitas (helechos), Orchidaceae y Araceae y la lista de géneros más importante en la isla, es también semejante a la de La Selva. Para este lugar, el número de especies herbáceas (incluidas las epifitas) es aproximadamente igual al número de especies arbóreas y hay muchas más especies de lianas que en La Selva. En total se encuentran unas 966 especies en hábitats boscosos naturales.

Foster (1990; citado por Finegan, 1993) encontró que en el Parque Nacional Manú, en la amazonia peruana, el número de especies arbóreas, a diferencia de La Selva y de la Isla de Barro Colorado, es aparentemente superior al de las especies herbáceas. Sin embargo, al tomar en cuenta las lianas los números de arbóreas y no arbóreas se asemejan. Lo anterior se debe según Foster, a que el clima estacional del sitio limita el desarrollo de comunidades epifitas. La importancia de las familias Orchidaceae, Araceae y Pteridófitas en Manú es reducida con respecto a los otros sitios y cinco géneros en los cuales se encuentran especies de árbol grande, aparecen entre los 16 más importantes.

Gentry y Dodson (1987), en un estudio en que se compara la riqueza de especies de $dap \geq 2,5$ cm y demás plantas vasculares en 0,1 ha y en tres tipos de bosque del occidente del Ecuador (un bosque muy húmedo tropical, un bosque húmedo tropical y un bosque seco tropical, según el sistema de Holdridge), encontraron 365 especies de plantas vasculares en 0,1 ha en el bosque muy húmedo tropical. Un 35 % de las especies (127 especies distintas) y un 63 % de las plantas individuales eran epifitas, y solo un 31 % de las especies eran arbóreas. En el bosque húmedo y en el bosque seco habían casi igual riqueza de especies de árbol grande (30 y 29 especies respectivamente) que en el bosque muy húmedo (32 especies) pero tenían una representación muy reducida de epifitas de 13 y 3 especies respectivamente (8 % y 2 % de los totales).

2.2. Papel de la perturbación en el mantenimiento de la riqueza florística

La increíble variedad de formas por las cuales las plantas tropicales son polinizadas, sus semillas dispersadas y sus plántulas defendidas del ataque de herbívoros, explica en parte como pueden encontrarse tantas especies en pequeñas áreas de bosques tropicales.

Las especies coexisten porque ocupan diferentes hábitats o estaciones en el bosque. Los ecólogos explican la diversidad en términos de la heterogeneidad ambiental y sostienen que la coexistencia se debe a las diferencias en respuestas a los gradientes ambientales (Leigh, 1982). Es entonces válido pensar que la disturbancia, que conlleva la formación o expansión de gradientes ambientales existentes, puede favorecer la permanencia de más especies en determinada área que si dicho gradiente se mantuviera relativamente estable.

La acción de factores físicos dentro de claros en el bosque altera el ambiente cerca de la superficie del suelo, creando un gradiente de condiciones entre sitios bajo el dosel del bosque no perturbado y en el centro de los claros. Cuando un árbol cae, sus raíces usualmente se rompen y quedan expuestas, el suelo es removido y se forma una depresión en la que se reduce la competencia de raíces. En la zona de impacto del tronco, muchas plantas de sotobosque no dañadas se ven favorecidas por un aumento relativo en las condiciones lumínicas, algunas plantas encuentran sitios especiales de germinación como por ejemplo, encima de tronco, donde la luz es mayor y los nutrimentos están concentrados. Donde cae la corona, se produce una masiva liberación de nutrimentos en forma de hojas, ramas, enredaderas, y por la muerte de muchas plantas; en esta área se produce un incremento significativo de iluminación por lo que se registran altas tasas de crecimiento (Orians, 1982).

Existe poco conocimiento acerca de los diferentes potenciales de utilización de los recursos por parte de las plantas y su importancia en el mantenimiento de grandes números de especies. Se sabe por ejemplo que la composición de plántulas varían de acuerdo al tamaño del claro. Muchas especies que son comunes en grandes áreas disturbadas son muy escasas en claros producidos por la caída de un solo árbol, sugiriendo esto que el tamaño del claro, y por consiguiente la disponibilidad de recursos, es una importante variable que influencia la germinación y sobrevivencia de determinadas plántulas (Orians, 1982).

Por último cabe mencionar lo expresado por Orians (1982) en el sentido de que el número de especies adaptadas a condiciones diferentes podría estar correlacionado con la frecuencia de estas condiciones. Así, más especies estarían adaptadas a claros pequeños, debido a que constituye un evento más común que la formación de claros grandes. Si consideramos entonces que las intervenciones humanas ocasionan claros grandes en el bosque, podríamos suponer una reducción en la diversidad de especies en áreas aprovechados en forma no controlada.

2.3. Impactos del aprovechamiento

El aprovechamiento del bosque es una perturbación. Finegan (1992), con base en trabajos de Jonkers (1987) y Dawkins (1958), estima que un aprovechamiento selectivo representa, en términos de apertura de claros en el bosque, una perturbación 10-20 veces más extensa que la perturbación natural, en un año determinado. Jonkers (1987) compara el efecto de la primera fase de aprovechamiento en Surinam, que consiste en la corta de 5-8 árboles grandes/ha, con el impacto producido por una fuerte tormenta en el bosque. Estimó además que con cosechas de 1 y 4 m²/ha cerca de un 20 y 38% de la superficie fue convertida a claros.

Para investigadores como Jonkers (1987), el impacto de la explotación selectiva en bosques tropicales recibe poca atención, principalmente en Suramérica, a pesar del riesgo que significa esta actividad para la sostenibilidad del recurso forestal. Efectos del daño de aprovechamiento afecta futuras cosechas y para el manejo del bosque es importante que este impacto sea comprendido.

2.3.1. Impacto sobre el stand residual

El aprovechamiento selectivo reduce las existencias y daña el stand residual. Un considerable número de árboles pequeños son aplastados cuando se derriba o se arrastra un árbol e individuos grandes son colisionados y dañados (árboles pequeños son mucho más vulnerables a la destrucción y sufren daños más severos que individuos grandes). Se observan hasta un 100% de mortalidad de árboles en claros y en senderos de arrastre y múltiples daños a árboles cercanos a estos (Jonkers, 1987). Los árboles dañados pueden ver limitado su crecimiento afectándose la producción de madera en los futuros ciclos de

corta (Sutanto, Wirakusumah y Permono, 1978). La magnitud de tales operaciones puede ser un importante indicador de daño por aprovechamiento.

2.3.2. Impacto sobre el microclima

La planta está influenciada por el flujo de energía entre el aire y el suelo. El flujo de energía en el ambiente y sus efectos sobre el aire y agua son responsables por el macro y microclima en el cual las plantas crecen (Noggle y Fritz, 1976).

El microclima se refiere a las condiciones y recursos reinantes durante la permanencia de un individuo en un micrositio determinado. Entre las más importantes se pueden mencionar: radiación solar, temperatura y humedad tanto del suelo como del aire (Hudson, 1967).

El microclima y el ambiente en claros son determinados por muchos factores. Por ejemplo, la duración e intensidad de luz recibida en un claro depende de su tamaño, forma, inclinación, orientación, altura de la fase madura del bosque alrededor, características de los escombros post caída del árbol y vegetación sobreviviente (Brokaw, 1985).

El patrón de distribución de la luz, temperatura y humedad relativa en bosques húmedos tropicales ha sido muy estudiado en los últimos años. Estudios en el bosque primario de la Estación Biológica La Selva en Costa Rica demuestran que la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (RAFA) al piso del bosque es siempre menos del 5% de la plena iluminación del día, Chadzon (1986) señala que esta intensidad es uniforme hasta aproximadamente 1,5 m de altura, presentando un aumento marcado a alturas mayores. Muchas plantas de sotobosque, que no podrían sobrevivir en condiciones constantes de baja iluminación, lo hacen a través de la energía que obtienen de las pequeñas entradas de luz directa que alcanzan el piso del bosque. Se ha estimado que para el caso de las palmeras en Costa Rica, de un 10% a un 80% de la iluminación recibida proviene de esa forma (Chadzon, 1986). Otros estudios demuestran que las entradas de luz directa suministran de un 50-70% de la energía lumínica diaria que alcanza el sotobosque (Chadzon, 1988).

En cuanto a la composición espectral de la luz, la proporción de luz "roja alta" es mayor en los niveles inferiores del bosque debido a la absorción de la luz "roja baja" por

las hojas de las plantas de dosel. Bazzaz (1986, citado por Finegan, 1993) encontró que la RAFA de una entrada de luz en el bosque es igual, en composición espectral, a la de un campo abierto adyacente y que esta variable es diferente en la sombra del sotobosque.

Denslow (1980; ver también Whitmore, 1975), reunió datos de diversos estudios comparando el microclima de claros recién abiertos y el sotobosque del bosque intacto. De dichos trabajos se desprende que la iluminación así como la temperatura del suelo y del aire es mucho mayor en claros y fluctúan sobre un rango más amplio. Es importante enfatizar que aunque los claros son las partes del bosque que reciben el mayor grado de iluminación, este es menor que a plena iluminación del día. La humedad en claros es comparativamente menor, mientras la evaporación de la superficie del suelo es alta. A unos pocos cm de profundidad, la humedad del suelo puede ser mayor en claros que debajo de la fase del bosque maduro, donde la toma de agua por parte de las raíces es mayor (Lee, 1978).

Otro aspecto importante es el efecto del tamaño de la apertura del dosel sobre el microclima. En términos generales, la intensidad lumínica en los claros aumenta a mayor superficie total de los mismos. Barton et al (1989) encontró una correlación estadística significativa entre la superficie del claro (los cuales variaban desde 71-615 m²) y la energía lumínica total diaria.

Condiciones uniformes no prevalecen en todo el claro. Florence (1981; citado por Brokaw, 1985), midió la intensidad lumínica en claros. Iniciando en el área debajo del agujero en el dosel, observó como la intensidad lumínica promedio declinaba centrífugamente, pero considerando la variedad estructural de los claros, es obvio que no se puede esperar variaciones regulares de los factores microclimáticos.

2.3.2.1. La fotografía hemisférica y su uso en ecología

Se ha establecido, que la naturaleza de la regeneración del bosque luego de la disturbancia, está estrechamente relacionada al tamaño de los claros, donde la radiación penetra hasta el piso del bosque (Platt y Strong, 1989). Algunos proponen clasificar los claros de acuerdo al tamaño, lo que resulta difícil dado el problema de establecer los límites exactos dentro del bosque. Las recientes investigaciones muestran que estudios detallados de plántulas de árboles creciendo en claros, requieren de medidas más precisas y que es necesario conocer la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RAFA) que

penetra al dosel del bosque. Ambos aspectos, mediciones de tamaño de claros y cálculos de RAFA es posible efectuarlos por medio de la fotografía hemisférica (Whitmore et al, 1993).

La estimación de la radiación solar bajo dosel presenta dificultades que atentan contra la precisión de las determinaciones. La alta variación en la emisión de radiación en cortos períodos de tiempo, especialmente en días parcialmente nublados, exige mediciones simultaneas de gran precisión, algo difícil de lograr. Además, la gran variación diaria y estacional en la emisión de la luz, obliga a tomar un número considerable de mediciones, si se pretende obtener información para un periodo considerable de tiempo.

El uso de la fotografía hemisférica resulta ventajoso, si se considera que el trabajo de campo resulta comparativamente rápido y barato, y que con ella es posible obtener medidas relativas o absolutas de radiación. Algo que no se logra con esta metodología, es solucionar el problema de la variación espacial de la radiación a nivel del suelo; que resulta del arreglo particular de hojas y ramas en el dosel y de la trayectoria solar. Esto impide hacer extrapolaciones entre sitios cercanos. En cambio, como la trayectoria solar es predecible, es posible mediante la fotografía hemisférica, obtener registros de radiación, en una amplia escala de tiempos (desde un día particular hasta un mes o un año).

Se sabe que la radiación solar llega a la superficie de la Tierra bajo dos formas diferentes: una es recibida directamente del sol (radiación directa), mientras la otra proviene del hemisferio celeste en su conjunto (radiación indirecta), y es originada por la dispersión de la radiación solar de la atmósfera. El proceso de estimación de la radiación directa e indirecta mediante la fotografía hemisférica, exige que ambos componentes sean tratados separadamente, para ser finalmente sumados en la última etapa del cálculo (Evans, 1956; Anderson, 1966).

Anderson (1964), define para el uso de la fotografía hemisférica, el término factor de sitio, como la radiación recibida bajo dosel en términos relativos de la recibida sobre dosel. Cada vez que se use el término factor de sitio, debe especificarse el componente de la radiación (directa o indirecta) que describe la longitud de onda y el periodo de tiempo al cual se refiere. De lo contrario, el factor de sitio se asume como la radiación recibida sobre una superficie horizontal.

El factor de sitio directo (D.S.F.), se define como la relación entre la radiación directa que penetra bajo el dosel, y la que llega sobre el mismo. Igual se define para la radiación indirecta, solo que aquí se considera únicamente la luz que llega en forma dispersa por la atmósfera. El factor de sitio total es aquel que toma en cuenta tanto la luz directa como indirecta, y su cálculo consiste en sumar los factores de sitio directo e indirecto (Anderson, 1964).

2.3.3. Impacto sobre las propiedades físicas del suelo

El uso de equipo móvil pesado en la extracción de madera induce complejos procesos mecánicos y físicos en el suelo forestal. Los efectos se manifiestan en surcos o huellas formadas por las ruedas de la maquinaria y por la carga transportada. La intensidad del daño no está solamente determinada por el equipo utilizado sino también por el sistema de manejo, características del suelo y por las condiciones climáticas. La resistencia del suelo y la capacidad de conducción de la maquinaria está determinada por la textura, estructura, densidad, contenido de humedad y contenido de materia orgánica. El peso de la carga, el tipo de huella o rueda, así como la velocidad de la maquinaria son también factores importantes (Soane et al, 1981; citado por Hendrison, 1990).

La compactación del suelo como resultado del uso de equipo pesado es un problema serio. Suelos arcillosos bajo condiciones húmedas son más susceptibles a compactarse que suelos arenosos o suelos de estructura más estable. La capa orgánica superior es rápidamente removida por el arrastre de los troncos y el suelo bajo las huellas de arrastre es sujeto a considerables fuerzas físicas. El contenido de humedad y el número de recorridos determinan el grado de compactación (Moehring y Rawls, 1970)

Hendrison (1990), establece que los caminos primarios (que sirven exclusivamente para el tránsito de la maquinaria en su transporte de la cosecha), son usualmente muy compactados. Tales caminos pueden sufrir rápidamente este efecto si el movimiento de las máquinas produce huellas profundas. En caminos secundarios las huellas profundas hacen imposible el movimiento de la maquinaria después de solo unas pocas pasadas, por eso se recomienda minimizar el movimiento de las mismas y concentrar la actividad sobre el camino principal. Este mismo autor sin embargo, encontró poca compactación en caminos primarios de un bosque húmedo tropical en Surinam, debido probablemente al bajo contenido de humedad existente a la hora de la extracción de la madera.

En suelos perturbados durante la construcción de caminos, las gotas de lluvia golpean fuerte y repetidamente el suelo desnudo transformándose los caminos en vías fluviales para el escurrimiento del agua de lluvia. Se da entonces lugar al proceso erosivo con elevadas pérdidas de suelo, que inciden en la reducción de su fertilidad por la remoción de la capa superficial rica en humus y nutrimentos (Hing Nin, 1978).

Otro factor que altera las propiedades físicas del suelo lo constituye la remoción del sustrato debido a la necesidad de construir caminos para lo que en algunos casos se requiere remover gran cantidad de suelo y así disminuir la pendiente.

Las operaciones de arrastre de trozas y tráfico de maquinaria ocasionan una gran disturbación de la superficie del suelo. Kamaruzaman y Majid (1992) encontraron que el 23,1% del área total aprovechada en un bosque de colina en Malasia Peninsular, sufrió perturbaciones de diferentes niveles bajo un sistema de explotación tradicional.

2.3.4. Impactos sobre la fitomasa y el nivel de nutrimentos del suelo

En un bosque, los nutrimentos ingresan ya sea con la lluvia, deposición de polvo y aerosoles, fijación por microorganismos (caso del nitrógeno) y por meteorización de la roca madre (excepto para el nitrógeno). Para ciertos nutrimentos minerales (P, K, principalmente), y en suelos de baja fertilidad, la comunidad de plantas se convierte en el principal compartimiento de almacenamiento y existe un flujo continuo de este para el piso del bosque con la caída de pequeños y grandes residuos vegetales, y en el lavaje de hojas y tallos con la precipitación. Un porcentaje de los nutrimentos encima del suelo está en la materia orgánica muerta (árboles muertos en pie y detrito orgánico). Los nutrimentos son gradualmente liberados de la materia muerta por descomposición. Las raíces toman los nutrimentos de complejos intercambiables del suelo y de la solución y los exportan hacia el dosel. También lo liberan en forma de secreciones así como por la muerte y descomposición de sus partes (Proctor, 1987; citado por Bruijnzeel, 1990).

El aprovechamiento del bosque interfiere directamente con estos ciclos a través de la reducción de la fitomasa ya sea por remoción de una parte del bosque o por la muerte de algunas plantas; por la alteración de las propiedades físicas y químicas del suelo en las áreas perturbadas y por el cambio en las condiciones microambientales que afectan directamente las velocidades de descomposición.

Para Jonkers (1987), la cantidad de los nutrimentos extraídos por la cosecha de madera es baja, gran parte de la fitomasa (árboles destruidos, ramas, hojas, raíces) se descompone en el bosque liberando los nutrimentos que contiene. Este mismo autor encontró que una cosecha de $23 \text{ m}^3/\text{ha}$ en un bosque húmedo tropical en Surinam, que equivale a cortar $47,9 \text{ ton}/\text{ha}$, resulta en la pérdida de cerca de $50 \text{ kg}/\text{ha}$ de nitrógeno y $160 \text{ kg}/\text{ha}$ de otros nutrimentos del ecosistema. Estas cantidades son bajas comparadas al contenido de nutrimentos en la fitomasa viva de un bosque virgen, que es cerca de $2 \text{ ton}/\text{ha}$ de N y $5 \text{ ton}/\text{ha}$ de otros nutrimentos. Jonkers considera que el bosque es capaz de compensar esta pequeña reducción por la toma de nutrimentos directamente de la precipitación, del aire por mecanismos de fijación de N, y del suelo. Cosechando $46 \text{ m}^3/\text{ha}$ resulta en el doble de la pérdida de nutrimentos, y se cree que el ecosistema puede soportar esta pérdida aunque el restablecimiento pleno puede tomar un tiempo mayor de 20 años.

Poels (1987), al evaluar durante casi 5 años el ciclaje de nutrimentos en un bosque de Surinam, tratado de acuerdo al sistema silvicultural CELOS (que consiste en la reducción de la competencia por envenenamiento de árboles no comerciales y corta de lianas) y al compararlo con un bosque no disturbado de la zona; encontró que el bosque no disturbado, y en menor medida también, el bosque tratado estaban acumulando nutrimentos. De este estudio se determinó que el sistema silvicultural CELOS no ocasiona una pérdida importante de nutrimentos del ecosistema.

2.3.5. Impactos sobre la riqueza y composición florística

El principal impacto del aprovechamiento sobre el proceso de regeneración del bosque perturbado, es el aumento en los recursos disponibles (luz, agua y nutrimentos). Son favorecidas principalmente las hierbas y arbustos de la primera etapa de la sucesión secundaria, seguidas por las heliófitas efímeras, que encuentran en ambientes abiertos las condiciones ideales para germinar, dominando rápidamente el sitio (dependiendo de la cantidad y calidad de la radiación), iniciándose de esta forma el proceso de sucesión. Aquellas especies que no requieren (o solamente en muy poca cantidad) incrementos en radiación solar para germinar, establecerse y crecer, pueden verse afectadas por aperturas abruptas del dosel y desaparecer de los sitios disturbados. Otras, aunque germinan y sobreviven en condiciones de sombra, pueden aumentar rápidamente su crecimiento y

sobrevivencia si cantidades adecuadas de luz le son proporcionadas (Swaine y Whitmore, 1988).

Schultz (1967), expresa que luego de una cosecha ligera en un bosque mesofítico de Surinam, el efecto de la explotación varía en alto grado (desde secciones de bosque poco afectado hasta sitios con destrucción intensiva de la vegetación original), quedando pues una vegetación y un ambiente sumamente heterogéneo. En los sitios de grandes perturbaciones se establecieron especies pioneras (generalmente sin valor comercial) y heliófitas durables (algunas de valor comercial como *Simarouba amara*, *Goupia glabra*, *Schefflera paraensis* y *Didymopanax morototoni*). Donde la iluminación provocada por la perturbación permitía la invasión de especies pioneras y secundarias, la regeneración valiosa no pudo competir.

Jonkers (1987), al buscar establecer el efecto de la explotación maderera sobre las existencias de especies de árboles comerciales en Surinam, encontró que la explotación selectiva tiende a producir casi un 100 % de mortalidad de árboles en claros y senderos de arrastre y muchos árboles jóvenes dañados cerca de tales sitios. Plántulas (0,2-2 m de altura) y árboles jóvenes (2 m de altura-5 cm de dap) fueron registrados en pequeñas muestras después de 3 años de un aprovechamiento. Los datos sugieren que este tipo de daño tiende a ser extensivo, encontrándose un 20% mortalidad de árboles jóvenes después de una cosecha de 15 m³/ha y 40% después del aprovechamiento de 46 m³/ha.

Se observó además que mucha de la regeneración destruída durante el aprovechamiento es reemplazada por nuevos individuos dentro de estos 3 años. Regeneración abundante fue encontrada en parcelas con mayor intensidad de corta, debido a que la mayor apertura del dosel redujo sustancialmente una población de palmas competitivas, favoreciéndose el reclutamiento y desarrollo de las especies comerciales.

Al comparar la regeneración de especies comerciales en el bosque residual, en claros y en senderos de arrastre, se determinó que, luego de 3 años, la población de plántulas en claros es totalmente restaurada y un mayor número de árboles jóvenes se establecen, posiblemente como resultado de un mejoramiento de las condiciones de crecimiento. La regeneración de especies comerciales en parcelas dentro de los senderos de arrastre fue marcadamente menos abundante que en los claros y el bosque residual. Plántulas y árboles jóvenes de especies primarias fueron raramente vistas en las huellas de las ruedas, las cuales pueden permanecer desnudas por años o ser pobladas por hierbas y especies de árboles secundarios. Las orillas de senderos de arrastre se convirtieron en una

cama adecuada de semillas, debido al volteo de la superficie del suelo por la maquinaria de arrastre y al mezclado de este con escombros orgánicos. Se comprobó que la composición florística bajo bosque residual fue diferente de la existente en claros y en los otros dos hábitats. La regeneración de especies demandantes de luz tales como *Xylopia* spp, *Goupia glabra* y *Jacaranda copaia* fue común en aberturas y casi ausente bajo el bosque no alterado. *G. glabra* y *Xylopia* spp, tienen una marcada preferencia para suelos disturbados (senderos de arrastre o suelo cerca de las raíces y que es volteado por la caída de un árbol grande). Algunas especies como *Qualea rosea*, *Ocotea rubra* y *Virola melinonii* no muestran preferencia por alguna clase de bosque, pero pueden requerir luz moderada para su desarrollo inicial. Un resultado inesperado fue la presencia de *Vochysia guianensis* y *Vochysia tomentosa* en el bosque residual, a pesar de ser especies demandantes de luz (consideradas así debido a su rápido crecimiento, su distribución por clase diamétrica no exponencial y su frecuente ocurrencia en bosques viejos secundarios).

Rollet (1983; citado por Quevedo, 1986) realizó un estudio sobre la dinámica de renovación de las especies de dap ≥ 10 cm en 1 km^2 de bosque tropical húmedo en el Amazonas, en el cual analiza 75 claros provocados por un corte selectivo y lo compara con la vegetación adyacente en áreas carentes de claros. Al estudiar la composición florística los claros y del bosque imperturbado, se observó que no existía una diferencia significativa entre ambos, a pesar de que habían unas especies que se regeneraron exclusivamente en los claros y otras solo bajo el dosel.

Meir, Finegan y Zamora (manuscrito en prensa), en un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica, encontraron algunas diferencias al determinar y comparar la riqueza y composición de plantas $\geq 2,5$ cm de dap de dos sitios contiguos pero con diferente historial de aprovechamiento de madera (en un sitio se aprovechó madera en 1962 y en el otro, se cosechó en 1962 y en 1989 bajo estricto control de daño)

El bosque manejado (aprovechado en 1962 y 1989) mostró ser menos rico en especies que el explotado (no aprovechado desde 1962) para plantas $\geq 2,5$ cm de dap, en 0,1 ha, y más rico en especies $\leq 2,5$ cm de dap. Se concluyó que las diferencias entre los bosques en cuanto a riqueza de especies fueron causadas por una simple reducción del área vegetativa debido a la construcción de caminos en el bosque manejado (esto para plantas $\geq 2,5$ cm de dap) y por el incremento generalizado en la frecuencia de regeneración natural causada por la apertura del dosel y reducción del área basal (para plantas $\leq 2,5$ cm de dap).

Se determinó también que hábitat de caminos (incluyendo la orilla), recientes y abandonados presentaban significativamente un menor número de especies e individuos $\geq 2,5$ cm de dap que el de claros y el de bosque no disturbado. Especies demandantes de luz fueron encontradas principalmente en el bosque manejado, en hábitats con disturbación reciente. En el bosque explotado no se registraron dichas especies. Presencia de hierbas pioneras y árboles de corta vida en áreas disturbadas fue un claro indicador de cambios composicionales bajo manejo. Caminos, claros y orillas de claros presentaron arbustos pioneros y árboles que estaban ausentes en muestras de bosque explotado y muestras de bosque virgen.

Especies de árboles de larga vida, demandantes de luz, fueron encontrados como individuos establecidos en hábitats sin disturbancia reciente, en ambos tipos de bosque; sin embargo, con una excepción, plántulas de estas especies fueron encontradas solamente en caminos y claros en el bosque manejado. Se observó poca similaridad entre la composición de especies de los dos bosques evaluados, lo cual es normal en muestras pequeñas de sitios con vegetación muy rica en especies y no constituye un indicio de diferencia debido a la perturbación.

Al igual que los anteriores investigadores, Miranda (1993), luego de evaluar las características físicas, químicas y de composición florística de 30 muestras tomadas en 5 estratos en un bosque húmedo tropical de reciente disturbancia, encontró que existía similitud entre las muestras tomadas de estratos menos disturbados (camino secundario, claro de tumba y bosque no intervenido) y entre aquellas tomadas de estratos como camino principal y patio de montaña. Observó además que estos dos últimos estratos, donde se encontraban las mayores perturbaciones, representaban solo un 5% del área total aprovechada, siendo las perturbaciones no limitantes para la regeneración en dichos sitios.

2.4. Especies indicadoras

Las especies difieren en su respuesta a claros. En un extremo existen las que pueden germinar debajo de un dosel y sus plantas establecerse y crecer. Otras necesitan algún incremento en radiación solar para crecer. Todas estas, tienen la habilidad para regenerarse *in situ* debajo del bosque cerrado. En el otro extremo está un grupo de especies cuyas plántulas no se encuentran bajo un dosel pero que aparecen solo después

de la creación de un claro (las especies de este último grupo son indicadoras de algún tipo de perturbación del sitio) (Swaine y Whitmore, 1988).

Existen muchos estadios durante el desarrollo de un individuo en que la regeneración de una especie podría ser controlada por un requisito ambiental. Es por ello que raras veces es factible caracterizar el comportamiento de una especie desde la semilla hasta el adulto con término como "tolerante a la sombra" o "dependiente de claros". Un individuo de una especie pasa por etapas que difieren mucho en cuanto a las condiciones ecológicas, fisiológicas y morfológicas. Especies capaces de germinar en condiciones de sotobosque pueden requerir de un claro en alguna etapa después de la germinación (Clark y Clark, 1987).

Como ejemplo de lo anterior se tiene el trabajo realizado por Clark y Clark (1992) quienes durante seis años estudiaron la sobrevivencia, crecimiento y condiciones de micrositio de seis especies de árboles no-pioneros en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica. La evaluación reveló cuatro patrones de ocupación de micrositio por juveniles. Entre los no pioneros, un par de especies (*Lecythis ampla* y *Minuartia guianensis*) fue asociado con baja iluminación de corona y bosque en fase madura en todos los estados juveniles. Para dos especies (*Dipteryx panamensis* e *Hymenolobium mesoamericanum*) los árboles jóvenes más pequeños estaban en predominancia de baja luz y sitios de bosque maduro, pero al incrementar el tamaño juvenil se observó mayor iluminación de corona y asociación con sitios de claros o fase de reconstrucción. Las últimas dos especies (*Pithecellobium elegans* e *Hyeronima alchorneoides*) fueron fuertemente asociadas con claros o fases de reconstrucción en juveniles pequeños (\leq de 4 cm de dap) y en árboles de subdosel ($>10-20$ cm de dap) pero estaban preferentemente en sitios de fase madura en tamaños intermedios. Lo anterior demuestra, según los investigadores, que para árboles tropicales no pioneros la clasificación basada en conceptos generalizados tales como dependencia a claros y tolerancia a la sombra es inadecuado para describir los complejos patrones dependientes del tamaño.

2.4.1. Especies de árboles indicadoras de perturbación

A la fecha, solamente un grupo de árboles del bosque húmedo tropical han sido claramente identificados como parte de una historia de vida común: las heliófitas efimeras ("pioneras de corta vida"). Este grupo reducido de especies se caracteriza por su alta

fecundidad, pequeñas semillas, dependencia de grandes aperturas para la germinación y establecimiento, altas velocidades de crecimiento, cortos tramos de vida y alta mortalidad en la sombra (Swaine y Whitmore, 1988; Brokaw, 1985).

La germinación de especies pioneras es típicamente asociado a un indicador de perturbancia. Exposición a la luz estimula la germinación de *Cecropia spp*, *Didymopanax morototoni*, *Trema spp* y probablemente otras especies pioneras. La intensidad de luz no es tan importante como la calidad de luz. Se sabe que la radiación de longitudes de onda fuera del rango de 400-700 nm no constituye un recurso para las plantas y que la luz transmitida por el follaje es diferente de la recibida en forma directa, ya sea en términos de cantidad como de calidad. Yanes y Smith (1982) mostraron que la germinación de *Cecropia obtusifolia* es promovida por una alta proporción de luz "roja baja" en vez de luz "roja alta". Debajo de un dosel denso, luz roja alta predomina y la germinación es inhibida. Con la remoción del dosel, luz roja baja predomina y la germinación ocurre. Experimentos alternando luz roja baja y luz roja alta muestran la necesidad de largos periodos de exposición a luz roja baja y demuestran una rápida reversabilidad de la estimulación roja baja por la roja alta. Así, semillas de *C. obtusifolia* pueden distinguir la exposición prolongada de luz roja baja proporcionada por un claro grande de la exposición breve en claros pequeños o "sunflecks". De igual modo, semillas de *C. obtusifolia* muestran una habilidad marcada para distinguir entre regímenes de luz en partes centrales y en partes periféricas de un claro

Semillas de *Heliocarpus donnell-smithii* detectan aberturas de dosel sobre la base de fluctuaciones de temperatura de suelo amplias y la respuesta en germinación mostró que sus semillas responden diferencialmente a la posición dentro del claro (Alexandre, 1978; Putz, 1983; citados por Brokaw, 1985).

Dispersión abundante de semillas pioneras crea un banco de semillas en bosques maduros. Numerosos experimentos que consisten en transferir suelo debajo del dosel hacia afuera, han demostrado el mantenimiento de la viabilidad de semillas de especies pioneras en el suelo. Algunas especies ocurren todos los años debido a la frecuente dispersión o viabilidad larga (Brokaw, 1985).

El cuadro 1 muestra algunos ejemplos de especies de árboles pioneros y otros que pueden germinar y desarrollarse en condiciones de penumbra

Cuadro 1. Grupos de especies de árboles pioneros y no pioneros de África (AF), Trópicos orientales (TO), y América tropical (AM) subdividido dentro de clases de altura Fuente: Swaine y Whitmore (1988)

| Altura | ° Pioneros ° (germinan a plena luz ° y requieren luz para ° sobrevivir y crecer) ° | ° No pioneros ° (germinan en la sombra ° o raramente a plena luz. ° Plántulas pueden crecer ° y sobrevivir en la sombra) |
|--------------------------|---|---|
| Muy pequeños (< 2 m) | ° Probablemente ninguno, ° ocupado por arbustos ° como <i>Solanum spp.</i> | ° <i>Pycnocomma macrophylla</i> (AF) ° ° |
| Pequeños (2-7,9 m) | ° <i>Rauvolfia vomitoria</i> (AF) ° principalmente <i>Trema</i> ° muchas <i>Macaranga spp</i> (AF, TO) ° <i>Pipturus</i> (TO) | ° <i>Microdesmis puberula</i> (AF) ° Muchas melastomatáceas (AM) ° <i>Drypetes ivorensis</i> (AF) ° <i>Diospyros buxifolia</i> (TO) |
| Medio (8-29 m) | ° <i>Musanga cecropioides</i> (AF) ° <i>Anthocephalus</i> (TO) ° <i>Macaranga Hypoleuca</i> (TO) ° <i>Cecropia spp</i> (AM) | ° <i>Turreanthus africanus</i> (AF) ° Unas pocas dipterocarpaceas ° Fagaceae (TO) ° Unas Myristicaceae (TO, AM) |
| Grandes (> 30 m) | ° <i>Chlorophora excelsa</i> (AF) ° <i>Terminalia ivorensis</i> (AF) ° <i>Terminalia superba</i> (AF) ° <i>Lophira alata</i> (AF) ° <i>Eucalyptus deglupta</i> (TO) ° <i>Goupia glabra</i> (AM) ° <i>Laetia procera</i> (AM) ° <i>Cedrela odorata</i> (AM) ° <i>Swietenia mahagoni</i> (AM) | ° <i>Khaya ivorensis</i> (AF) ° <i>Entandrophragma spp</i> (AF) ° <i>Futumia elastica</i> (AF) ° <i>Virola surinamensis</i> (AM) ° <i>Pentaclethra macroloba</i> (AM) ° ° ° ° |

2.4.2. Plantas de sotobosque, palmas, lianas y hierbas

Arboles de sotobosque y arbustos son menos dependientes a claros que árboles de dosel (Denslow, 1980). Muchas de estas plantas sobreviven en condiciones cerradas de dosel, donde requieren menores crecimientos para alcanzar la estatura a la madurez. Para algunas especies sin embargo, el ciclo de vida completo es alcanzado en claros. Por ejemplo, aunque el arbusto *Piper hispidum* germina en claros y bosques en fase madura en México, se establece en claros en donde muestra mayor crecimiento y capacidad reproductiva (Brokaw, 1985).

Las Palmas generalmente no son pioneras de claros (Whitmore, 1978), aunque algunas colonizan grandes disturbancias (Foster y Brokaw, 1982). Se ha establecido que

el crecimiento de algunas palmas como *Euterpe globosa* y la producción de hojas y frutos de otras como *Astrocaryum mexicanum* son alcanzados principalmente en claros (Bannister, 1970; Pinero y Sarukhán, 1982; citados por Brokaw, 1985). En Brasil la "palha preta" (*Attalea spectalis*), que se encuentra frecuentemente en el sotobosque de muchos bosques de tierras bajas y donde alcanza alturas de hasta 11 m, es considerada una especie pionera que invade hábitats recién disturbados y áreas abiertas disponibles. Esta palma se ha constituido en una de las malezas más nocivas, especialmente en áreas de bosque recién cosechadas y preparadas para la actividad agrícola (Pires-O Brien, 1993).

El primer crecimiento significativo de quizás muchas lianas ocurre en claros. Debajo de un dosel cerrado el crecimiento de lianas es limitado no solamente por los bajos niveles de recursos sino también por la carencia de enrejados para trepadoras. La distribución y abundancia de lianas depende de la disponibilidad de enrejados proporcionados por árboles caídos (Putz, 1984), lo que explica que estas plantas sean abundantes en bosques altamente disturbados.

Distribución y reproducción de hierbas en bosques tropicales son bastantes relacionados con claros. En la selva, Costa Rica, ciertas *Heliconia spp* son conspicuas en claros, incrementando su tamaño y actividad reproductiva con el área (Stiles, 1975). Especies de la familia Marantaceae colonizan las partes más abiertas de claros (Florence, 1981; citado por Brokaw, 1985) y, enredaderas herbáceas son encontradas en aberturas en la Isla de Barro Colorado (Croat, 1975). El número de especies, frecuencia de reproducción y porcentaje de cobertura para hierbas terrestres son marcadamente mayor en claros.

Existen hierbas cuyo metabolismo está marcadamente adaptado a la intensidad de luz ambiental. Estas plantas conocidas como "hierbas de sol", son típicamente asociadas con ambientes abiertos como caminos de arrastre y viejos campos de hierbas. La calidad y magnitud de la respuesta de estas plantas a las condiciones alteradas puede depender del grado de alteración de los recursos, que puede estar relacionado al tamaño del claro, y a los niveles críticos del recurso requerido. Por ejemplo, fluctuaciones de temperatura dentro de un claro puede resultar en alteración de la regulación fenológica, de los patrones de asimilación y localización de los recursos en hierbas, que inician el crecimiento cuando la temperatura de suelo se incrementa

Emergencia de plantas y crecimiento a la madurez puede ocurrir más temprano, o ser más rápido dentro de claros, donde el suelo puede alcanzar temperaturas mínimas de

crecimiento en forma rápida. Este efecto es sugerido por observaciones de dos plantas de zonas templadas, *Viola sororia* y *Erythronium americanum*, en donde la emergencia y crecimiento a la madurez están correlacionadas con temperaturas del aire y suelo (Collins, Dunne y Pickett, 1985).

Otras hierbas son fotosintéticamente plásticas sobre un rango de intensidades lumínicas. En el bosque se encuentran espacialmente dispersas sobre el sol y parches de sombra o, se encuentran temporalmente dispersas en todos los ambientes. Ejemplos de este grupo incluyen las hierbas *Trillium spp*, *Podophyllum peltatum*, *Viola spp*, *Hepatica spp* y *Dicentra spp*, todas de regiones templadas (Collins, Dunne y Pickett, 1985)

Hierbas como *Oxalis spp*, están fisiológicamente adaptadas a ambientes de baja iluminación. Maduran y senescen debajo de un dosel cerrado y son plantas usualmente pequeñas que crecen cerca del suelo. El incremento en intensidad lumínica puede ser detrimental para estas plantas.

En un estudio sobre la respuesta de hierbas del sotobosque a claros ocasionados por la caída de árboles en la Isla de Barro Colorado, Smith (1987) encontró que el helecho *Adiantum lucidum* (Polypodiaceae) no aumentó su frecuencia pero sí el tamaño promedio y la frecuencia de reproducción de las plantas individuales en los claros. *Pharus latifolius* (Gramineae) solo aumentó muy ligeramente su frecuencia debido al reclutamiento limitado de nuevos individuos en los claros. En contraste, *Ischnosiphon pruinosa* (Marantaceae) y *Heliconia spp* (Musaceae) mostraron marcados incrementos en su frecuencia debido al reclutamiento de plántulas en los claros. Los datos del banco de semillas antes del tratamiento mostraron la poca existencia de semillas de plantas herbáceas en el suelo, lo que concuerda con la idea de que la mayoría de las especies persisten en el sotobosque en estado de crecimiento detenido. La mayoría de la colonización en claros por estas especies se presenta en la forma de crecimiento acelerado de individuos suprimidos.

2.5. Técnicas de muestreo utilizadas para medir la riqueza y composición florística en bosques tropicales

Davis y Richards (1934), fueron quizás los primeros en enumerar las especies de árboles individuales en un bosque tropical. Utilizaron parcelas de 122 x 122 m (1,49 ha). Black, Dobzhansky y Pavan (1950), dividieron parcelas de 1 ha en 10 fajas de 10x100 m,

registrando en cada una de ellas árboles ≥ 10 cm de dap. Pires, Dobzhansky y Black (1953) emplearon para ello, 35 bandas de 1000 m^2 .

Gentry (1982), propuso una metodología estandar para la determinación y monitoreo de la riqueza de plantas. En esta técnica, todos los individuos $\geq 2,5$ cm son identificados en $0,1$ ha. Pueden utilizarse líneas transecto de 50 m de largo, orientadas en una dirección predeterminada desde un punto inicial seleccionado en forma aleatorio, y muestrearse la vegetación (plantas arbóreas, lianas, palmas) dentro de 1 m a cada lado de la línea; o también, registrar todos los individuos leñosos $\geq 2,5$ cm de dap en 10 cuadrados de 10×10 m asignados en forma sistemática cada 10 m, en dos transectos adyacentes de 100 m de largo (Langendoen y Gentry, 1991).

Pocos estudios consideran individuos tan pequeños como los estudiados por Gentry, siendo más comunes los que involucran especies de árboles ≥ 10 cm de dap. El utilizar un diámetro límite de $2,5$ cm, conlleva la inclusión en las muestras de muchas lianas -componentes extremadamente importantes del bosque tropical- así como árboles pequeños y especies arbustivas, que representan un componente importante de la riqueza florística total y que son generalmente eliminadas por las técnicas tradicionales de muestreo. Un resultado de incluir las plantas de dap más pequeños es que, al existir más individuos y especies contenidas en una muestra de área dada, se pueden obtener áreas de muestreo más pequeñas y logísticamente más manejables, que ofrecen una representación florística más completa aún para especies de árboles grandes, quienes son muchas veces representados por juveniles

Para árboles grandes, una muestra de 1000 m^2 es la unidad básica empleada por muchos investigadores para el análisis de comunidades complejas de plantas de bosques tropicales, aunque se reconoce que no pueden ser apropiadas para estudios de las estructuras poblacionales de especies de árboles de dosel altamente dispersos. Gentry (1982), considera que proveen un buen indicador de la composición florística de una comunidad y considera adecuado este tamaño de muestra debido a que incluyen más especies e individuos que otras muestras reportadas para el neotrópico. La similitud entre muestras de 1000 m^2 , en términos del número total de especies, para una misma vegetación y que mostraron ser notablemente diferentes en composición taxonómica, sugiere según Gentry que la riqueza medida es altamente independiente de los subgrupos taxonómicos de una comunidad de especies que pueden ser incluidos en la muestra.

2.6. Descripción y comparación de comunidades

Para Greig-Smith (1983), las estimaciones cuantitativas de la vegetación pretenden generalmente tres cosas:

- a) Estimar la composición de la vegetación, para comparar con otras áreas, o con la misma área en otra época.
- b) La investigación de la variación dentro del área y,
- c) Correlacionar las diferencias de la vegetación, con diferencias en factores o hábitats.

Muchos ecólogos afirman que no existen vegetaciones naturales discontinuas, y que entre comunidades diferentes, se establecen límites más o menos definidos. Algunas comunidades pueden ser claramente distinguibles o formar un continuo donde se establecen límites arbitrarios. Goodall (1954) sugiere que no existe la homogeneidad completa, pero que sin embargo hay una mayor homogeneidad dentro de una comunidad que entre diferentes comunidades. Los principales criterios usados para establecer comparaciones entre comunidades son:

- a) la composición florística
- b) medida de abundancia de especies
- c) performance de especies individuales
- d) crecimiento y formas de vida
- e) fisionomía (o apariencia de la comunidad)
- f) patrones de especies
- g) constantes e índices (por ejemplo, constantes derivadas de la forma de la curva área-especie, índices de diversidad, etc) (Greig-Smith, 1983).

La similaridad entre comunidades se establece de acuerdo a sus composiciones florísticas. Para datos cualitativos, una medida de similaridad entre dos comunidades se establece al comparar el número de especies comunes a ambos sitios. Cuanto mayor sea el número de especies en común, mayor grado de similaridad existe entre las poblaciones; así, dos comunidades que contengan exactamente las mismas especies son similares. Con datos cuantitativos existe un factor extra: la abundancia de cada especie a considerar. Dos comunidades son idénticas no solo por poseer las mismas especies, sino que cada una de ellas debe tener la misma abundancia en cada comunidad (Causton, 1988).

Greig-Smith (1983) provee una amplia lista de medidas de similaridad entre comunidades. Las más utilizadas son los coeficientes de Jaccard y de Sorensen, para datos cualitativos, y los coeficientes de Czekanowski y de correlación del rango de Spearman, para datos cuantitativos.

2.6.1. Area mínima de la comunidad

Para toda comunidad vegetal existe una superficie por debajo de la cual no puede expresarse como tal. Esto hace que se deba conocer el área mínima de expresión de una comunidad, si se quiere obtener de ella una unidad muestral representativa. El procedimiento más difundido para determinar el área mínima, consiste en tomar una unidad muestral pequeña y contar el número de especies presentes en ésta. Luego se duplica la superficie, considerando la unidad anterior, y contando el número de especies nuevas que aparecen en la unidad duplicada. Esta operación se repite hasta que el número de especies nuevas disminuya al mínimo. Empíricamente se ha comprobado que si se registran las especies de una unidad muestral pequeña, su número es pequeño, y a medida que se aumenta la superficie, aumenta el número de especies. El incremento de especies es fuerte al inicio y luego se vuelve cada vez más ligero y llega el momento en que el número de especies nuevas registradas en cada unidad muestral, sucesivamente mayor, es muy bajo o nulo (Matteucci y Colma, 1982).

2.6.2. Medidas de riqueza y diversidad florística

Se han producido numerosos intentos por caracterizar comunidades en términos de algún aspecto del número de taxa involucrado y la contribución relativa de diferentes taxas a la comunidad. No hay acuerdo en una definición precisa de diversidad, pero si se considera que dos elementos deben ser involucrados: riqueza de especies (número de especies en la comunidad) y equitabilidad (contribución de las diferentes especies a la comunidad). De tal forma se establece que si 5 especies están presentes en igual número en una población, un par de individuos escogidos al azar tienen mayor probabilidad de pertenecer a especies diferentes, que si la población contuviera individuos únicos de 4 de las especies, y los restantes individuos pertenecieran todos a la quinta especie; de esta forma se establece que la primera población es más heterogénea, o diversa, que la segunda (Greig-Smith, 1983).

Existe alguna controversia de como la diversidad puede ser medida. Algunos autores han afirmado que la mejor medida de diversidad es simplemente aportar datos del número de especies, o riqueza de especies, en comunidades o muestras de comunidades (Greig-Smith, 1983). Lamprech (1964) propone por otra parte, utilizar como indicador de la diversidad, el llamado cociente de mezcla, que resulta de la división del número de individuos entre el número de especies, encontradas en un área determinada.

Existen hoy día, un gran número de índices de diversidad, los cuales consideran no solo el número de especies, sino la abundancia de las mismas, utilizando cantidades relativas o proporciones para relacionar la contribución de cada especie a la comunidad (Matteucci y Colma, 1982)

Dos de los índices más ampliamente usados en ecología son el índice de Simpson (1949), citado por Ludwig y Reynolds (1988) y el de Shannon. El índice de Simpson, que varía de 0 a 1, da la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una misma población, pertenezcan a una misma especie. Por ejemplo, un valor de Simpson de 0.08, significa que de 100 veces que se tome al azar un par de individuos de una población, en ocho oportunidades, los individuos serán de la misma especie, y en las restante 98 veces, serán de especies diferentes. Obviamente, la diversidad de una población será mayor conforme muestre un menor valor para el índice de Simpson (Uhl, 1981). El índice de Shannon, constituye una medida del grado de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de un conjunto de especies. Esta incertidumbre aumenta con el aumento del número de especies y con la distribución regular de los individuos entre las especies. De tal modo, Shannon presenta dos propiedades: es igual a cero, si solo hay una especie en la muestra; y es máximo, si todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Matteuci y Colma, 1982).

2.6.3. Cuadro de la vegetación

Para Braun-Blanquet (1950), el objetivo de los estudios florísticos es reconocer la significancia de las especies y su forma de vida, así como también la determinación de las leyes que regulan las relaciones de los organismos con la forma de vida de las especies. No es posible establecer las unidades fitosociológicas si se deja en segundo término la composición florística.

Lamprech (1964), indica que un simple cuadro que contenga los nombres de las especies de la parcela de estudio, puede dar una idea general de la composición florística. Propone tomar en cuenta la importancia ecológica de una especie dentro de la comunidad, mediante el cálculo del "Índice de Valor de Importancia", propuesto por Curtis y McIntoch (1950). Este índice resume información sobre la presencia, dominancia y distribución de cada especie en la comunidad, siendo su valor máximo de 300.

MATERIALES Y METODOS

3.1. Descripción del área de estudio

3.1.1. Localización

La investigación se llevó a cabo en la finca "La Tirimbina", situada en el Distrito Segundo La Virgen, del Cantón Décimo Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica. La finca se ubica a 10°25' latitud norte y 84°47' longitud oeste, a una altitud entre los 160 y 220 msnm (Meir, Finegan y Zamora, manuscrito en prensa)

3.1.2. Vegetación, clima y suelo

La finca es un mosaico de tierra cultivada (pimienta, coco, caucho), bosque primario aprovechado y bosque secundario. El clima es tropical muy húmedo con una temperatura promedio anual de 24,5 °C (máxima de 26,2 °C y mínima de 23,4 °C en 13 años de registro). La precipitación promedio anual es de 4250 mm, distribuída durante todo el año (10 años de registros). Según el sistema de Zonas de Vida de Holdridge, la finca queda en la transición entre el bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P) y el bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (Tosi, 1969; citado por Finegan y Sabogal, 1988 ; Meir, Finegan y Zamora, en prensa).

La topografía es de colinas bajas, sin cambios abruptos a gran escala y con pendientes que oscilan de 10 a 40% (a veces hasta 70%). Los suelos son oxisoles, sobre roca andesítica y rhyolítica (rocas originarias de flujo de lava volcánica). Físicamente son profundos, arcillosos, de buen drenaje y derivados de basalto (Núñez et al, 1987). El pH es de 4,0 y la saturación de aluminio es alta, variando entre 60 y 90%, bajo el bosque primario aprovechado (Manta, 1988).

3.1.3. Descripción del bosque

El bosque, clasificado como primario intervenido (Quirós y Finegan, 1994), consta de 80 hectáreas, las cuales fueron selectivamente aprovechadas en 1962, y en 1980

en donde se cosecharon aquellas partes más accesibles del bosque (Hunter, com.pers.; citado por Meir, Finegan y Zamora, en prensa).

Dentro de las 80 ha de bosque primario, 29.16 ha se encuentran bajo experimentación silvícola, en un diseño de bloques completos al azar con tres tratamientos (Figura 1). El área experimental consiste de 9 bloques de tamaño de 1 ha con una faja de amortiguamiento de 40 m de ancho. El área total de cada parcela es por tanto, de 180 x 180 m (3.24 ha)

El área experimental fue aprovechada entre 1989 y 1990, siguiendo estrictas normas de control de daño. Se coordinó con un maderero que disponía de tractor de oruga y tractor agrícola. Se repararon los caminos de acceso existentes y se construyeron nuevas trochas. El motosierrista cortaba solamente los árboles marcados y el tractorista los arrastraba, por medio de un cable, al camino más cercano, evitando en lo posible dañar la vegetación aledaña. Todas estas actividades fueron supervisadas por los técnicos del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales del CATIE, quienes se encargaron además de aplicar los tratamientos silvícolas posteriores.

Los tratamientos fueron ajustados de acuerdo a tres modelos silviculturales. El primero de ellos, consiste en el aprovechamiento de parcelas sin la aplicación posterior de intervenciones silvícolas (modelo tradicional).

El segundo modelo, denominado discetáneo, pretende mantener la estructura discetánea de la vegetación, y con ella conservar los distintos elementos de su flora y fauna, necesarios para la sostenibilidad biológica del bosque (polinizadores, agentes de diseminación, especies vegetales no comerciales de importancia en la alimentación de la fauna silvestre, etc). Para cumplir con tales propósitos, se realizaron en el bosque cortas selectivas de intensidad relativamente baja (10-15 árboles por ha), y se aplicó un tratamiento de apertura del dosel intermedio (eliminación de árboles indeseables entre 10-40 cm de dap), pero manteniendo siempre un dosel superior, dominado por especies comerciales.

El tercer modelo, denominado coetáneo, considera una intervención más fuerte del bosque después del aprovechamiento. Su objetivo principal es el inducir la regeneración de especies heliófitas deseables, de rápido crecimiento. El ajuste de este modelo a las condiciones del bosque en la Tirimbina llevó a la aplicación de un tratamiento de refinamiento y liberación (por anillamiento),

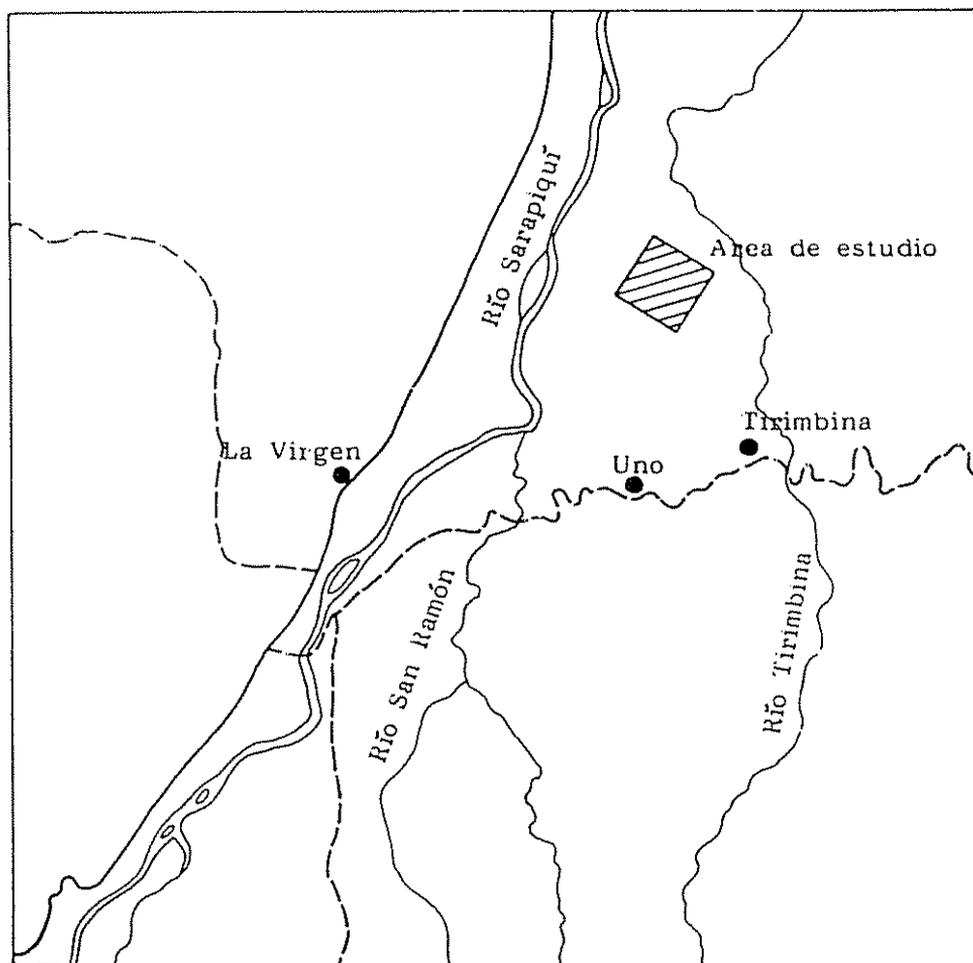


Figura 1. Ubicación del área de estudio en La Vertiente Atlántica de Costa Rica.

en individuos no deseables ≥ 10 cm de dap. Se mantuvo siempre una sombra ligera de especies comerciales con el propósito de que sirvieran de fuentes de semilla (Finegan, Guillén y Quirós, 1993)

Antes de los aprovechamientos, inventarios realizados mostraron que el bosque contaba con un área basal promedio de árboles ≥ 10 cm de dap, de $23,5 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Manta, 1988), con incrementos de área basal de $0,2-0,5 \text{ m}^2/\text{ha}/\text{año}$ (Siteo, 1992). En el bosque primario, el promedio de área basal para árboles ≥ 10 cm de dap fue de aproximadamente $28 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Hartshorn, 1983; citado por Meir Finegan y Zamora, manuscrito en prensa; Finegan y Sabogal, 1988).

Koppelman (1990), estimó que la explotación controlada del bosque en 1989 redujo el área basal a $20 \text{ m}^2/\text{ha}$ (alrededor de $3,5 \text{ m}^2/\text{ha}$), lo que produjo una apertura del 15,5% de su área. La distribución de este porcentaje fue de un 6,7% para caminos de aprovechamiento y senderos de arrastre y 10,2% para claros producidos por la corta de árboles (a esto se resta un 1,4% debido a la superposición de áreas).

3.2. Establecimiento de parcelas y toma de datos

Se establecieron en forma aleatoria 320 parcelas de 5×5 m (0.8 ha) en el área experimental del bosque la Tirimbina; propiamente, en 4 bloques, en donde se aplicaron los tratamientos testigo y de liberación (Cuadro 2). Las parcelas se ubicaron dentro de la hectárea que conforma cada bloque, no considerándose la zona de amortiguamiento.

En cada bloque se establecieron 80 parcelas de 5×5 m (0.2 ha), de modo tal que para cada tratamiento se contó con un total de 160 parcelas (0.4 ha).

Cuadro 2. Sitios involucrados en el estudio e historial de manejo

| BLOQUE | HISTORIAL |
|------------------------|--|
| BOSQUE TESTIGO | |
| 4 | Aprovechado en 1989. No se le realizó ningún tratamiento silvícola posterior |
| 8 | Aprovechado en 1990. No se le realizó ningún tratamiento silvícola posterior |
| BOSQUE LIBERADO | |
| 5 | Aprovechado en 1990. Se le aplicó un tratamiento de refinamiento y liberación parcial que significó la reducción de un 21% del número total de árboles > 10 cm de dap y de un 41% del área basal |
| 9 | Aprovechado en 1990. Se le aplicó un tratamiento de refinamiento y liberación parcial que llevó a la disminución de un 14% del total de árboles > 10 cm de dap y de un 18% del área basal |

Al establecer cada parcela de 5 x 5 m, se clasificó su ubicación dentro de 6 tipos de hábitats (Cuadro 3), los cuales abarcan los distintos ambientes característicos de un bosque aprovechado y tratado silviculturalmente

Cuadro 3. Descripción de los distintos hábitats considerados en el estudio

| HABITATS | |
|-----------------|---|
| 1 | CAMINO (lugar de movilización del tractor durante la fase de aprovechamiento forestal) |
| 2 | ORILLA DE CAMINO (si parte de la parcela se encuentra a menos de 1 m de distancia del camino) |
| 3 | CLARO (según definición de Brokaw (1982). Puede ser provocado por el aprovechamiento, tratamiento silvícola o por causas naturales) |
| 4 | FASE MADURA (Bosque libre de reciente disturbancia) |
| 5 | RECONSTRUCCION TEMPRANA PROVOCADA POR CAUSAS NATURALES (Bosque no afectado por el aprovechamiento o tratamiento silvícola en fase de reconstrucción temprana) |
| 6 | INTERVENIDO (Sitios afectados por la corta o anillamiento de árboles, en fase de reconstrucción temprana) |

Dentro de cada cuadrado de 5 x 5 m, se registraron e identificaron, todos los individuos ≥ 2.5 cm de dap que estuvieran enraizados dentro de la parcela. Las muestras incluyeron lianas, árboles, arbustos grandes, palmas y algunas hierbas

Los diámetros de plantas erectas fueron medidos aproximadamente a la altura del pecho (1.3 m); excepto para árboles con gambas, donde la medición se hizo arriba de las mismas. Si una planta ramificó en tallos debajo de la altura del pecho, el diámetro de cada tallo ≥ 2.5 cm fue registrado separadamente. Para lianas enraizadas dentro de la parcela, el diámetro del tallo más grande fue medido

En cuanto a la determinación de un individuo (particularmente problemático en lianas y palmas), se tomó como una planta individual toda conexión arriba del suelo y; en el caso de colonias de palmas, un grupo de tallos con una base común fue tomado como un solo individuo (por ejemplo para especies del género *Geonoma*).

Cada individuo fue además clasificado de acuerdo a la posición que ocuparía en el dosel a la madurez (Cuadro 4).

Cuadro 4. Criterios de clasificación según altura de un individuo en la madurez

| GRUPO | ALTURA A LA MADUREZ |
|--------------------|------------------------|
| 1 LIANA | INDETERMINADO |
| 2 SOTOBOSQUE | (5 m \geq x) |
| 3 DOSEL INTERMEDIO | m < x \leq 25 m) |
| 4 SUBDOSEL | (25 m < x \leq 35 m) |
| 5 DOSEL EMERGENTE | (x > 35 m) |

La identificación de las especies fue realizada por personal costarricense capacitado⁽¹⁾; mediante visitas al campo, o por la observación de muestras de hojas y frutos; las cuales están actualmente depositadas en el herbario del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE.

(1) Ing. Gina Umaña, del Herbario del Museo Nacional; Ing. Nelson Zamora, del Instituto de Biodiversidad; Ing. Martín Artavia, del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, CATIE.

3.3. Comparación de la riqueza de especies, composición florística y diversidad de plantas ≥ 2.5 cm de dap, en dos sitios de un mismo bosque sometidos a diferente manejo

Los resultados del trabajo se expresaron como el número total de individuos y especies, número de individuos por especie, curvas de área - especie e índices de diversidad, ya sea por tratamiento, bloque o hábitat. La composición florística se resumió en términos de las familias más importantes, según el número de especies e individuos que presentaron; y de las especies más abundantes. Se comparó además la composición florística de los distintos bosques utilizando el coeficiente de similaridad de Czekanowski (1913) (Greig-Smith, 1983). La fórmula empleada fue la siguiente:

$$PS_{1,2} = 2 \Sigma \min (x_{i1}, x_{i2}) / \Sigma(x_{i1} + x_{i2})$$

dondé:

x_{i1}, x_{i2} = cantidades de la especie i en las muestras 1 y 2
 $\min (x_{i1}, x_{i2})$ = cantidades mínimas de las especie i común a ambas muestras

La comparación entre hábitats se realizó de dos maneras: considerando el total del área muestreada por hábitat, y utilizando un área fija para todos los hábitats. Esto último se realizó aleatorizando y tomando 21 parcelas de 5 x 5 m (525 m²) dentro de cada hábitat. Este tamaño de muestra fue escogido ya que significó la menor área muestreada para un hábitat en 0.8 ha.

Los índices de diversidad utilizados en la comparación entre tratamientos, bloques y hábitats fueron el de Simpson (1949) y el de Shannon-Wiener (1949) (Ludwing y Reynolds, 1988). Los valores se calcularon a partir de las siguientes fórmulas:

$$\text{Simpson: } \alpha = \Sigma n_i (n_i - 1) / n (n - 1)$$

donde:

α = probabilidad de que dos individuos tomados al azar de determinada muestra, pertenezcan a la misma especie
 n_i = número de individuos de la i -ésima especie
 n = número total de individuos en la muestra

$$\text{Shannon: } H = - \sum (n_i/n \log n_i/n)$$

donde:

H = promedio de incertidumbre por especie en una comunidad finita

n_i = número de individuos pertenecientes a la i-ésima especie en la muestra

n = número total de individuos en la muestra

Se calculó además el Índice de Valor de Importancia (IVI), propuesto por Curtis y McIntosh (1950), para cada especie en un determinado bosque y hábitat, comparándose aquellas de mayor peso ecológico. El IVI fue estimado de la siguiente forma:

$$\text{IVI especie } a = A\% a + D\% a + F\% a$$

En donde:

A% a = Abundancia relativa de la especie a, calculada como $Aa/A \times 100$,
en donde:

Aa = número de individuos de la especie a

A = número total de individuos

D% a = Dominancia relativa de la especie a, calculada como $Da/D \times 100$,
en donde:

Da = suma de áreas basales de todos los individuos de la especie a

D = suma de áreas basales de todos los individuos

F% a = Frecuencia relativa de la especie a, calculada como $Fa/F \times 100$,
en donde:

Fa = número de parcelas donde ocurre la especie a/número total de parcelas

F = suma de las frecuencias absolutas de todas las especies

Para los tratamientos, se comparó además la abundancia de individuos (ya sea totales, por clase diamétrica o por clasificación según su altura en el dosel a la madurez), y el número de especies en parcelas de 25 m² (n = 320) y 1000 m² (n = 8). La comparación entre hábitats y bloques para estas variables se hizo únicamente para parcelas de 25 m².

3.4. Caracterización microambiental de los hábitats

3.4.1. Radiación solar

Con el propósito de comparar las condiciones de iluminación entre hábitats, se estimó la radiación que incide en el centro de las parcelas ubicadas en diferentes ambientes. Para ello se tomó un total de 149 fotografías hemisféricas a una altura de 1.3 m (Cuadro 5). Para la toma de las fotografías hemisféricas, se utilizó una cámara Nikon FM2, la cual llevaba incorporada un Data Back NIKON MF-16, que identificaba automáticamente cada fotografía con un número particular. La cámara portaba una lente de Ojo de Pez NIKKOR 8 mm F/2.8, que generaba la imagen hemisférica del dosel. La película utilizada fue KODAK TRI-X blanco y negro, de 400 ASA. Las exposiciones se ajustaban con el foco en infinito (∞), con velocidades no mayores de 1/60 segundos y apertura del lente de acuerdo a las condiciones lumínicas. Las condiciones atmosféricas, tenidas en cuenta a la hora de tomar las fotos, fueron: cielo nublado, sin brillo solar que produjera sombras, y ausencia de lluvia y viento fuerte. Las fotografías fueron analizadas en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica, utilizándose el sistema de análisis "Canopy" (Rich, 1989).

El Factor de Sitio Total fue hallado como:

$$T.S.F. = a * I.S.F. + b * D.S.F.$$

Donde: T.S.F. = Factor de Sitio Total

I.S.F. = Factor de Sitio Indirecto

D.S.F. = Factor de Sitio Directo

Los coeficientes de proporcionalidad utilizados para calcular los componentes de radiación directa e indirecta fueron: $a = 0.55$ y $b = 0.45$, respectivamente⁽²⁾.

Cuadro 5. Número de parcelas fotografiadas por hábitat

| HABITAT | N |
|-----------------|-----|
| 1 CAMINO | 22 |
| 2 ORILLA | 27 |
| 3 CLARO | 21 |
| 4 FASE MADURA | 39 |
| 5 REC. TEM. NAT | 15 |
| 6 INTERVENIDO | 25 |
| TOTAL | 149 |

(2) Rich, P. Comunicación personal. La Selva (C.R.), 1992. (Citado por Cabrelli, 1992)

3.4.2. Compactación del suelo

Se determinó el grado de compactación del suelo en los distintos hábitats mediante el cálculo de la densidad aparente. Se utilizó el "método del cilindro de volumen conocido" para lo cual se tomaron 3 muestras de suelo por parcela, a una profundidad de 20 cm (Cuadro 6). La mezcla fue secada a una temperatura de 110 °C por 24 horas y posteriormente pesada. Los resultados se obtuvieron a partir de la fórmula:

$$DA \text{ (g/cm}^3\text{)} = \text{peso seco al horno/volumen de suelo}$$

Cuadro 6. Número de parcelas muestreadas por hábitat

| HABITAT | N |
|------------------|----|
| 1 CAMINO | 5 |
| 2 ORILLA | 6 |
| 3 CLARO | 6 |
| 4 FASE MADURA | 9 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 5 |
| 6 INTERVENIDO | 6 |
| TOTAL | 37 |

3.5. Análisis estadístico de los datos

Todos los procedimientos estadísticos fueron ejecutados con el sistema computacional SAS y los procedimientos más utilizados fueron "Proc Univariate Normal", para determinar la distribución de los datos, y "Proc Univariate" para el cálculo de medianas.

Las comparaciones de la riqueza y abundancia entre tratamientos, bloques o hábitats, en parcelas de 25 m², se realizaron mediante el procedimiento "Proc Rank", que asigna rangos a los datos, aplicándose luego una prueba de comparaciones múltiples conocida como Tukey (Conover e Iman, 1981). Lo mismo se hizo para la comparación de las variables microambientales (luz y densidad aparente) entre hábitats. Esto, por cuanto los datos de riqueza, abundancia de individuos, y variables microambientales, en parcelas de 25 m², mostraron diversos grados de asimetría.

Para las comparaciones de riqueza y abundancia entre tratamientos, en parcelas de 1000 m², se utilizó el procedimiento Npar1way acompañado de la opción Wilcoxon, que da como resultado una prueba no paramétrica de comparación de pares (Mann-Whitney).

3.6. Comparación en el tiempo de la riqueza, diversidad y composición de plantas ≥ 2.5 cm de dap en dos sitios de un mismo bosque, aprovechados en diferentes épocas

Meir, Finegan y Zamora (manuscrito en prensa), en un estudio de la composición florística y riqueza de especies; establecieron en 1991, 80 parcelas de 5 x 5 m en el bosque La Tirimbina. Cuarenta parcelas fueron ubicadas en el bosque recién aprovechado en 1989 (Bloques 4 y 7) y las restantes, en un área de bosque no intervenido desde 1962. Las parcelas fueron distribuidas en forma aleatoria, identificándose todos los individuos ≥ 2.5 cm de dap. La ubicación de las parcelas fue asignada a cuatro tipos de hábitats, los cuales se muestran en el cuadro 7.

Cuadro 7 Descripción de hábitats para el estudio temporal de la riqueza, composición y diversidad florística

| HABITAT* | DESCRIPCION |
|----------|--|
| 1 | Áreas de movilización de la maquinaria durante la extracción de árboles |
| 2 | Sitios contiguos al camino e influenciados por el paso de maquinaria (remoción de suelo) |
| 3 | Se utilizó la definición de Brokaw (1982) y se consideraron tanto claros provocados por el aprovechamiento como los ocasionados por causas naturales |
| 4 | Sitios no afectados en ninguna medida por el aprovechamiento forestal |

- * 1 Camino
2 Orilla
3 Claro
4 Fase madura

En esta parte del estudio, se trabajó nuevamente en las parcelas permanentes establecidas por Meir, Finegan y Zamora; y al igual que hace tres años, se registraron identificaron y clasificaron todos los individuos $\geq 2,5$ cm de dap, enraizados dentro de las parcelas

El registro de los individuos dentro de las parcelas siguió los mismos criterios establecidos por Gentry (1982), los cuales se resumen en el acápite 3.2; y la clasificación de los individuos se hizo con base en su posición en el dosel a la madurez (Cuadro 4, acápite 3.2).

3.6.1. Análisis comparativo

Se realizaron comparaciones cualitativas entre los bosques en términos del número total de familias, especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap encontrados en los distintos años. Se determinaron las familias más importantes por bosque, considerando su abundancia de especies e individuos y se establecieron las especies con mayor número de individuos. Se calculó además el porcentaje de mortalidad y reclutamiento de nuevos individuos durante el periodo de tres años.

La diversidad de los bosques fue evaluada mediante el cálculo de los índices de Simpson y Shannon y por el valor de cociente de mezcla mostrado. El grado de similaridad composicional entre los bosques, fue calculada por medio del coeficiente de similaridad de Czekanowski (Greig-Smith, 1983) (acápites 3.3).

La comparación cuantitativa del número de individuos y especies por bosque y hábitat, en parcelas de 25 m^2 , fue realizada de igual forma a la descrita en el acápite 3.5.

Por último, se compararon los hábitats no perturbados (4) e intervenido (6), encontrados en las 0.8 ha de bosque manejado, con las parcelas ubicadas fuera del experimento silvicultural, en áreas de bosque no explotadas desde 1962. Esto con el propósito de establecer qué tan diferente es la riqueza y abundancia de individuos en hábitats del bosque manejado.

RESULTADOS Y DISCUSION

4.1. Descripción general de la vegetación en 0.8 hectáreas

En las 0.8 hectáreas de bosque, muestreadas en la finca La Tirimbina, el número total de especies ≥ 2.5 cm de dap encontradas fue de 270; distribuidas en 73 familias y 171 géneros.

La familia Rubiaceae mostró la mayor cantidad de géneros (11), mientras la Arecaceae se situó en segundo lugar con 9. Melastomataceae resultó ser la familia de mayor número de especies, seguida de la Rubiaceae, Lauraceae, Arecaceae y Mimosaceae. Es importante resaltar la enorme contribución en cuanto a número de especies que proporciona para este bosque el componente palma y las lianas, estas últimas, principalmente a través de las familias Bignoniaceae y Sapindaceae (Cuadro 8).

Un total de 2180 individuos ≥ 2.5 cm se encontraron en las 0.8 ha, de los cuales un 14% pertenecieron a la familia Rubiaceae, un 11% a la familia Arecaceae y un 7% a la familia Burseraceae. Hubo variaciones importantes de diversidad entre familias. Algunas como la Burseraceae presentaron pocas especies pero muchos individuos (familia de baja diversidad), en tanto otras como la Sapindaceae, Bignoniaceae y Sapotaceae tuvieron muchas especies y pocos individuos (Cuadro 8).

Cuadro 8. Diez familias más importantes en 0.8 ha según el número de especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap presentados

| FAMILIA | ESPECIES | FAMILIA | INDIVID |
|-----------------|----------|-----------------|---------|
| MELASTOMATACEAE | 21 | RUBIACEAE | 311 |
| RUBIACEAE | 14 | ARECACEAE | 234 |
| LAURACEAE | 14 | BURSERACEAE | 152 |
| ARECACEAE | 12 | MELASTOMATACEAE | 132 |
| MIMOSACEAE | 12 | MIMOSACEAE | 127 |
| GUTTIFERAE | 11 | LAURACEAE | 104 |
| SAPINDACEAE | 10 | MORACEAE | 101 |
| MORACEAE | 10 | GUTTIFERAE | 86 |
| SAPOTACEAE | 8 | ANNONACEAE | 56 |
| BIGNONIACEAE | 8 | FLACOURTIACEAE | 53 |

La riqueza de especies en 0.8 ha fue mucho mayor en clases diamétricas bajas (entre 2.5-9.9 cm de dap), donde se encontraron 255 especies. Al considerar solo individuos ≥ 10 cm de dap, se halló un total de 107 especies. El número de especies ≥ 10 cm de dap se mostró muy superior a las 65 especies reportadas en 0.8 ha de bosque en la Selva, Costa Rica (3650 mm de precipitación anual), sitio cercano a La Tirimbina; mientras que en Valle Escondido, Costa Rica, con una precipitación mayor a la presentada en La Tirimbina (5500 mm de precipitación anual) se encontró un número parecido de especies ≥ 10 cm de dap en 0.8 ha (101) (Holdridge et al, 1971; citado por Gentry, 1982). Hay que aclarar sin embargo, que en la actualidad la flora costarricense es mejor conocida, lo que posibilita el reporte de un mayor número de especies, para un área determinada, que en años anteriores.

Al analizar todos los individuos ≥ 2.5 cm de dap, de acuerdo a la posición que ocupan en el dosel en la madurez (Cuadro 9; Figura 2), encontramos que la mayoría (44%), es capaz de alcanzar alturas entre 5 y 25 m (intermedio). El número de especies encontradas en ésta categoría fue también mayor, constituyendo un 38% del total de especies. El segundo grupo en importancia, tanto por la abundancia de individuos presentados, como por el número de especies encontradas, fue el de sotobosque. Las lianas, conformaron el grupo menos abundante, con apenas un 7% del total de individuos, mientras que el menor número de especies fue encontrado en el grupo emergente (> 35 m de altura a la madurez).

A excepción de las lianas, los demás grupos se mostraron poco diversos. Según lo señala el valor del cociente de mezcla calculado por grupo (número de individuos del grupo A/número de especies del grupo A), en promedio aparece una especie de liana, cada 3.4 individuos; en comparación con el rango de 7.5 a 9.5 individuos por especie encontrado en los restantes grupos.

Cuadro 9. Número de individuos (NI), especies (NE) y cociente de mezcla (C.M.), según posición en el dosel a la madurez en 0.8 ha

| GRUPO | NI | %T | NE | %T | C.M. |
|------------------------------|------|-----|-----|-----|------|
| 1 LIANA | 148 | 7 | 43 | 16 | 3.4 |
| 2 SOTOBOSQUE (< 5 m) | 405 | 18 | 54 | 20 | 7.5 |
| 3 INTERMEDIO (5m < x <= 25m) | 952 | 44 | 103 | 38 | 9.2 |
| 4 SUBDOSEL (25m < x <= 35m) | 302 | 14 | 32 | 12 | 9.4 |
| 5 EMERGENTES (> 35m) | 360 | 16 | 38 | 14 | 9.5 |
| DESCONOCIDO | 13 | 1 | - | - | - |
| TOTAL | 2180 | 100 | 270 | 100 | |

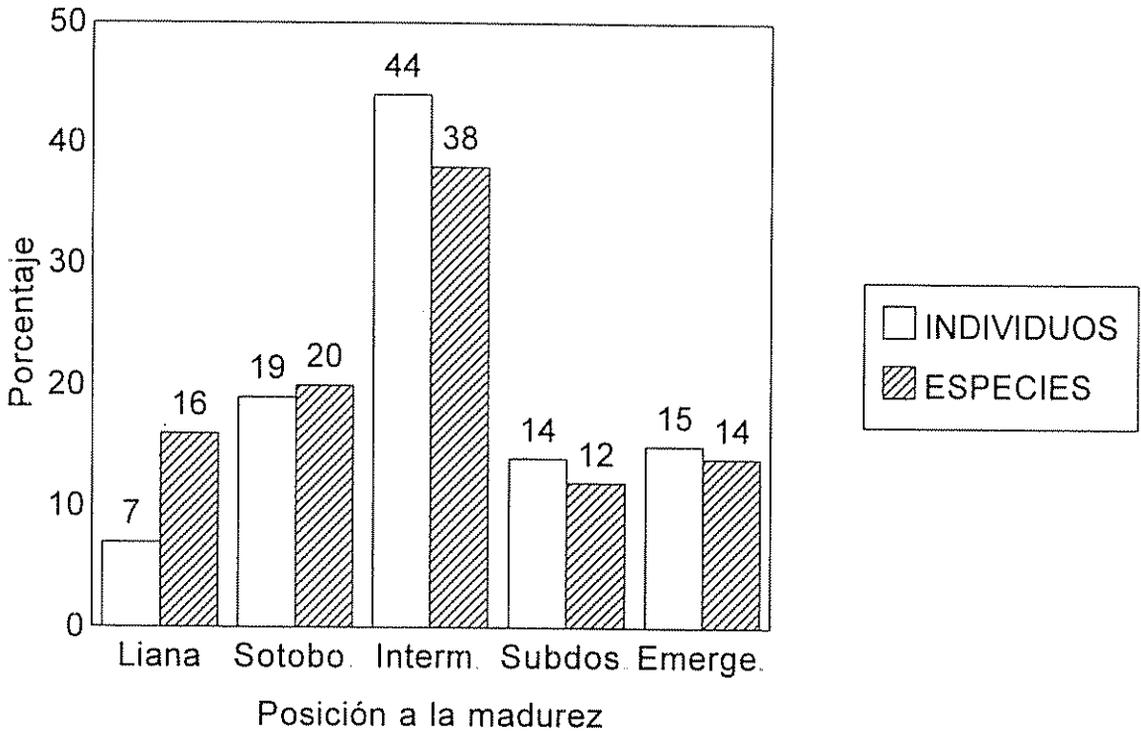


Figura 2. Especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap, según posición en el dosel a la madurez, en 0.8 ha

La curva área - especie para el conjunto diamétrico mayor o igual a 2.5 cm de dap en 0.8 hectáreas (Figura 3) indica un crecimiento rápido del número de especies con superficies crecientes, hasta un área de 1500 m^2 . A partir de esa superficie, la curva demuestra un menor incremento (aunque importante) de especies nuevas conforme se aumenta el área. Es hasta que se alcanza las 0.8 ha cuando se observa un cierto declive en la curva. El patrón exhibido en la curva área - especie confirma los resultados de varios autores quienes expresan que en bosques tropicales húmedos, cuando se aumenta la superficie, el número de especies continúa creciendo aceleradamente sin que sea posible fijar una superficie que incluya todo el conjunto de especies de una comunidad (Marmillod, 1982; Rollet, 1971).

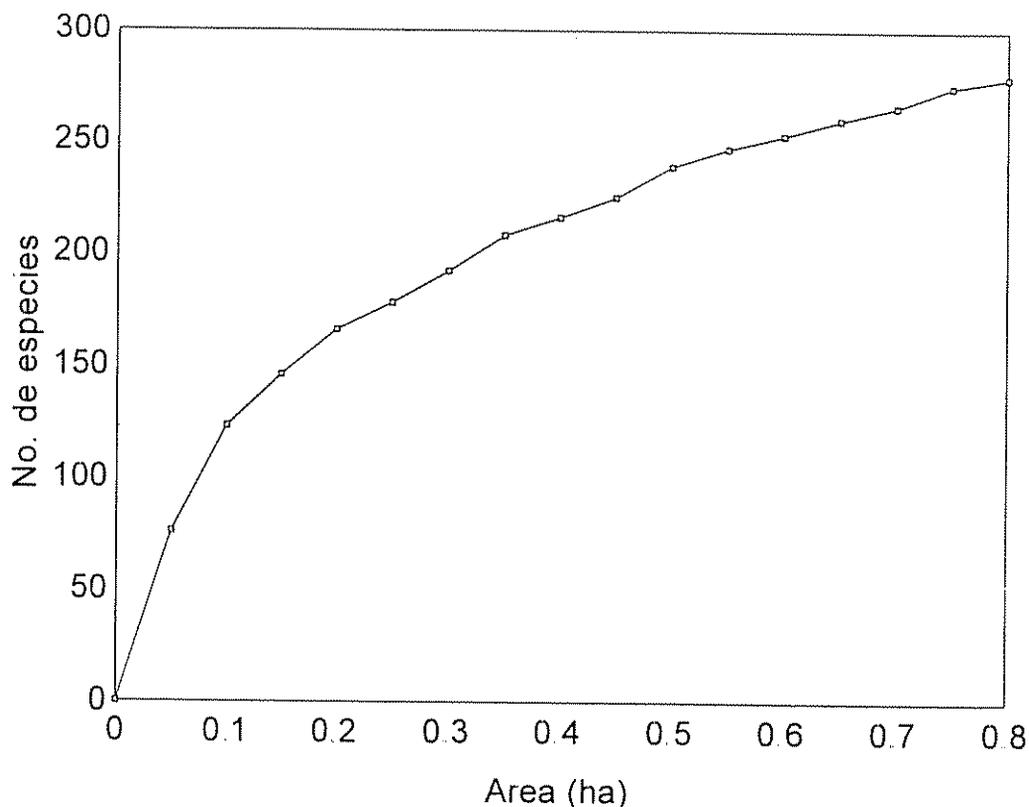


Figura 3. Curva área - especie para 0.8 hectáreas.

El número de individuos ≥ 2.5 cm de dap por especie en 0.8 ha fue en general bajo. En la figura 4 se trató de sugerir un modelo de distribución lognormal para relacionar el número de individuos por especie y el número de especies dentro de las 0.8 ha de bosque (Greig-Smith, 1983). Se pudo establecer, que a pesar de aumentarse la probabilidad de que aparezcan más especies en clases de abundancia sucesiva (aumentando los intervalos de densidad con la utilización de una escala logarítmica), la distribución de las especies en clases de abundancia no mantuvo un comportamiento normal (con pocas especies escasas y abundantes); ocurriendo más bien una concentración de especies en clases de baja abundancia.

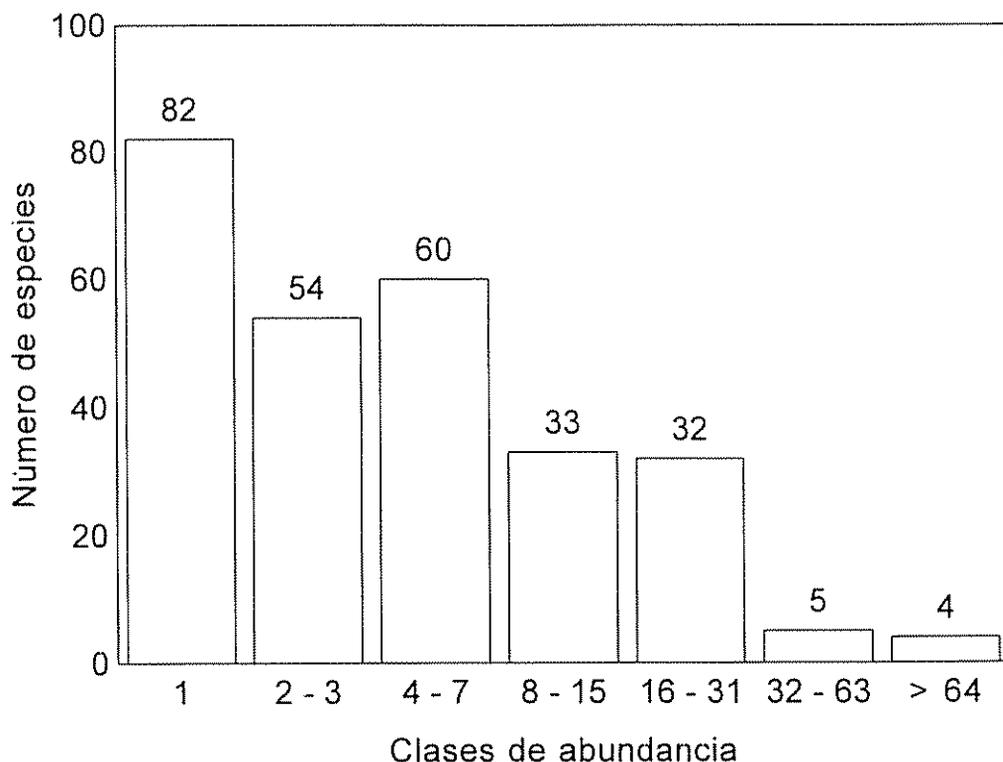


Figura 4. Distribución de especies en clases de abundancia en 0.8 hectáreas.

Cabe señalar, que del total de especies encontradas, un 30% estuvo representado por un solo individuo, un 42% presentó de 2 a 7 individuos y únicamente el 27% de las especies tuvieron más de 8 individuos. Estos resultados concuerdan con lo dicho por otros autores, en el sentido de que los bosques tropicales húmedos, si bien es cierto presentan muchas especies, la abundancia de la mayoría de estas es escasa; requiriéndose entonces un manejo adecuado de los recursos, que impida la pérdida de material genético valioso (Matteuci y Colma, 1982; Lamprecht, 1990)

El cociente de mezcla para individuos ≥ 2.5 cm de dap en 0.8 ha, fue de 1:8, lo que equivale a la aparición de una especie nueva cada ocho individuos. Este valor indica, que el bosque La Tirimbina se mostró poco diverso.

Para el conjunto de individuos con diámetros comprendidos entre 2.5 y 9.9 cm de dap, el cociente de mezcla fue de 1:7; indicando una intensidad de mezcla menor, comparada con el valor de 1:4 hallado para individuos superiores a 10 cm de dap. El hecho de una mayor diversidad en individuos grandes se contradice con los resultados obtenidos por Langendoen y Gentry (1991), en Bajo Calima, Colombia (7000 mm de precipitación), quienes encontraron una menor intensidad de mezcla en plantas de más de 10 cm de dap (para 2 parcelas de 0.1 ha) que en individuos entre 2.5-9.9 cm. En La Selva y Valle Escondido (5000 mm de precipitación media anual), Holdridge et al (1971) encontraron valores de cociente de mezcla semejantes al hallado en la Tirimbina, para individuos ≥ 10 cm de dap y en 0.8 ha de bosque (1:5).

En cuanto a la abundancia de especies, *Ferdinandusa panamensis* fue la más importante en 0.8 ha representando un 7% del total de individuos. Luego se situaron las especies *Pentaclethra maculosa*, *Prestoea decurrens*, *Protium pittieri* y *Licaria sarapiquensis* (Cuadro 10). Estas especies, al igual que *Socratea durissima*, se distribuyeron en forma abundante en prácticamente todo al área de estudio.

Algunas especies de palma como *Geonoma congesta*, al igual que la musácea *Heliconia latispatha* tienden a producir un gran número de tallos por individuo, lo cual las convierte en especies de gran dominancia. De ser tomado en cuenta el número de tallos más que el de individuos, estas especies ocuparían las posiciones número 4 y 5 entre las diez primeras, con 74 y 72 tallos respectivamente.

Tres de las diez especies más abundantes pertenecieron a las familias Rubiaceae y Arecaceae, en tanto un mayor número de estas especies son capaces de alcanzar alturas entre 5 y 25 m en la madurez. El grupo sotobosque (< 5 m de altura en la madurez) estuvo representado por tres especies abundantes (*Cyathea multiflora*, *Psychotria elata* y *Geonoma deversa*).

Cuadro 10. Diez especies más abundantes en 0.8 ha

| ESPECIE | FAMILIA | NI |
|--------------------------------|-------------|-----|
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | RUBIACEAE | 144 |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | MIMOSACEAE | 84 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | ARECACEAE | 76 |
| <i>Protium pittieri</i> | BURSERACEAE | 67 |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | LAURACEAE | 45 |
| <i>Cyathea multiflora</i> | CYATHEACEAE | 42 |
| <i>Socratea durissima</i> | ARECACEAE | 42 |
| <i>Psychotria elata</i> | RUBIACEAE | 36 |
| <i>Warszewiczia coccinea</i> | RUBIACEAE | 31 |
| <i>Geonoma deversa</i> | ARECACEAE | 30 |

La importancia ecológica de las especies, evaluada mediante el cálculo del Índice de Valor de Importancia (IVI) de Curtis y McIntosh (1950), puede ser observada a través del cuadro 11. Los valores para 0.8 hectáreas indicaron que diez de las 270 especies conformaron la cuarta parte de la estructura florística de la comunidad, siendo *Pentaclethra macroloba* y *Ferdinandusa panamensis* las más importantes. Nuevamente, se resalta la importancia de especies abundantes como *Prestoea decurrens*, *Protium pittieri* y *Socratea durissima* en la estructura del bosque, mientras que otras como *Qualea paraense*, *Apeiba membranaceae* y *Humiriastrum diguense*, adquirieron importancia ecológica por presentar individuos grandes (todas estas especies pertenecen a la categoría emergentes). *Heliconia latispatha* y *Geonoma congesta*, aunque de tamaño pequeño, fueron abundantes y frecuentes en las parcelas, por lo que aparecen entre las diez especies de mayor peso ecológico. La mitad de la estructura florística del bosque fue conformada por 34 especies.

Cuadro 11. Valores relativos del total de individuos (Nrel), área basal (Grel), frecuencia (Frel) e índice de Valor de Importancia (IVI) de las diez especies más importantes en 0.8 ha

| ESPECIE | Nrl | Grl | Frl | IVI | %IVI |
|--------------------------------|-----|------|-----|-------|-------|
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 3.8 | 20.1 | 1.0 | 24.9 | 8.3 |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 6.1 | 3.4 | 1.0 | 10.5 | 3.5 |
| <i>Qualea paraense</i> | 0.5 | 7.1 | 0.5 | 8.2 | 2.7 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 3.3 | 1.5 | 0.9 | 5.7 | 1.9 |
| <i>Protium pittieri</i> | 2.8 | 1.5 | 0.8 | 5.2 | 1.7 |
| <i>Heliconia latispatha</i> | 3.0 | 0.5 | 0.9 | 4.4 | 1.5 |
| <i>Socratea durissima</i> | 1.8 | 1.5 | 0.9 | 4.2 | 1.4 |
| <i>Apeiba membranacea</i> | 0.5 | 2.9 | 0.6 | 4.1 | 1.4 |
| <i>Geonoma congesta</i> | 3.1 | 0.2 | 0.6 | 4.0 | 1.3 |
| <i>Humiriastrum diguense</i> | 0.2 | 3.3 | 0.4 | 3.9 | 1.3 |
| SUBTOTAL (10 especies) | | | | 75.1 | 25.0 |
| Otras especies (260) | | | | 224.9 | 75.0 |
| TOTAL (270 especies) | | | | 300.0 | 100.0 |

4.2. Determinación de un tamaño de muestra adecuado para la comparación de la riqueza de especies entre bosques

La afirmación de Gentry (1982) de que la riqueza florística en muestras de 0.1 hectárea provee un buen indicador de la composición florística de una comunidad boscosa parece confirmarse en este trabajo.

Al considerar el coeficiente de variación mostrado en la determinación del número de especies en muestras de área crecientes, encontramos que ocho repeticiones de 0.1 hectárea presentaron un bajo coeficiente de variación, mostrando una alta precisión entre réplicas. Muestras de 2000 m² tuvieron una menor variabilidad, sin embargo el costo de establecer y evaluar una mayor cantidad de parcelas no se justifica, dada la adecuada precisión lograda con muestras de 0.1 ha (Cuadro 12). Cuando se determinó el número de individuos en las 8 réplicas de 0.1 ha, se encontró también un bajo coeficiente de variación (8.73 %).

Cuadro 12 Promedios del número de especies en áreas crecientes de bosque y coeficientes de variación mostrados

| AREA (m ²) | MEDIA | C.V. | N |
|------------------------|-------|-------|---|
| 250 | 46 | 17.50 | 5 |
| 500 | 76 | 13.00 | 5 |
| 750 | 98 | 11.15 | 5 |
| 1000 | 116 | 8.37 | 8 |
| 2000 | 166 | 2.09 | 4 |

Al estudiar la composición florística de estas ocho muestras de 0.1 hectárea en el bosque la Tirimbina, se encontró una alta proporción de especies únicas (encontradas únicamente en una repetición cualquiera), lo que reflejó una marcada diferencia composicional entre las muestras. A pesar de ello, los valores del número de familias, especies e individuos encontradas en tres muestras fueron muy similares (Cuadro 13). Esta situación fue también observada por Gentry y Dodson (1987) en dos muestras de 0.1 ha, establecidas en Río Palenque, Ecuador; donde obtuvieron valores muy similares de riqueza de especies, a pesar de que las muestras fueron taxonómicamente muy diferentes. Todo esto sugiere que la riqueza medida en 0.1 ha es altamente independiente de los grupos taxonómicos de especies que pueden ser incluidos en la muestra, lo cual es deseable si se quiere comparar la riqueza de comunidades diferentes.

4.3. Riqueza de especies en muestras de 0.1 hectárea

Un promedio de 48 familias, 116 especies y 271 individuos ≥ 2.5 cm dap fue encontrado en ocho repeticiones de 0.1 ha para el bosque la Tirimbina (Cuadro 13). A excepción del valor de familias halladas, la riqueza de especies y abundancia de individuos ≥ 2.5 cm de dap en 0.1 hectárea se mostró baja, en comparación con los promedios reportados por Gentry (1986), para bosques pluviales y húmedos tropicales de Suramérica, Costa Rica y Panamá (Cuadro 14). Solo cuando se comparó el promedio de la riqueza con el obtenido en algunos bosques secos, se estableció una mayor cantidad de especies en el bosque la Tirimbina.

La riqueza de especies ≥ 2.5 cm de dap, encontrada en 0.1 ha en la Tirimbina, y propiamente dentro del área experimental, fue un poco menor a la presentada en un

área del mismo bosque, explotada por última vez en 1962 (parcelas establecidas en 1991, por Meir, Finegan y Zamora). La abundancia de individuos sin embargo fue mayor en la muestra de 0.1 ha localizada dentro del área experimental (271 contra 241 individuos) (ver acápite 4.7).

El número de especies de lianas y de árboles mayores a 10 cm de dap en muestras de 0.1 ha en la Tirimbina, se acercó más al encontrado en bosques tropicales secos; mientras que el total de individuos fue inferior al promedio en todos los tipos de bosque. La abundancia de lianas fue muy baja; representando apenas un 5% del total de individuos, en comparación con un 17% para bosques húmedos, y un 30% para bosques secos. La cantidad de árboles ≥ 10 cm de dap fue similar a la que se encuentra en bosques secos.

La abundancia de palmas mayores a 2.5 cm de dap fue mucho mayor a la reportada por Langendoen y Gentry (1991) y Gentry (1986) para la región del Chocó en Colombia (precipitación media anual de 7000 mm). En tres de las parcelas establecidas en el Chocó, se encontró un promedio de 14 palmas, contra 26 en la Tirimbina.

Cuadro 13. Número total de familias (F), especies (E) e individuos (I) ≥ 2.5 cm de dap en tres repeticiones de 0.1 hectárea en el bosque La Tirimbina, Sarapiquí

| REP | F | E | L | A | P | I | L | A | P |
|-------|----|-----|----|----|---|-----|----|----|----|
| 1 | 52 | 122 | 13 | 28 | 8 | 292 | 19 | 59 | 27 |
| 2 | 50 | 106 | 11 | 26 | 8 | 286 | 20 | 57 | 27 |
| 3 | 41 | 123 | 6 | 22 | 8 | 242 | 9 | 41 | 24 |
| PROM. | 48 | 117 | 10 | 25 | 8 | 273 | 16 | 52 | 26 |

L = lianas, A = árboles ≥ 10 cm de dap, P = palmas

El cálculo del cociente de mezcla para el bosque la Tirimbina, indica que en promedio se encontraron 2.3 individuos por especie en 0.1 ha; valor similar al reportado para bosques húmedos tropicales (2.4). Los bosques pluviales mostraron una mayor diversidad de especies con un cociente de mezcla de 1.9, mientras que para bosques secos la intensidad de mezcla fue menor (4.9) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Número de familias (F), especies (E) e individuos (I) > 2.5 cm de dap, encontradas en muestras de 1000 m² en bosques pluviales, bosques húmedos de tierras bajas y bosques secos de tierras bajas (Fuente: Gentry, 1986*)

| | Pp. | F | E | EL | EA | I | IL | IA |
|-------------------------|-------------|-----------|------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|
| 1 BOSQUE PLUVIAL | | | | | | | | |
| Tutunendó, Col. | 9000 | 55 | 258 | 35 | 55 | 523 | 52 | 81 |
| Bajo Calima, Col. | 7470 | 60 | 265 | 28 | 75 | 497 | 38 | 91 |
| PROMEDIO | 8235 | 48 | 262 | 32 | 65 | 510 | 45 | 86 |
| 2 BOSQUE HUMEDO | | | | | | | | |
| Corcovado, C.R. | 4200 | 46 | 130 | 29 | 40 | 291 | 47 | 78 |
| Yanamono, Perú | 3700 | 48 | 212 | 40 | 46 | 303 | 58 | 53 |
| Yanamono, Perú | 3700 | 50 | 230 | 40 | 46 | 338 | 54 | 53 |
| Yanamono, Perú | 3700 | 50 | 163 | 37 | 42 | 359 | 54 | 71 |
| Mishana, Perú | 3700 | 40 | 168 | 41 | 53 | 514 | 99 | 70 |
| Mishana, Perú | 3700 | 59 | 249 | 55 | 68 | 483 | 79 | 83 |
| Mishana, Perú | 3700 | 46 | 196 | 29 | 52 | 406 | 59 | 59 |
| Cerro Neblina, Ven. | 3521 | 31 | 99 | 22 | 26 | 381 | 31 | 54 |
| Centinela, Ecu. | 3000 | 55 | 140 | 24 | 47 | 419 | 56 | 93 |
| Tambopata, Perú | 3000 | 46 | 151 | 40 | 31 | 360 | 81 | 55 |
| Pipeline Rd, Pan. | 3000 | 59 | 167 | 37 | 33 | 393 | 65 | 58 |
| Río Palenque, Ecu. | 2980 | 51 | 119 | 16 | 22 | 305 | 41 | 40 |
| Río Palenque, Ecu. | 2980 | 43 | 119 | 14 | 32 | 324 | 30 | 52 |
| Madden F., Pan. | 2433 | 46 | 126 | 31 | 32 | 324 | 76 | 36 |
| Cocha Cashu, Perú | 2000 | 49 | 162 | 43 | 55 | 359 | 79 | 75 |
| Jauneche, Ecu. | 1855 | 38 | 96 | 43 | 29 | 435 | 122 | 64 |
| Curundú, Pan. | 1830 | 42 | 90 | 24 | 30 | 286 | 59 | 52 |
| Mocambo, Brasil | -- | 39 | 132 | 25 | 44 | 315 | 48 | 62 |
| Humboldt, Perú | -- | 43 | 154 | 32 | 37 | 438 | 65 | 80 |
| PROMEDIO | 3118 | 46 | 152 | 33 | 40 | 373 | 63 | 62 |
| 3 BOSQUE SECO | | | | | | | | |
| Guanacaste, C.R. | 1533 | 21 | 53 | 6 | 18 | 437 | 81 | 34 |
| Guanacaste, C.R. | 1533 | 33 | 68 | 8 | 27 | 195 | 24 | 33 |
| Blohm Ranch, Ven. | 1400 | 31 | 68 | 17 | 27 | 306 | 71 | 86 |
| Est. Llanos, Ven. | 1312 | 21 | 59 | 10 | 24 | 326 | 56 | 44 |
| Boca Uchire, Ven. | 1200 | 20 | 69 | 16 | 22 | 259 | 75 | 31 |
| Capeira, Ecu. | 804 | 27 | 61 | 19 | 27 | 236 | 61 | 63 |
| Tayrona, Col. | -- | 21 | 50 | 13 | 23 | 338 | 98 | 70 |
| Galerazamba, Col. | -- | 20 | 55 | 18 | 13 | 252 | 104 | 38 |
| PROMEDIO | 1297 | 24 | 60 | 13 | 23 | 294 | 88 | 50 |

* Los datos no consideran individuos de hemiepipfitas

Pp. = precipitación media anual (mm)

E = número total de especies EL = especies de lianas

F = número de familias I = número total de individuos

IL = individuos de lianas

EA = especies de árboles >= 10 cm de dap

IA = individuos de árboles >= 10 cm de dap

4.4. Comparación de la riqueza, composición y diversidad florística entre tratamientos y bloques

Los valores del número de familias, géneros y especies encontrados en los distintos bosques se muestran en el cuadro 15.

Las comparaciones del número de especies ≥ 2.5 cm de dap entre los tratamientos testigo y liberación, no mostraron diferencia estadística significativa ($P > 0.5$), para muestras de 25 y 1000 m² ($n = 320$ y $n = 8$, respectivamente).

Al considerar las especies grandes, se comprobó que el tratamiento de liberación no afectó la riqueza del bosque para individuos mayores a 10 cm de dap, la cual resultó idéntica al tratamiento testigo.

Cuadro 15 Número de familias, géneros y especies por bloque y tratamiento

| TRATAMIENTO | BLO | ≥ 2.5 cm de dap | | | >10 cm de dap | | |
|------------------|-----|----------------------|-----|-----|-----------------|-----|-----|
| | | FAM | GEN | ESP | FAM | GEN | ESP |
| TESTIGO (0.4 ha) | 4 | 62 | 111 | 148 | 26 | 36 | 40 |
| | 8 | 56 | 115 | 156 | 29 | 46 | 56 |
| | - | 72 | 145 | 226 | 37 | 60 | 76 |
| LIBERA (0.4 ha) | 5 | 58 | 107 | 140 | 29 | 43 | 50 |
| | 9 | 55 | 112 | 153 | 28 | 42 | 48 |
| | - | 66 | 140 | 212 | 37 | 61 | 76 |

La comparación entre los bosques de 0.4 ha y muestras de otros sitios (Cuadro 16) se ve restringida para especies ≥ 10 cm de dap, debido a la poca información existente en cuanto a riqueza de especies para diámetros menores. Los datos del número de especies en los tratamientos de liberación y testigo en la Tirimbina se mostraron iguales a los reportados para bosques con altas precipitaciones, mientras que muestras de 0.4 ha en bosques secos resultaron menos ricos en especies.

Cuadro 16. Número de especies ≥ 10 cm de dap en 0.4 hectáreas de bosque en distintas localidades de Costa Rica (Fuente: Gentry, 1982)

| LOCALIDAD | Precip. (mm/año) | ESP. |
|------------------|---------------------|------|
| Siquirres | 4600 | 78 |
| Turrialba | 2500 | 71 |
| Taboga galería | 1525 | 18 |
| Taboga altiplano | 1525 | 19 |

A pesar de las diferentes historias de intervención, las curvas de área-especie por bloque (Figura 5) mostraron un comportamiento similar. Se produjo un aumento acelerado del número de especies conforme se aumentó el área, hasta aproximadamente 750 m². A partir de este punto la aparición de especies nuevas al aumentarse la superficie fue cada vez menor, sin que se observara un declive importante en la curva que permitiera establecer el área mínima de muestreo para un determinado bloque.

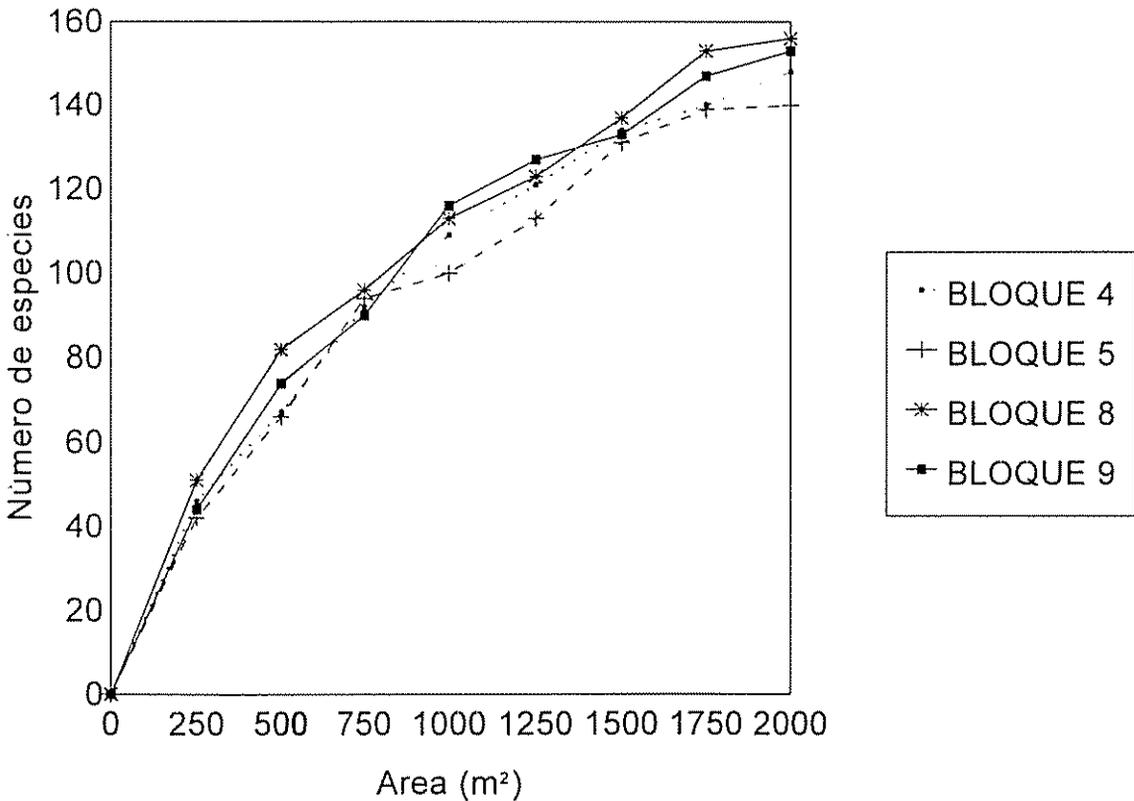


Figura 5. Curvas de área - especie por bloque

Las familias más importantes por tratamiento, según el número de especies encontradas, se muestran en el cuadro 17. En los bloques testigo (4 y 8), las familias Melastomataceae, Rubiaceae, Lauraceae y Arecaceae fueron las más importantes, por su aporte en el número de especies, mientras que en el bosque liberado (bloques 5 y 9) Lauraceae, Rubiaceae, Mimosaceae y Moraceae fueron las más sobresalientes.

Flacourtiaceae y Piperaceae aparecieron únicamente en el bosque testigo (y exclusivamente en el bloque 4) entre las 10 familias con mayor abundancia de especies, mientras que en el bosque liberado Sapindaceae y Myristicaceae constituyeron familias únicas.

Cuadro 17. Diez familias con mayor número de especies por tratamiento

| TESTIGO | | | |
|-----------------|----|-----------------|----|
| BLOQUE 4 | NE | BLOQUE 8 | NE |
| ARECACEAE | 10 | MELASTOMATACEAE | 12 |
| MELASTOMATACEAE | 10 | RUBIACEAE | 10 |
| RUBIACEAE | 8 | GUTTIFERAE | 10 |
| LAURACEAE | 6 | LAURACEAE | 10 |
| MIMOSACEAE | 6 | ARECACEAE | 7 |
| MORACEAE | 6 | MIMOSACEAE | 7 |
| ANNONACEAE | 5 | MORACEAE | 7 |
| FLACOURTIACEAE | 4 | BURSERACEAE | 6 |
| GUTTIFERAE | 4 | ANNONACEAE | 5 |
| PIPERACEAE | 4 | SAPOTACEAE | 5 |
| LIBERACION | | | |
| BLOQUE 5 | NE | BLOQUE 9 | NE |
| LAURACEAE | 10 | MELASTOMATACEAE | 14 |
| ARECACEAE | 8 | RUBIACEAE | 11 |
| RUBIACEAE | 8 | MORACEAE | 10 |
| MIMOSACEAE | 8 | LAURACEAE | 10 |
| MORACEAE | 7 | MIMOSACEAE | 7 |
| MELASTOMATACEAE | 6 | ARECACEAE | 6 |
| BURSERACEAE | 5 | SAPOTACEAE | 5 |
| SAPOTACEAE | 5 | BURSERACEAE | 4 |
| SAPINDACEAE | 5 | GUTTIFERAE | 4 |
| GUTTIFERAE | 4 | MYRISTICACEAE | 4 |

Al analizar el número de individuos por familia, se encontraron diferencias en cuanto a las familias más abundantes en los distintos bosques (Cuadro 18). Al ordenar las familias de mayor a menor abundancia, se tiene que en el bosque testigo, las familias Rubiaceae, Arecaceae, Burseraceae y Mimosaceae fueron las más importantes; en tanto Arecaceae, Rubiaceae, Burseraceae y Melastomataceae tuvieron mayor importancia en el bosque liberado. Tres familias abundantes se encontraron en forma exclusiva en el bosque testigo, estas fueron Cyatheaceae, y Musaceae, en el bloque 4; y Annonaceae en el bloque 8; en tanto en el bosque liberado fueron Violaceae y Euphorbiaceae.

En los distintos bloques hubo familias poco diversas, como Cyatheaceae, Musaceae, Dilleniaceae, Euphorbiaceae, Annonaceae y Violaceae, que mostraron pocas especies y muchos individuos; en tanto otras como Sapotaceae, Piperaceae, Sapindaceae y Myristicaceae mostraron una mayor intensidad de mezcla.

Cuadro 18. Diez familias con mayor número de individuos por tratamiento

| TESTIGO | | | |
|-----------------|-----|-----------------|-----|
| BLOQUE 4 | NI | BLOQUE 8 | NI |
| RUBIACEAE | 59 | RUBIACEAE | 132 |
| ARECACEAE | 42 | ARECACEAE | 43 |
| BURSERACEAE | 31 | MIMOSACEAE | 42 |
| LAURACEAE | 25 | MELASTOMATACEAE | 40 |
| MIMOSACEAE | 24 | BURSERACEAE | 36 |
| CYATHEACEAE | 23 | GUTTIFERAE | 33 |
| MELASTOMATACEAE | 21 | ANNONACEAE | 31 |
| MORACEAE | 20 | MORACEAE | 29 |
| MUSACEAE | 19 | LAURACEAE | 26 |
| FLACOURTIACEAE | 17 | DILLENIAEAE | 25 |
| LIBERACION | | | |
| BLOQUE 5 | NI | BLOQUE 9 | NI |
| ARECACEAE | 102 | RUBIACEAE | 68 |
| BURSERACEAE | 58 | MELASTOMATACEAE | 55 |
| RUBIACEAE | 52 | ARECACEAE | 47 |
| MIMOSACEAE | 35 | MORACEAE | 32 |
| LAURACEAE | 31 | MIMOSACEAE | 26 |
| EUPHORBIACEAE | 27 | BURSERACEAE | 26 |
| MORACEAE | 20 | GUTTIFERAE | 24 |
| GUTTIFERAE | 17 | LAURACEAE | 21 |
| MELASTOMATACEAE | 16 | VIOLACEAE | 15 |
| FLACOURTIACEAE | 15 | DILLENIAEAE | 14 |

Hubo variaciones importantes entre tratamientos y bloques en términos de las especies más abundantes (Cuadro 19). Por ejemplo, el helecho *Cyathea multiflora* fue muy abundante en el bosque testigo y particularmente en el bloque 4, donde destacaron además especies como *Heliconia latispatha* y *Cecropia insignis*. Una especie de liana, *Dolichocarpus multiflorus*, fue excepcionalmente abundante en el bloque 8, donde también fueron importantes las especies *Xylopia bocatorena*, *Laetia procera* y *Posoqueria coriaceae*.

En el bosque liberado se produjo un aumento considerable en la abundancia de especies de palma, y es en el bloque 5 donde estas se concentraron principalmente. Especies como *Geonoma deversa*, *Geonoma congesta*, e *Iriarteia gigantea* solo fue posible hallarlas en forma abundante en el bosque liberado, así como la Euphorbiaceae *Croton smithianus* que aparece únicamente en el bloque 5. Se debe también resaltar la gran abundancia de individuos de *Psychotria elata* y *Warszewiczia coccinea*, y la ausencia de *Ferdinandusa panamensis* en el bloque 9; siendo esta especie muy común en los demás sitios.

Cuadro 19. Diez especies más abundantes por tratamiento y por bloque

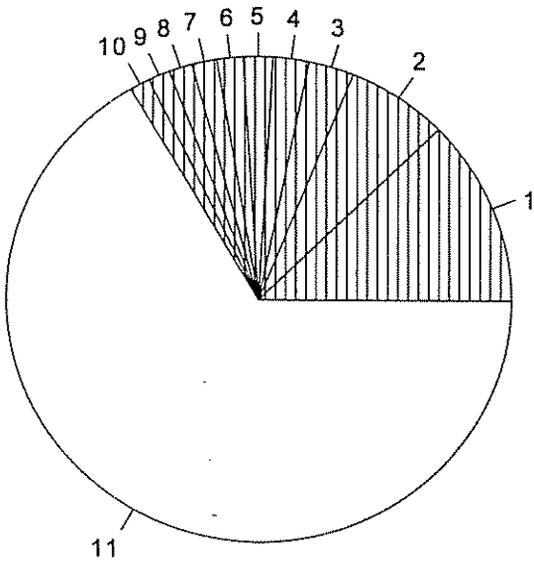
| BLOQUE 4 | | TESTIGO | | BLOQUE 8 | |
|--------------------------------|----|----------------------------------|----|----------|----|
| | NI | | NI | | NI |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 30 | <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 92 | | |
| <i>Cyathea multiflora</i> | 23 | <i>Pentaclethra macroloba</i> | 34 | | |
| <i>Heliconia latispatha</i> | 19 | <i>Xylopia bocatorena</i> | 19 | | |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 16 | <i>Prestoea decurrens</i> | 19 | | |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | 16 | <i>Dolichocarpus multiflorus</i> | 16 | | |
| <i>Capparis pittieri</i> | 10 | <i>Laetia procera</i> | 13 | | |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 9 | <i>Posoqueria coriaceae</i> | 11 | | |
| <i>Protium pittieri</i> | 9 | <i>Socratea durissima</i> | 11 | | |
| <i>Cecropia insignis</i> | 9 | <i>Dystovomita paniculata</i> | 9 | | |
| <i>Psychotria elata</i> | 9 | <i>Miconia elata</i> | 9 | | |
| BLOQUE 5 | | LIBERACION | | BLOQUE 9 | |
| | NI | | NI | | NI |
| <i>Protium pittieri</i> | 32 | <i>Psychotria elata</i> | 20 | | |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 27 | <i>Warszewiczia coccinea</i> | 18 | | |
| <i>Geonoma deversa</i> | 25 | <i>Prestoea decurrens</i> | 15 | | |
| <i>Croton smithianus</i> | 25 | <i>Rinorea sp. 01</i> | 15 | | |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 22 | <i>Pentaclethra macroloba</i> | 14 | | |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 20 | <i>Socratea durissima</i> | 13 | | |
| <i>Geonoma congesta</i> | 19 | <i>Henriettella tuberculosa</i> | 13 | | |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | 17 | <i>Iriarteia gigantea</i> | 11 | | |
| <i>Protium schippii</i> | 13 | <i>Dystovomita paniculata</i> | 11 | | |
| <i>Socratea durissima</i> | 13 | <i>Protium pittieri</i> | 11 | | |

Al analizar la importancia ecológica de las especies en los distintos bosques (Cuadro 20, Figura 6), observamos que en el testigo, las 10 especies ecológicamente más importantes definieron un 33.5% de la estructura florística, mientras que para el bosque liberado, la misma cantidad de especies definieron apenas un 25.6% de la estructura del bosque. *Pentaclethra macroloba* fue la especie de mayor peso ecológico en ambos sitios, representando hasta un 12.4% del IVI total en el bosque testigo. En el bosque liberado, especies de gran tamaño definieron una buena parte de la estructura del bosque, mientras que en el bosque testigo, hay una mayor contribución de especies abundantes.

Cuadro 20. Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia (IVI) y valores relativos del número de individuos (Nrel), área basal (Grel) y frecuencia (Frel) de las 10 especies de mayor peso ecológico por bosque

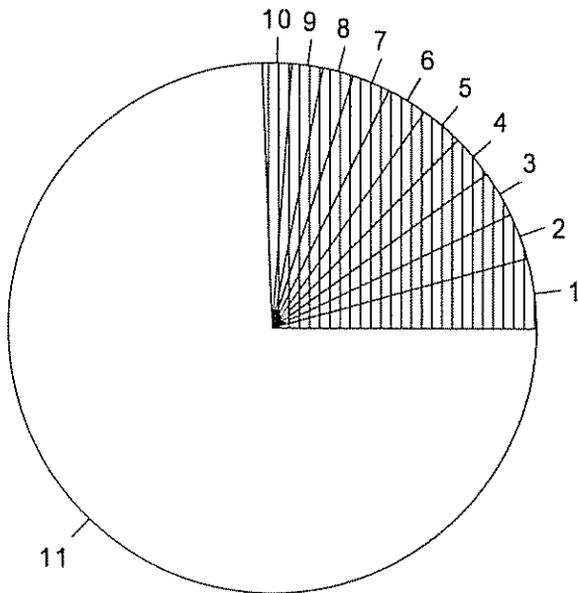
| ----- | | | | | |
|--------------------------------|------|------|------|-------|------|
| BOSQUE TESTIGO | | | | | |
| ESPECIE | Nrel | Grel | Frel | IVI | %IVI |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 4.3 | 30.5 | 2.5 | 37.3 | 12.4 |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 10.8 | 5.4 | 3.2 | 19.4 | 6.5 |
| <i>Qualea paraense</i> | 0.7 | 7.1 | 0.9 | 8.7 | 2.9 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 3.0 | 1.3 | 2.4 | 6.8 | 2.3 |
| <i>Tetragastris panamensis</i> | 0.4 | 4.6 | 0.6 | 5.7 | 1.9 |
| <i>Protium pittieri</i> | 2.1 | 1.3 | 1.8 | 5.2 | 1.7 |
| <i>Pourouma aspera</i> | 0.6 | 3.2 | 0.9 | 4.7 | 1.6 |
| <i>Laetia procera</i> | 1.8 | 1.5 | 1.2 | 4.5 | 1.5 |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | 2.1 | 0.4 | 1.8 | 4.3 | 1.4 |
| <i>Cyathea multiflora</i> | 2.2 | 0.5 | 1.3 | 4.0 | 1.3 |
| SUBTOTAL | | | | 100.6 | 33.5 |
| Otras especies (216) | | | | 199.4 | 66.5 |
| BOSQUE LIBERADO | | | | | |
| ESPECIE | Nrel | Grel | Frel | IVI | %IVI |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 3.2 | 7.3 | 2.3 | 12.8 | 4.3 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 3.9 | 1.8 | 2.6 | 8.4 | 2.8 |
| <i>Qualea paraense</i> | 0.4 | 7.6 | 0.4 | 8.4 | 2.8 |
| <i>Protium pittieri</i> | 4.0 | 1.9 | 2.2 | 8.2 | 2.7 |
| <i>Humiriastrum diguense</i> | 0.2 | 7.4 | 0.2 | 7.8 | 2.6 |
| <i>Apeiba membranaceae</i> | 0.6 | 6.4 | 0.6 | 7.6 | 2.5 |
| <i>Socratea durissima</i> | 2.4 | 2.3 | 2.1 | 6.8 | 2.3 |
| <i>Carapa guianensis</i> | 0.8 | 4.2 | 0.8 | 5.8 | 1.9 |
| <i>Warscewiczia coccinea</i> | 2.4 | 1.3 | 1.9 | 5.7 | 1.9 |
| <i>Welfia georgii</i> | 1.2 | 2.6 | 1.4 | 5.2 | 1.8 |
| SUBTOTAL | | | | 76.7 | 25.6 |
| Otras especies (202) | | | | 223.3 | 74.4 |
| ----- | | | | | |

BOSQUE TESTIGO



| ESPECIE | %IVI |
|----------------------------------|------|
| 1 <i>Pentaclethra maculoba</i> | 12.4 |
| 2 <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 6.5 |
| 3 <i>Qualea paraense</i> | 2.9 |
| 4 <i>Prestoea decurrens</i> | 2.3 |
| 5 <i>Tetragastris panamensis</i> | 1.9 |
| 6 <i>Protium pittieri</i> | 1.7 |
| 7 <i>Pourouma aspera</i> | 1.6 |
| 8 <i>Laetia procera</i> | 1.5 |
| 9 <i>Licaria sarapiquensis</i> | 1.4 |
| 10 <i>Cyathea multiflora</i> | 1.3 |
| 11 Otras especies (216) | 66.5 |

BOSQUE LIBERADO



| ESPECIE | %IVI |
|--------------------------------|------|
| 1 <i>Pentaclethra maculoba</i> | 4.3 |
| 2 <i>Prestoea decurrens</i> | 2.8 |
| 3 <i>Qualea paraense</i> | 2.8 |
| 4 <i>Protium pittieri</i> | 2.7 |
| 5 <i>Humiriastrum diguense</i> | 2.6 |
| 6 <i>Apeiba membranacea</i> | 2.5 |
| 7 <i>Socratea durissima</i> | 2.3 |
| 8 <i>Carapa guianensis</i> | 1.9 |
| 9 <i>Warszewiczia coccinea</i> | 1.9 |
| 10 <i>Welfia georgii</i> | 1.8 |
| 11 Otras especies (202) | 74.4 |

Figura 6. Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia de las 10 principales especies por tratamiento

El análisis por bloque de las especies con mayor peso ecológico (Figura 7), mostró que los porcentajes del IVI de las seis primeras especies se ubicaron dentro del rango de 19.1 (bloque 9) a 32.6% (bloque 8). Los valores señalaron una mayor dominancia de pocas especies en los bloques testigo (4 y 8), a diferencia de los bloques liberados (5 y 9), donde las seis especies más importantes determinaron un menor porcentaje de la estructura florística

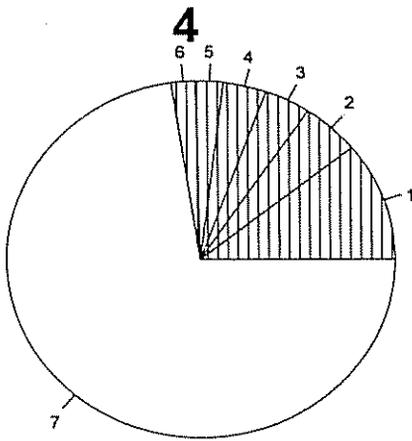
El número de individuos por tratamiento y por bloque se muestra en el cuadro 21. No se establecieron diferencias estadísticas significativas en el número de individuos por tratamiento (en ninguna clase de tamaño), en parcelas de 25 y 1000 m² ($P > 0.5$); así como entre bloques, para parcelas de 25 m² ($P > 0.05$).

La distribución en las clases diamétricas indicó una mayor concentración de individuos en diámetros menores. Más del 50% del total de individuos presentó un dap entre 2.5 a 5.0 cm y apenas un 18% sobrepasó los 10 cm de dap.

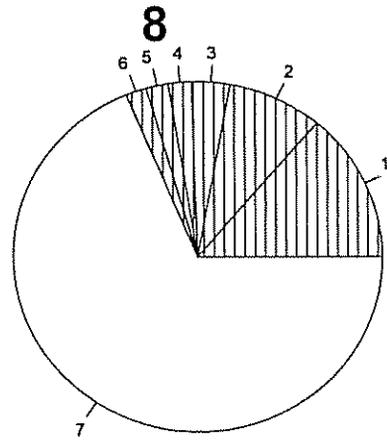
Cuadro 21. Distribución de individuos en clases diamétricas por tratamiento y bloque y porcentajes con respecto al total de cada clase

| B | Clase diamétrica (cm) | | | | | | | | TOT. | % |
|---|-----------------------|------|-----|------|-----|------|-----|------|------|----|
| | 5 | % | 7.5 | % | 10 | % | >10 | % | | |
| 4 | 264 | 21.7 | 108 | 26.7 | 34 | 20.2 | 76 | 19.2 | 482 | 22 |
| 8 | 337 | 27.8 | 114 | 28.2 | 43 | 25.6 | 139 | 35.1 | 633 | 29 |
| T | 601 | 49.6 | 222 | 54.9 | 77 | 45.8 | 215 | 54.3 | 1115 | 51 |
| 5 | 317 | 26.1 | 80 | 19.8 | 53 | 31.5 | 97 | 24.5 | 547 | 25 |
| 9 | 294 | 24.3 | 102 | 25.2 | 38 | 22.6 | 84 | 21.2 | 518 | 24 |
| L | 611 | 50.4 | 182 | 45.0 | 91 | 54.1 | 181 | 45.7 | 1065 | 49 |
| T | 1212 | -- | 404 | -- | 168 | -- | 396 | -- | 2180 | -- |

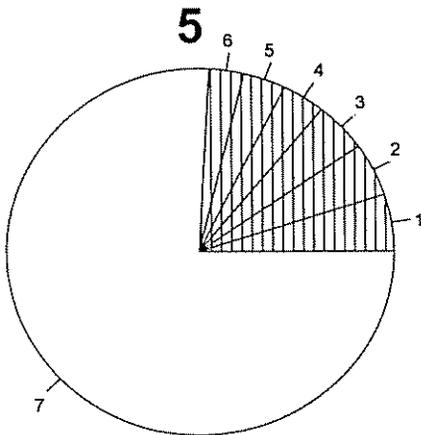
La comparación de la abundancia de individuos según su posición en el dosel a la madurez por tratamiento se establece en el cuadro 22. La cantidad de lianas halladas en los bosques liberado y testigo fue casi la misma, constituyendo en ambos casos un 7% del total de individuos por bosque. Individuos de sotobosque (≤ 5 m de altura madurez) fueron ligeramente más abundantes en el bosque liberado, donde constituyeron un 20% del total de individuos. Especies intermedias (entre 5 y 25 m de altura) tuvieron



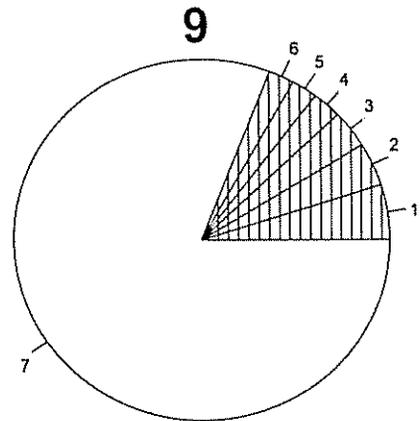
| ESPECIE | %IVI |
|----------------------------------|------|
| 1 <i>Pentaclethra macroloba</i> | 10.7 |
| 2 <i>Heliconia latispatha</i> | 4.9 |
| 3 <i>Tetragastris panamensis</i> | 3.8 |
| 4 <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 3.6 |
| 5 <i>Cyathea multiflora</i> | 2.3 |
| 6 <i>Cecropia insignis</i> | 2.0 |
| 7 Otras especies (142) | 72.7 |



| ESPECIE | %IVI |
|----------------------------------|------|
| 1 <i>Pentaclethra macroloba</i> | 13.6 |
| 2 <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 8.1 |
| 3 <i>Qualea paraense</i> | 3.3 |
| 4 <i>Protium pittieri</i> | 2.0 |
| 5 <i>Prestoea decurrens</i> | 1.9 |
| 6 <i>Vochysia ferruginea</i> | 1.8 |
| 7 Otras especies (150) | 67.4 |



| ESPECIE | %IVI |
|---------------------------------|------|
| 1 <i>Qualea paraense</i> | 5.0 |
| 2 <i>Humiriastrum diguense</i> | 4.7 |
| 3 <i>Pentaclethra macroloba</i> | 4.4 |
| 4 <i>Geonoma congesta</i> | 3.6 |
| 5 <i>Protium pittieri</i> | 3.5 |
| 6 <i>Prestoea decurrens</i> | 2.9 |
| 7 Otras especies (134) | 75.9 |



| ESPECIE | %IVI |
|---------------------------------|------|
| 1 <i>Apeiba membranacea</i> | 4.9 |
| 2 <i>Pentaclethra macroloba</i> | 3.9 |
| 3 <i>Terminalia bucidoidess</i> | 3.4 |
| 4 <i>Warscewiczia coccinea</i> | 2.5 |
| 5 <i>Iriartea gigantea</i> | 2.2 |
| 6 <i>Carapa guianensis</i> | 2.2 |
| 7 Otras especies (147) | 80.9 |

Figura 7. Representación Porcentual del índice de valor de importancia de las principales especies por bloque

mayor abundancia en el bosque testigo, donde representaron un 45% del total de plantas. En el bosque liberado, este grupo también se constituyó en el más abundante, con un 42% de todos sus individuos. Por último se estableció, que la cantidad de individuos emergentes (> 35 m de altura) fue más abundante en el bosque testigo y su proporción con respecto al total por tratamiento anduvo entre un 18% para el bosque testigo y un 15% para el liberado.

Cuadro 22. Número de individuos por tratamiento y bloque según posición que ocupan en el dosel a la madurez

| GRUPO | BOSQUE | | | | | | |
|--------------------------------|--------|-----|------|-----|-----|------|------|
| | 4 | 8 | TEST | 5 | 9 | LIBE | TOT. |
| LIANA | 21 | 54 | 75 | 23 | 54 | 77 | 148 |
| SOTOBOSQUE ($5m < x$) | 139 | 57 | 196 | 97 | 113 | 210 | 405 |
| INTERM. ($5m < x \leq 25m$) | 185 | 318 | 503 | 249 | 198 | 447 | 952 |
| SUBDOS. ($25m < x \leq 35m$) | 57 | 73 | 130 | 94 | 78 | 172 | 302 |
| EMERGE. ($> 35m$) | 76 | 124 | 200 | 83 | 77 | 160 | 360 |
| DESCONOCIDO | 4 | 7 | 11 | 0 | 2 | 2 | 13 |
| TOTAL | 482 | 633 | 1115 | 547 | 518 | 1065 | 2180 |

En cuanto a diversidad florística (Cuadro 23), el tratamiento de liberación y el testigo mostraron una diversidad semejante. Los valores de cociente de mezcla, señalaron que en el tratamiento liberado existía un promedio de 3.8 individuos por especie, mientras que en el bosque testigo, aparecía en promedio una especie nueva cada 4.9 individuos. Los índices de diversidad de Simpson y Shannon confirmaron esta situación. Por ejemplo, el índice de Simpson fue ligeramente menor en el bosque liberado, lo que indicó una menor probabilidad de que dos individuos tomados al azar en este bosque, pertenecieran a la misma especie.

Cuadro 23. Cociente de mezcla (razón individuos/especies) e índices de diversidad por tratamiento y bloque

| BOSQUE | COCIENTE MEZCLA | INDICE SHANNON | INDICE SIMPSON |
|------------|-----------------|----------------|----------------|
| 4 | 3.3 | 6.621 | 0.014 |
| 8 | 4.1 | 6.284 | 0.031 |
| TESTIGO | 4.9 | 6.783 | 0.020 |
| 5 | 3.9 | 6.296 | 0.019 |
| 9 | 3.4 | 6.670 | 0.012 |
| LIBERACION | 3.8 | 6.889 | 0.012 |

4.5. Comparación de hábitats

4.5.1. Frecuencia de hábitats

De las 320 parcelas de 5x5 m (0.8 ha) establecidas en el área experimental de la Tirimbina, 109 (34%) se encontraron en sitios no disturbados por el aprovechamiento o tratamiento silvícola (hábitat 4), siendo este el hábitat más frecuente. El hábitat 6 (afectado por el aprovechamiento o tratamiento silvícola) le sigue en orden de importancia con un 21% del total de parcelas. Luego se situaron los hábitats de reconstrucción temprana natural (16%), el camino (12%), la orilla (11%) y el claro (6%) (Cuadro 24).

Cuadro 24. Número de parcelas por hábitat y porcentaje de frecuencia (%) de hábitats por bloque, tratamiento y para 0.8 hectáreas

| H* | 4 | 8 | TEST | % | 5 | 9 | LIBE | % | TOTAL | % |
|----|----|----|------|----|----|----|------|----|-------|-----|
| 1 | 19 | 8 | 27 | 73 | 9 | 1 | 10 | 27 | 37 | 12 |
| 2 | 14 | 11 | 25 | 69 | 9 | 2 | 11 | 31 | 36 | 11 |
| 3 | 3 | 1 | 4 | 19 | 8 | 9 | 17 | 81 | 21 | 6 |
| 4 | 32 | 51 | 83 | 76 | 18 | 8 | 26 | 24 | 109 | 34 |
| 5 | 12 | 6 | 18 | 36 | 1 | 31 | 32 | 64 | 50 | 16 |
| 6 | 0 | 3 | 3 | 4 | 35 | 29 | 64 | 96 | 67 | 21 |
| T | 80 | 80 | 160 | | 80 | 80 | 160 | | 320 | 100 |

* 1 Camino

2 Orilla de camino

3 Claro

4 Fase madura

5 Reconstrucción temprana natural

6 Bosque intervenido

El número de parcelas presentes en determinados hábitats varió en forma significativa entre bosques (Chi-Cuadrado, $P < 0.01$). Algunas de las diferencias fueron consecuencia de los tratamientos, mientras que otras se debieron a características individuales de los bloques.

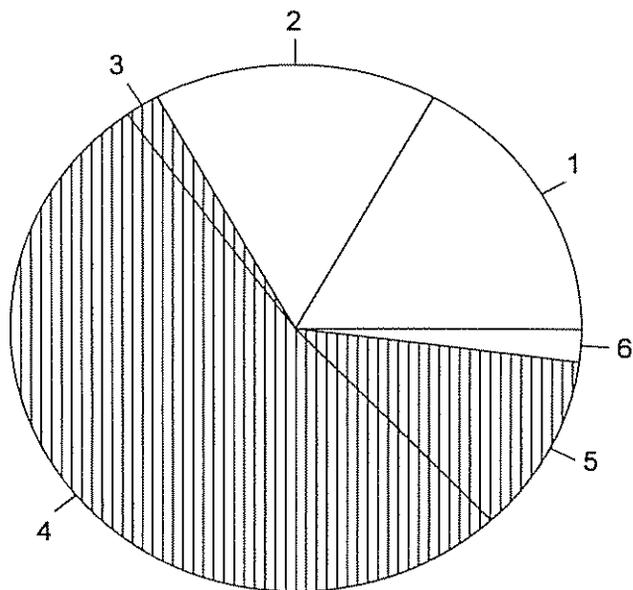
El bosque testigo presentó una mucho mayor proporción de parcelas establecidas en sitios no disturbados (52%), en comparación con el bosque liberado (16%); lo mismo ocurrió con los hábitats camino y orilla de camino (Figura 8). Esto último se debió a que en el bloque 4, durante el aprovechamiento de 1989, una importante área fue destinada a la construcción del camino, lo que hizo que un 24% de las parcelas del bloque estuvieran ubicadas en ese hábitat. El área de claros en el bosque testigo fue mucho menor a la encontrada en el bosque liberado, en donde el anillamiento favoreció la frecuencia de ambientes abiertos, principalmente por causa de la constante caída de ramas.

El bosque liberado presentó un ambiente más heterogéneo. En los bloques 5 y 9, los sitios no perturbados disminuyeron a un 23 y 10% respectivamente, mientras se produjo un aumento considerable en el área afectada por el aprovechamiento o tratamiento silvicultural (hábitat 6) y en el área de claros (hábitat 3). En el bosque liberado, un 20% de las parcelas se ubicaron en sitios de reconstrucción temprana natural (hábitat 5), lo cual se debió a la influencia del cauce de un riachuelo sobre un área considerable del bloque 9, que le da a este sitio una apariencia diferente a la presentada en otros bloques.

Sumando las áreas que fueron de alguna forma afectadas por el aprovechamiento o tratamiento silvícola, (camino, orilla y bosque intervenido), tenemos que para 0.8 ha, un 44% de su área fue afectada. En el bosque testigo, este valor fue de un 34% (casi exclusivamente por la construcción del camino), mientras que en el bosque liberado más de un 50% de su área sufrió algún impacto, producto del manejo del bosque.

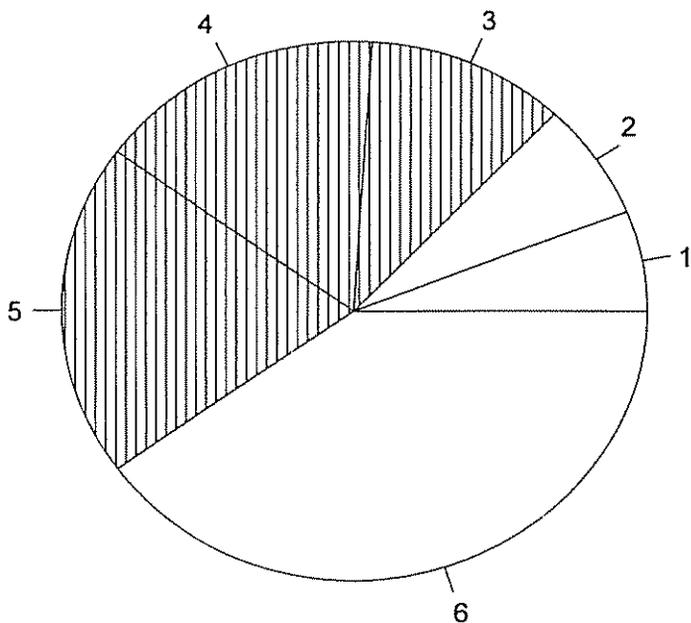
El bloque 5 fue el sitio más intensamente intervenido, con un 66% del área muestreada afectada. Le siguen en orden descendente, el bloque 4 (41% de las parcelas ubicadas en el camino o a orillas de este), el bloque 9 (40%) y el bloque 8 (28%).

TESTIGO



| | | | |
|---|---------|---|-----|
| 1 | CAMINO | = | 17% |
| 2 | ORILLA | = | 16% |
| 3 | CLARO | = | 2% |
| 4 | F. MAD. | = | 52% |
| 5 | R. NAT. | = | 11% |
| 6 | INTER. | = | 2% |

LIBERACION



| | | | |
|---|---------|---|-----|
| 1 | CAMINO | = | 6% |
| 2 | ORILLA | = | 7% |
| 3 | CLARO | = | 11% |
| 4 | F. MAD. | = | 16% |
| 5 | R. NAT. | = | 20% |
| 6 | INTER. | = | 40% |

Figura 8. Frecuencia de habitats por tratamiento

Los valores de frecuencia de sitios no perturbados (hábitat 4) para los bosques testigo y liberado (51 y 16% del total de parcelas en 0.4 ha respectivamente), se mostraron inferiores al reportado por Meir, Finegan y Zamora (manuscrito sin publicar), para el área de bosque de La Tirimbina explotada por última vez en 1962. De 40 parcelas de 5x5 m (0.1 ha) establecidas al azar en esa área, 39 (98%) fueron situadas en sitios de disturbancia no reciente, lo que evidencia una mayor homogeneidad de ambientes en partes del bosque poco perturbadas. Ellos encontraron además, que recién aprovechado el bosque en 1989, hubo una mayor frecuencia de claros (arriba del 40% de las muestras), y que sitios clasificados como no perturbados constituían el segundo hábitat en importancia (a diferencia de lo encontrado en este estudio, en donde la cantidad de claros en 0.8 ha fue muy baja, en comparación con los sitios no perturbados). La proporción de parcelas en el camino, en ese estudio, fue de 12.5%.

4.5.2. Caracterización microambiental de los hábitats: compactación del suelo y radiación solar

Las diferencias en compactación encontradas entre hábitats ($P < 0.01$) (Cuadro 25), confirman lo descrito por otros autores: sitios con mayor perturbación presentan una compactación del suelo más acentuada. En este estudio, el camino se mostró como el hábitat más compactado, sufriendo todavía los efectos del tránsito del tractor hace 4-5 años, sobre el suelo. El hábitat orilla de camino mostró niveles intermedios, lo cual pudo ocurrir debido a la compactación del suelo que fue desplazado hacia la orilla por el tractor y el arrastre de árboles; o también por el tránsito ocasional en sitios fuera del camino.

Sitios como claros (3), no perturbados (4) o afectados por la intervención silvicultural (6) mostraron los menores niveles de compactación; esto por la ausencia del efecto del tractor y el arrastre de árboles sobre el suelo durante el aprovechamiento de 1989 y 1990.

Un estudio similar al realizado en este estudio fue llevado a cabo por Miranda (1993) en un bosque húmedo tropical aprovechado. Al igual que lo demostrado aquí, el camino (y en su trabajo también el patio de montaña) sufrieron de mayor compactación luego del tránsito de la maquinaria. En sitios poco perturbados (claro, camino secundarios y bosque no aprovechado), la compactación fue significativamente menor.

Cuadro 25. Valores medianos de densidad aparente para suelos encontrados en diferentes hábitats (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente; prueba de Tukey, alfa = 0.05)

| HABITAT | D. A. (g/cm ³) | N |
|-------------------|----------------------------|---|
| 1 CAMINO | 0.814 ^a | 5 |
| 5 REC. TEMP. NAT. | 0.660 ^{ab} | 5 |
| 2 ORILLA | 0.636 ^{ab} | 6 |
| 3 CLARO | 0.624 ^b | 6 |
| 4 FASE MADURA | 0.622 ^b | 9 |
| 6 INTERVENIDO | 0.583 ^b | 6 |

El nivel de iluminación en las parcelas, analizado por medio de fotografías hemisféricas, tuvo un comportamiento descendente conforme se transcurrió de sitios de mayor perturbación, a hábitats no perturbados.

Aún después de 4 a 5 años de que pasara el último tractor por el bosque, la radiación total recibida en las parcelas (caracterizada por el factor de sitio total) fue significativamente mayor ($P < 0.05$) en el camino que en lugares no perturbados (hábitat 4) y en sitios afectados por la corta o anillamiento de árboles (hábitat 6). Las parcelas establecidas a orilla del camino, en claros o en sitios de reconstrucción temprana natural, presentaron niveles intermedios de radiación total (Cuadro 26).

Cuadro 26. Valores medianos del Factor de Sitio Total (TSF) por hábitat (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente; prueba de Tukey, alfa = 0.05)

| HABITAT | T.S.F | N |
|------------------|---------------------|----|
| 1 CAMINO | 0.079 ^a | 22 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 0.066 ^{ab} | 15 |
| 3 CLARO | 0.111 ^{ab} | 21 |
| 2 ORILLA | 0.069 ^{ab} | 27 |
| 4 FASE MADURA | 0.062 ^b | 39 |
| 6 INTERVENIDO | 0.081 ^b | 25 |

Idéntica situación se presentó con la radiación directa (Cuadro 27), no estableciéndose diferencia alguna entre hábitats en cuanto a la luz indirecta recibida en el centro de las parcelas.

Estos resultados vienen a confirmar lo hallado por Miranda (1993) en un bosque aprovechado. El encontró también, una mayor iluminación total (TSF) en el camino principal (y patio de montaña), que en sitios como caminos secundarios (donde existió una menor abertura del dosel), claros y bosque no perturbado (donde se recibieron las menores cantidades de luz).

Cuadro 27. Valores medianos del Factor de Sitio Directo (DSF) por hábitat (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente; prueba de Tukey, alfa = 0.05)

| HABITAT | D.S.F | N |
|------------------|---------------------|----|
| 1 CAMINO | 0.051 ^a | 22 |
| 3 CLARO | 0.069 ^{ab} | 21 |
| 2 ORILLA | 0.041 ^{ab} | 27 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 0.039 ^{ab} | 15 |
| 6 INTERVENIDO | 0.047 ^b | 25 |
| 4 FASE MADURA | 0.036 ^b | 39 |

4.5.3. Riqueza y composición florística en hábitats

4.5.3.1. Comparación de hábitats en 0.8 hectáreas

Del total de 270 especies ≥ 2.5 cm de dap encontradas en las 0.8 ha de bosque, 165 especies se localizaron en los 2725 m² de bosque no perturbado muestreado (hábitat 4); constituyéndose este valor en un 61% de todas las especies. El hábitat 6, con un área de 1675 m², concentró un 56% de la riqueza total; en tanto los sitios que presentaron el menor número de especies lo fueron el camino, con 76, y el claro, con 58 especies en 525 m². La orilla, con menor área muestreada que el camino, presentó un 28% más de especies (Cuadro 28).

La distribución de las especies no fue homogénea en los distintos hábitats. Si consideramos la frecuencia de las especies en los sitios estudiados, encontramos que un 40% se localizó en un solo hábitat; 18% se situó en dos hábitats, 16% en tres, 13% en cuatro, 11% en cinco y un reducido 5% de las especies fueron comunes en todos los hábitats.

En sitios no perturbados (hábitat 4) se concentró una mayor cantidad de especies únicas (no presentes en otros ambientes); seguido por los hábitats intervenido (6), reconstrucción temprana natural (5) y orilla (2). Los hábitats camino y claro mostraron la menor cantidad de especies únicas. La proporción de especies únicas, con respecto al total de especies halladas dentro de un determinado hábitat, mostró que un 25% de las especies del hábitat 4 fueron únicas; y que entre un 13 a 15% de las especies localizadas en los hábitats intervenido (hábitat 6), orilla de camino y reconstrucción temprana natural (hábitat 5) fueron exclusivas del sitio. En el camino y claro, se encontró una mayor proporción de especies comunes a otros ambientes.

Cuadro 28. Número de especies totales (E) y únicas (EU) por hábitat, y porcentajes con respecto al total en 0.8 ha (%E) y de las especies únicas por hábitat (%EU)

| HABITAT | AREA (M ²) | E | %E | EU | %EU |
|------------------|------------------------|-----|----|----|-----|
| 1 CAMINO | 925 | 76 | 28 | 7 | 9 |
| 2 ORILLA | 900 | 105 | 39 | 16 | 15 |
| 3 CLARO | 525 | 58 | 21 | 4 | 7 |
| 4 FASE MADURA | 2725 | 165 | 61 | 42 | 25 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 1250 | 135 | 50 | 18 | 13 |
| 6 INTERVENIDO | 1675 | 152 | 56 | 21 | 14 |

El número total de individuos y especies ≥ 2.5 cm de dap, en parcelas de 5x5 m, fue significativamente mayor en los hábitats fase madura (4), intervenido (6) y reconstrucción temprana natural (5) ($P < 0.05$). El hábitat orilla presentó valores intermedios para estas dos variables; mientras que en el camino y claro la riqueza y abundancia de individuos fue menor (Cuadro 29).

Cuadro 29. Valores medianos del número total de individuos (NI) y especies (NE) por hábitat, en parcelas de 25 m² (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente; prueba de Tukey, alfa = 0.05)

| HABITAT | NI | NE | NP |
|------------------|-----------------|-----------------|-----|
| 4 FASE MADURA | 7 ^a | 6 ^a | 109 |
| 6 INTERVENIDO | 7 ^a | 6 ^a | 67 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 7 ^{ac} | 6 ^a | 50 |
| 2 ORILLA | 6 ^{ab} | 5 ^{ab} | 37 |
| 1 CAMINO | 5 ^{bc} | 4 ^b | 36 |
| 3 CLARO | 4 ^b | 4 ^b | 21 |

Al distribuir el número de individuos y especies en clases diamétricas, se determinó una mayor concentración en los hábitats fase madura (4) e intervenido (6), en todos los tamaños. Nuevamente, el camino y claro constituyeron ambientes de escasa riqueza y abundancia; aunque se observa que luego de 5 años del paso del tractor, el camino no muestra diferencia estadística en cuanto al número de individuos y especies pequeñas (de 2.5 a 5.0 cm de dap), con respecto al bosque no perturbado (hábitat 4) (Cuadro 30, Figura 9).

Cuadro 30. Valores medianos del número de especies (E) e individuos (I) por clase diamétrica por hábitat (medianas con letras iguales no difieren estadísticamente; prueba de Tukey, alfa = 0.05)

| HABITAT | | 2.5-5.0 | | HABITAT | | 5.0-7.5 | |
|------------------|--|-------------------|-----------------|------------------|--|------------------|------------------|
| | | E | I | | | E | I |
| 6 INTERVENIDO | | 4 ^a | 4 ^a | 4 FASE MADURA | | 1 ^a | 1 ^a |
| 4 FASE MADURA | | 4 ^{ab} | 4 ^a | 6 INTERVENIDO | | 1 ^a | 1 ^a |
| 5 REC. TEM. NAT. | | 3.5 ^{ab} | 4 ^a | 5 REC. TEM. NAT. | | 1 ^{ab} | 1 ^{ab} |
| 2 ORILLA | | 3 ^{ab} | 3 ^{ab} | 1 CAMINO | | 1 ^{ab} | 1 ^{ab} |
| 1 CAMINO | | 2 ^b | 3 ^{ab} | 2 ORILLA | | 1 ^{ab} | 1 ^{ab} |
| 3 CLARO | | 2 ^b | 3 ^b | 3 CLARO | | 0 ^b | 0 ^b |
| HABITAT | | 7.5-10.0 | | HABITAT | | >10 | |
| | | E | I | | | E | I |
| 4 FASE MADURA | | 1 ^a | 1 ^a | 4 FASE MADURA | | 2 ^a | 2 ^a |
| 5 REC. TEM. NAT. | | 0 ^{ab} | 0 ^{ab} | 5 REC. TEM. NAT. | | 1 ^{ac} | 1 ^{abc} |
| 6 INTERVENIDO | | 0 ^{ab} | 0 ^{ab} | 6 INTERVENIDO | | 1 ^{bc} | 1 ^b |
| 2 ORILLA | | 0 ^{ab} | 0 ^{ab} | 2 ORILLA | | 1 ^{bcd} | 1 ^a |
| 3 CLARO | | 0 ^{ab} | 0 ^{ab} | 3 CLARO | | 1 ^{bcd} | 1 ^{bc} |
| 1 CAMINO | | 0 ^b | 0 ^b | 1 CAMINO | | 0 ^d | 0 ^c |

Con respecto a las categorías de especies, según la posición del adulto en el dosel; se observó que especies de sotobosque (< 5m), fueron más abundantes en las parcelas localizadas en los hábitats de reconstrucción temprana natural (5) e intervenido (6) que en las situadas en claros ($P < 0.05$). Los árboles capaces de alcanzar alturas entre 5 a 25 m fueron estadísticamente más comunes en hábitats no perturbados (4) que en los caminos y claros ($P < 0.01$) (Cuadro 31; Figura 10).

Cuadro 31. Número de individuos, según posición en el dosel a la madurez por hábitat y porcentajes con respecto al total por hábitat

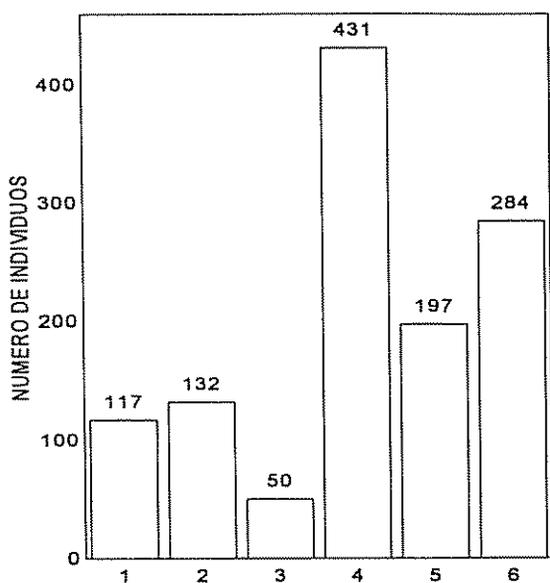
| HABITA T | L | % | S | % | I | % | SD | % | E | % |
|-------------|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|
| 1 | 4 | 2 | 55 | 30 | 81 | 44 | 12 | 6 | 34 | 18 |
| 2 | 18 | 8 | 48 | 21 | 98 | 43 | 24 | 10 | 41 | 18 |
| 3 | 11 | 13 | 12 | 14 | 34 | 39 | 20 | 23 | 10 | 11 |
| 4 | 60 | 7 | 112 | 13 | 412 | 48 | 128 | 15 | 143 | 17 |
| 5 | 26 | 8 | 77 | 23 | 127 | 39 | 38 | 12 | 61 | 18 |
| 6 | 29 | 6 | 101 | 21 | 200 | 41 | 80 | 17 | 71 | 15 |
| TOTAL | 148 | 7 | 405 | 19 | 952 | 43 | 302 | 14 | 360 | 17 |

| | |
|-----------------|-------------------------|
| 1 CAMINO | L = Liana |
| 2 ORILLA | S = Sotobosque (< 5 m) |
| 3 CLARO | I = Intermedio (5-25 m) |
| 4 FASE MADURA | Sd = Subdosel (25-35 m) |
| 5 REC. TEM. NAT | E = Emergente (> 35 m) |
| 6 INTERVENIDO | |

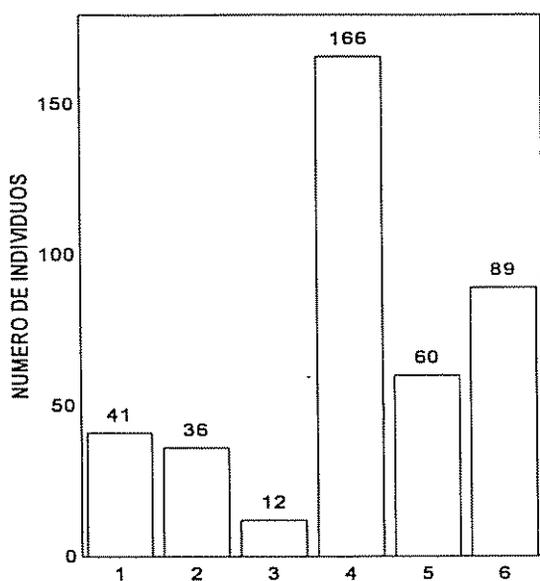
Individuos de subdosel (entre 25 y 35 m de altura) aparecieron con mayor frecuencia en los hábitats intervenido (6) y fase madura (4) que en caminos; en tanto no se observaron diferencias en la abundancia de lianas y árboles de dosel emergente (> 35 m de altura) en parcelas, entre los distintos hábitats ($P > 0.05$).

El estudio de la composición florística (Cuadro 32; Figuras 11a y 11b), mostró un mayor grado de dominancia en los hábitats perturbados. En el camino, ocho especies definieron un 41.8% de la estructura florística, mientras que en la orilla y claro, las 8 especies ecológicamente más importante representaron un 35% y 33% del IVI. El hábitat intervenido (6) mostró una mayor complejidad en su estructura florística al presentar las ocho primeras especies apenas un 25% del IVI total.

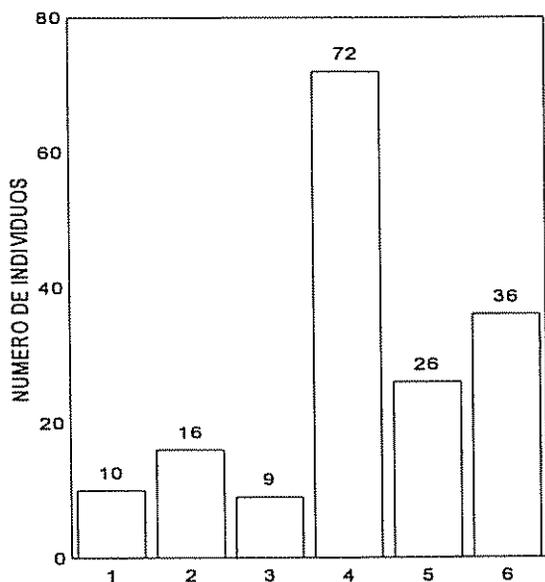
En el camino, especies demandantes de luz como *Cecropia insignis*, *Heliconia latispatha*, *Cyathea multiflora*, *Laetia procera* y *Croton smithianus* fueron ecológicamente importantes debido a la gran cantidad de individuos presentados. De estas especies, solo *Heliconia latispatha* y *Laetia procera* lograron desplazarse hasta la orilla del camino y mantener su importancia ecológica. *Pentaclethra macroloba* y en menor grado *Ferdinandusa panamensis* constituyeron las especies de mayor peso ecológico del hábitat orilla, la primera por presentar individuos de gran tamaño y la segunda sobresaliendo por la gran cantidad de individuos encontrados.



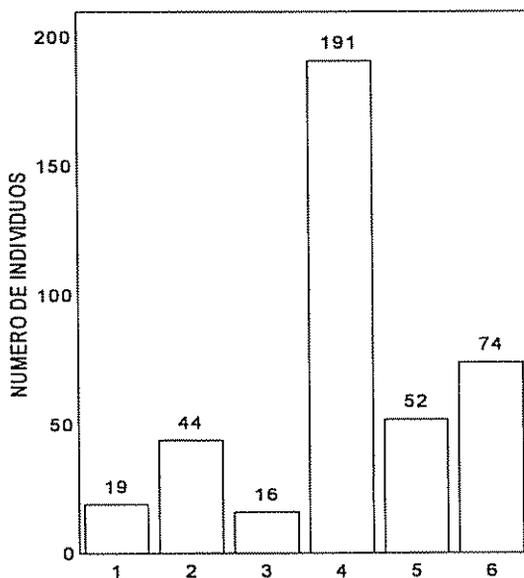
2.5-5.0 cm de dap



5.0-7.5 cm de dap



7.5-10.0 cm de dap

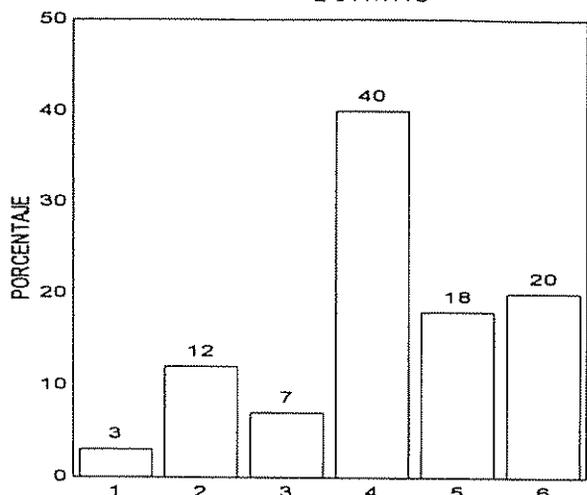


10 cm de dap

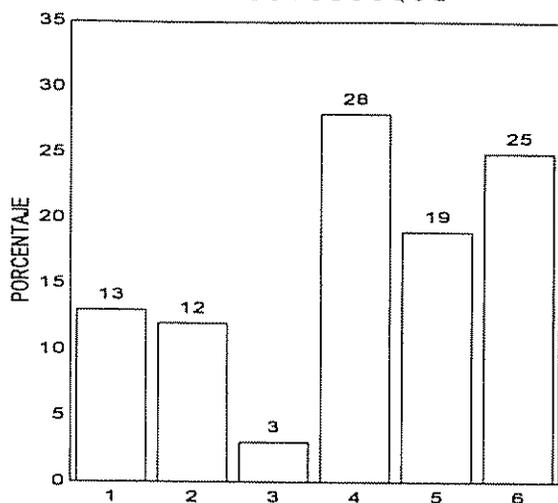
| | |
|-------------|---------------|
| 1 CAMINO | 2 ORILLA |
| 3 CLARO | 4 FASE MADURA |
| 5 REC. TEM. | 6 INTERVENIDO |

Figura 9. Distribución de individuos en clases diamétricas por hábitat

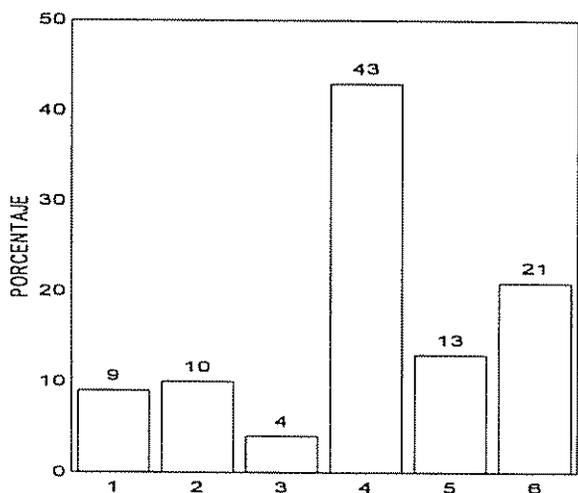
LIANAS



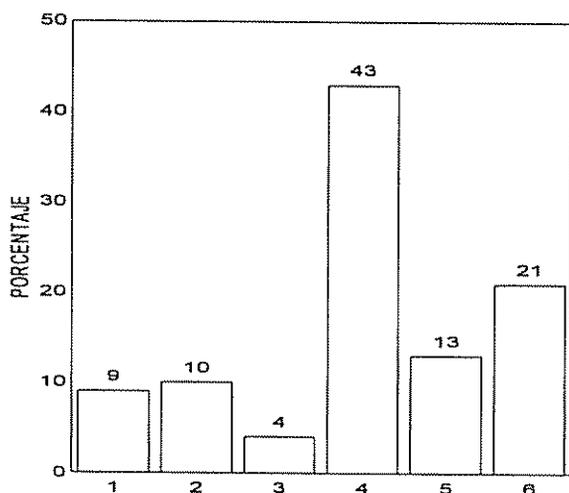
SOTOBOSQUE



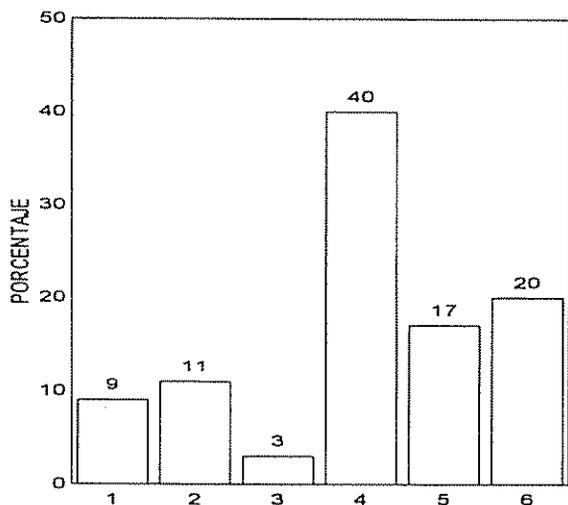
INTERMEDIOS



SUBDOSEL



EMERGENTES



- 1 CAMINO
- 2 ORILLA
- 3 CLARO
- 4 FASE MADURA
- 5 REC TEM NAT
- 6 INTERVENIDO

Figura 10 Porcentaje de individuos según posición en el dosel a la madurez por hábitat

En el claro, las especies más abundantes fueron *Ferdinandusa panamensis* y *Protium pittieri*. Sin embargo, *Carapa guianensis* e *Inga pezizifera* constituyeron las especies de mayor peso ecológico gracias a que muestran en estos sitios las mayores áreas basales.

En hábitats no disturbados (4), *Pentaclethra macroloba* se mostró como la de mayor importancia; seguida de *Ferdinandusa panamensis*, que fue la especie más abundante.

En sitios de reconstrucción temprana provocada por perturbación natural (hábitat 5) abundaron las especies *Heliconia latispatha*, *Warscewiczia coccinea* y *Psychotria elata*; *Tetragastris panamensis*, *Terminalia bucidoides* y *Apeiba membranacea*, sobresalieron en este hábitat por su tamaño.

Cuadro 32. Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia (IVI) y valores relativos del número de individuos, área basal y frecuencia de las 8 especies de mayor peso ecológico en los hábitats.

| ----- | | | | | |
|--------------------------------|------|------|------|-------|------|
| a) 1 CAMINO | | | | | |
| ESPECIE | Nrel | Grel | Frel | IVI | %IVI |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 2.5 | 16.2 | 1.9 | 20.6 | 6.9 |
| <i>Cecropia insignis</i> | 3.5 | 15.5 | 1.1 | 20.1 | 6.7 |
| <i>Heliconia latispatha</i> | 11.9 | 4.0 | 1.8 | 17.6 | 2.3 |
| <i>Cyathea multiflora</i> | 10.4 | 4.6 | 1.6 | 16.6 | 5.5 |
| <i>Tapirira myriantha</i> | 1.0 | 14.6 | 0.6 | 16.2 | 5.4 |
| <i>Laetia procera</i> | 5.4 | 6.4 | 0.9 | 12.7 | 4.2 |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 4.9 | 3.2 | 2.8 | 10.9 | 3.6 |
| <i>Croton smithianus</i> | 8.4 | 2.3 | 0.1 | 10.8 | 3.6 |
| SUBTOTAL | | | | 125.5 | 41.8 |
| Otras especies (68) | | | | 174.5 | 58.2 |
| b) 2 ORILLA | | | | | |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 4.2 | 36.2 | 1.9 | 42.3 | 14.1 |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 10.3 | 3.9 | 2.8 | 16.9 | 5.6 |
| <i>Heliconia latispatha</i> | 8.4 | 0.9 | 1.8 | 11.1 | 3.7 |
| <i>Apeiba membranacea</i> | 1.5 | 7.3 | 0.9 | 9.7 | 3.2 |
| <i>Protium pittieri</i> | 2.7 | 2.5 | 2.4 | 7.6 | 2.5 |
| <i>Laetia procera</i> | 3.0 | 2.0 | 0.9 | 5.9 | 2.0 |
| <i>Pithecellobium elegans</i> | 0.4 | 5.4 | 0.1 | 5.9 | 2.0 |
| <i>Pouteria calistophylla</i> | 0.8 | 4.0 | 0.8 | 5.5 | 1.8 |
| SUBTOTAL | | | | 104.9 | 35.0 |
| Otras especies (97) | | | | 195.1 | 65.0 |

c) 3 CLARO

| ESPECIE | Nrel | Grel | Frel | IVI | %IVI |
|-------------------------|------|------|------|-------|------|
| Carapa guianensis | 1.1 | 19.8 | 0.6 | 21.5 | 7.2 |
| Inga pezizifera | 3.4 | 12.0 | 0.2 | 15.6 | 5.2 |
| Iriartea gigantea | 3.4 | 9.6 | 0.9 | 13.9 | 4.6 |
| Ferdinandusa panamensis | 5.6 | 3.6 | 2.8 | 12.0 | 4.0 |
| Marila pluricostata | 2.2 | 7.3 | 0.8 | 10.3 | 3.4 |
| Welfia georgii | 2.2 | 6.7 | 0.6 | 9.6 | 3.2 |
| Protium pittieri | 4.5 | 1.9 | 2.4 | 8.8 | 2.9 |
| Pouteria calistophylla | 1.1 | 5.7 | 0.8 | 7.6 | 2.5 |
| SUBTOTAL | | | | 99.3 | 33.1 |
| Otras especies (50) | | | | 200.7 | 66.9 |

d) 4 FASE MADURA

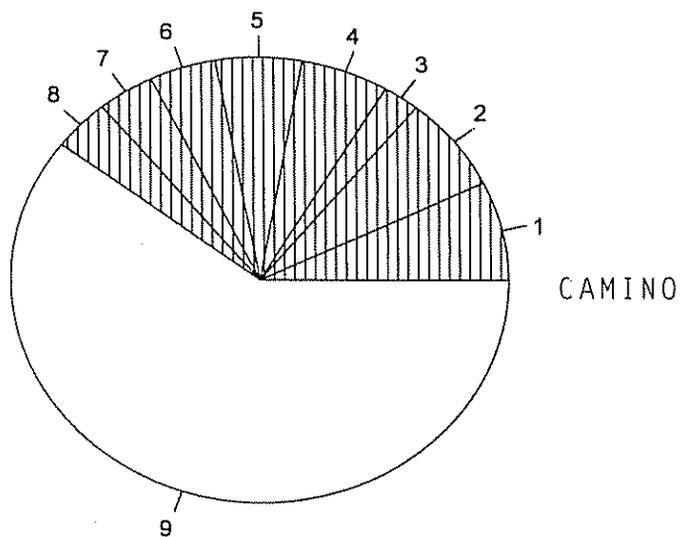
| | | | | | |
|-------------------------|-----|------|-----|-------|------|
| Pentaclethra macroloba | 4.8 | 26.5 | 1.9 | 33.3 | 11.1 |
| Ferdinandusa panamensis | 8.9 | 4.6 | 2.8 | 16.2 | 5.4 |
| Qualea paraense | 0.8 | 13.8 | 0.4 | 15.0 | 5.0 |
| Protium pittieri | 3.7 | 1.9 | 2.4 | 8.0 | 2.7 |
| Humiriastrum diguense | 0.2 | 6.9 | 0.4 | 7.5 | 2.5 |
| Prestoea decurrens | 3.7 | 1.6 | 1.5 | 6.8 | 2.3 |
| Licaria sarapiquensis | 3.0 | 0.6 | 2.3 | 5.8 | 1.9 |
| Pourouma aspera | 0.4 | 3.6 | 0.8 | 4.8 | 1.6 |
| SUBTOTAL | | | | 97.4 | 32.5 |
| Otras especies (157) | | | | 202.6 | 67.5 |

e) 5 REC. NAT. TEMP.

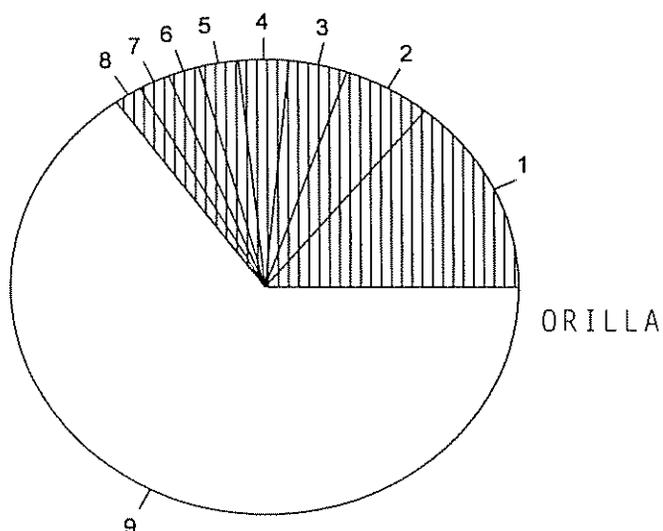
| | | | | | |
|-------------------------|-----|------|-----|-------|------|
| Tetragastris panamensis | 0.5 | 15.7 | 0.6 | 16.8 | 5.6 |
| Terminalia bucidoides | 0.3 | 14.7 | 0.1 | 15.1 | 5.0 |
| Apeiba membranacea | 0.3 | 13.2 | 0.9 | 14.4 | 4.8 |
| Pentaclethra macroloba | 3.3 | 2.5 | 1.9 | 7.7 | 2.6 |
| Heliconia latispatha | 4.9 | 0.8 | 1.8 | 7.4 | 2.5 |
| Warszewiczia coccinea | 4.1 | 2.4 | 0.9 | 7.4 | 2.5 |
| Minuartia guianensis | 1.6 | 4.3 | 0.6 | 6.6 | 2.2 |
| Psychotria elata | 3.8 | 0.4 | 0.9 | 5.1 | 1.7 |
| SUBTOTAL | | | | 80.5 | 26.8 |
| Otras especies (127) | | | | 219.5 | 73.2 |

f) 6 INTERVENIDO

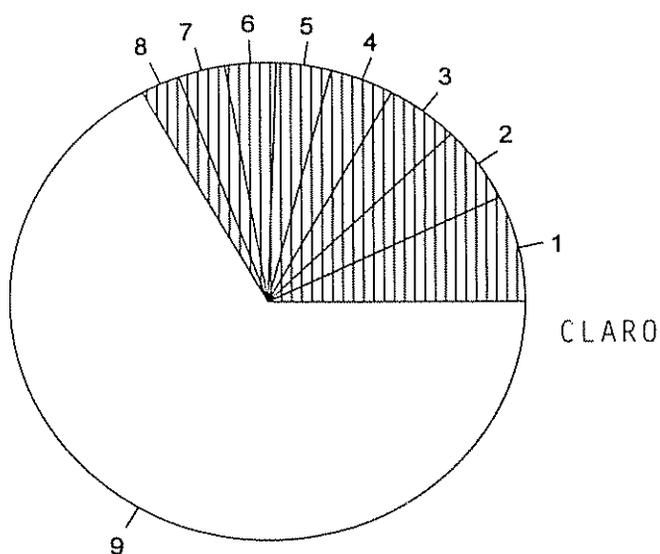
| | | | | | |
|-------------------------|-----|------|-----|-------|------|
| Pentaclethra macroloba | 3.1 | 10.7 | 1.9 | 15.7 | 5.2 |
| Terminalia amazonia | 0.2 | 9.9 | 0.1 | 10.2 | 3.4 |
| Geonoma congesta | 8.1 | 0.8 | 1.1 | 10.0 | 3.3 |
| Ferdinandusa panamensis | 3.5 | 2.0 | 2.8 | 8.3 | 2.8 |
| Prestoea decurrens | 3.8 | 2.6 | 1.5 | 7.9 | 2.6 |
| Dussia macrophyllata | 0.2 | 7.1 | 0.1 | 7.4 | 2.5 |
| Socratea durissima | 2.6 | 3.7 | 1.1 | 7.4 | 2.5 |
| Dystovomita paniculata | 3.5 | 2.6 | 1.0 | 7.1 | 2.4 |
| SUBTOTAL | | | | 74.0 | 24.7 |
| Otras especies (144) | | | | 226.0 | 75.3 |



| ESPECIE | %IVI |
|----------------------------------|------|
| 1 <i>Pentaclethra macroloba</i> | 6.9 |
| 2 <i>Cecropia insignis</i> | 6.7 |
| 3 <i>Heliconia latispatha</i> | 2.3 |
| 4 <i>Cyathea multiflora</i> | 5.5 |
| 5 <i>Tapirira myriantha</i> | 5.4 |
| 6 <i>Laetia procera</i> | 4.2 |
| 7 <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 3.6 |
| 8 <i>Croton smithianus</i> | 3.6 |
| SUBTOTAL | 41.8 |
| 9 Otras especies (68) | 58.2 |



| ESPECIE | %IVI |
|----------------------------------|------|
| 1 <i>Pentaclethra macroloba</i> | 14.1 |
| 2 <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 5.6 |
| 3 <i>Heliconia latispatha</i> | 3.7 |
| 4 <i>Apeiba membranacea</i> | 3.2 |
| 5 <i>Protium pittieri</i> | 2.5 |
| 6 <i>Laetia procera</i> | 2.0 |
| 7 <i>Pithecellobium elegans</i> | 2.0 |
| 8 <i>Pouteria calistophylla</i> | 1.8 |
| SUBTOTAL | 35.0 |
| 9 Otras especies (97) | 65.0 |



| ESPECIE | %IVI |
|----------------------------------|------|
| 1 <i>Carapa guianensis</i> | 7.2 |
| 2 <i>Inga pezizifera</i> | 5.2 |
| 3 <i>Iriarteia gigantea</i> | 4.6 |
| 4 <i>Ferdinandusa panamensis</i> | 4.0 |
| 5 <i>Marila pluricostata</i> | 3.4 |
| 6 <i>Welfia georgii</i> | 3.2 |
| 7 <i>Protium pittieri</i> | 2.9 |
| 8 <i>Pouteria calistophylla</i> | 2.5 |
| SUBTOTAL | 33.1 |
| 9 Otras especies (50) | 66.9 |

Figura 11a. Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia (IVI) de las 8 especies cológicamente más importantes por hábitat

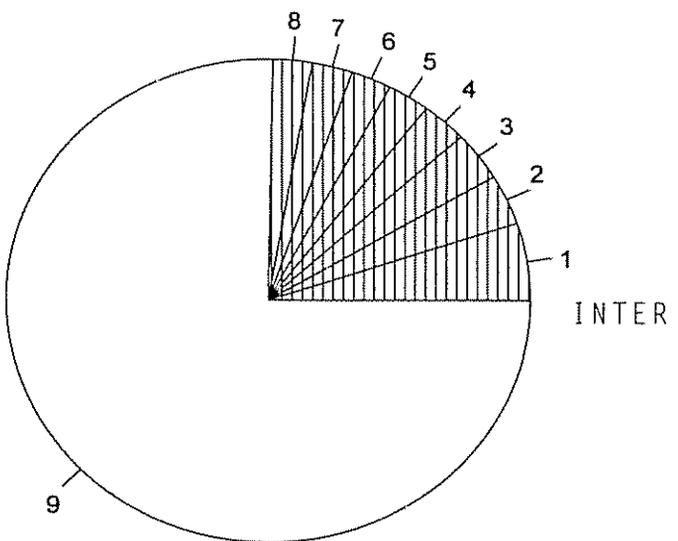
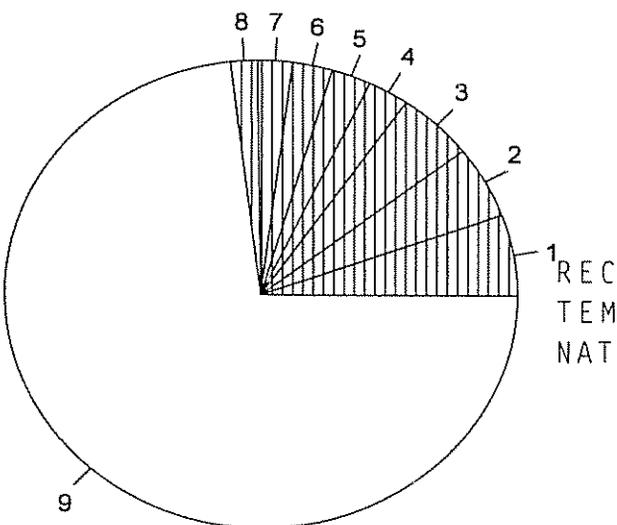
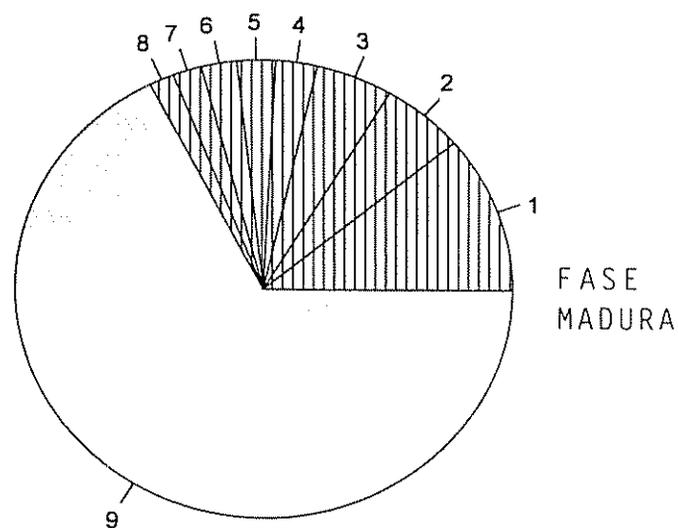


Figura 11b Representación porcentual del Índice de Valor de Importancia (IVI) de las 8 especies cológicamente más importantes por hábitat

En ambientes intervenidos por corta o anillamiento de árboles (hábitat 6), se produjo un aumento considerable en el número de individuos de la palma *Geonoma congesta*, la cual fue una de las especie ecológicamente más importante de esos sitios.

En resumen se puede señalar que las especies *Pentaclethra macroloba* y *Ferdinandusa panamensis* se encontraron entre las de mayor peso ecológico en cinco de los seis hábitats, y que en sitios perturbados, se incrementó la abundancia de especies como *Heliconia latispatha*, *Cyathea multiflora*, *Cecropia insignis*, *Croton smithianus*, *Laetia procera* y *Geonoma congesta*. Se tiene además que el grado de dominancia de las especies fue mayor en sitios perturbados por el aprovechamiento, lo que corresponde con una disminución en la riqueza de esos hábitats.

4.5.3.2. Comparación de hábitats en muestras de igual tamaño

Al comparar los distintos hábitats en muestras de igual área (525 m²), se halló un total de 188 especies y 811 individuos ≥ 2.5 cm de dap, los cuales se distribuyeron en 130 géneros y 65 familias. Todo esto, en un área de 3150 m² (que resulta de la selección al azar de 21 parcelas de 5x5 m en cada uno de los hábitat) (Cuadro 33).

En muestras de 525 m², se encontró la misma situación, en cuanto al número de especies e individuos, que cuando se consideró el área total de los hábitats (acápite 4.5.3.1); es decir, se encontraron mayores cantidades de individuos y especies en los hábitats fase madura (4) e intervenido (6). Los hábitats camino y claro mostraron de nuevo una menor riqueza y densidad de individuos.

La distribución de las especies en los sitios no fue homogénea. Un 43% de las especies se encontró en un solo hábitat; un 23% se estableció en dos hábitats; 16% en tres, 9% en cuatro, 5% en cinco y un 4% de las especies fue común en todos los sitios.

La proporción de especies únicas por hábitat en 525 m² (Cuadro 33), varió un poco con respecto a lo encontrado cuando se consideraron las áreas totales. En 525 m² se tuvo que el camino, y no la fase madura (hábitat 4), presentó la mayor proporción de especies únicass (26%), seguido por los hábitats orilla (2), intervenido (6) y reconstrucción temprana natural (5) (que proporcionalmente se ubican en posiciones iguales a las mostradas en el acápite 4.5.3.1). La fase madura (4) presentó una menor

proporción de especies únicas superando solo al hábitat claro (3), que en ambos casos se mostró como el hábitat con menos especies únicas.

Cuadro 33. Número de especies total (NE) y únicas (EU), porcentajes de especies únicas (%EU) y número de individuos ≥ 2.5 cm de dap en 525 m^2 por hábitat

| HABITAT | NE | NI | NG | NF | EU | %EU |
|------------------------------|-----|-----|-----|----|----|-----|
| 1 CAMINO | 50 | 97 | 41 | 28 | 13 | 26 |
| 2 ORILLA | 70 | 143 | 62 | 37 | 16 | 23 |
| 3 CLARO | 58 | 87 | 45 | 28 | 5 | 9 |
| 4 FASE MADURA | 82 | 184 | 68 | 37 | 14 | 18 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 79 | 138 | 66 | 40 | 16 | 20 |
| 6 INTERVENIDO | 79 | 162 | 65 | 39 | 17 | 22 |
| TOTAL (3150 m^2) | 188 | 811 | 130 | 65 | 81 | 43 |

No hubo cambios importantes en cuanto a las 10 especies más abundantes por hábitat en 525 m^2 ; lo mismo que cuando se observó la distribución de individuos según su posición en el dosel a la madurez entre los hábitats.

Al comparar los hábitats mediante el cálculo del coeficiente de similaridad de Czekanowski (Cuadro 34), se estableció que la orilla tuvo una mayor similitud con respecto a los demás hábitats. La composición florística del camino resultó ser muy diferente a la presentada en el bosque no perturbado, claro (3) y bosque intervenido (6). La semejanza entre el camino y la orilla se debió a la presencia en ambos hábitats de especies colonizadoras de sitios perturbados, las cuales no fueron tan frecuentes en otros ambientes.

La mayor similaridad entre hábitats se produce entre el claro (3) y los sitios en reconstrucción temprana natural (5), lo cual podría deberse al hecho de que el hábitat 5 al constituir una fase posterior al claro y de sucesión no tan avanzada no muestre aún diferencias composicionales importantes con respecto al claro.

Cuadro 34. Coeficientes de similaridad de Czekanowski para 525 m² de hábitat

| HABITAT | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|------------------|------|------|------|------|------|
| 1 CAMINO | 0.40 | 0.16 | 0.13 | 0.26 | 0.18 |
| 2 ORILLA | - | 0.34 | 0.42 | 0.42 | 0.45 |
| 3 CLARO | - | - | 0.35 | 0.46 | 0.29 |
| 4 FASE MADURA | - | - | - | 0.35 | 0.34 |
| 5 REC. TEM. NAT. | - | - | - | - | 0.37 |

El cálculo del cociente de mezcla por hábitats en áreas de 525 m² (Cuadro 35), varió de 1.5 a 2.2, denotando una gran semejanza en cuanto al promedio de individuos por especie. El hábitat con mayor intensidad de mezcla fue el claro, en donde hubo un promedio de 1.5 individuos por especie. El hábitat no disturbado (4) presentó una menor intensidad de mezcla, con aparición de una especie nueva, cada 2.2 individuos. La comparación de la diversidad por medio de los índices de Shannon y Simpson, resultó no apropiada para todos los hábitats debido a contradicciones en sus valores (el ordenamiento de los hábitat por su diversidad resultó diferente dependiendo del índice utilizado). Ambos índices coincidieron sin embargo, en señalar al hábitat reconstrucción temprana natural (5) como el más diverso, presentando el menor valor para el índice de Simpson y el mayor para el de Shannon; y al hábitat camino como el menos diverso.

Cuadro 35. Valores de cociente de mezcla e índices de diversidad por hábitat en 525 m²

| HABITAT | C.M. | SIMPSON | SHANNON |
|------------------|------|---------|---------|
| 1 CAMINO | 1.9 | 0.038 | 5.025 |
| 2 ORILLA | 2.0 | 0.024 | 5.648 |
| 3 CLARO | 1.5 | 0.012 | 5.679 |
| 4 FASE MADURA | 2.2 | 0.019 | 5.927 |
| 5 REC. TEM. NAT. | 1.7 | 0.011 | 6.102 |
| 6 INTERVENIDO | 2.0 | 0.020 | 5.874 |

4.5.3.3. Comparación de hábitats dentro del bosque la Tirimbina, situados en áreas de bosque manejado y no perturbado desde 1962

Con el propósito de establecer si el bosque de la Tirimbina, dentro de las 29.16 ha de área experimental, presentaba una riqueza y abundancia de individuos diferente a aquellos sitios del mismo bosque, no explotados desde 1962; se compararon 40 parcelas de 5 x 5 m (0.1 ha) entre los hábitats intervenido (6) y fase madura (4), encontrados dentro del bosque manejado en la Tirimbina; y sitios de bosque no perturbados, localizados fuera del área experimental (40 parcelas establecidas por Meir, et al en 1991 y que corresponden al bosque explotado).

Los resultados no mostraron diferencia estadística significativa entre los hábitats para las variables número de especies e individuos en parcelas de 5x5 m ($P > 0.10$), lo que nos lleva a establecer que tanto los sitios no perturbados (hábitat 4) como los afectados por el anillamiento (hábitat 6), en el bosque manejado de la Tirimbina; constituyen fragmentos del bosque original, y que hasta el momento presentan una riqueza y abundancia similar a éste.

4.6. Especies indicadoras

Aunque en forma amplia se ha hablado de las diferencias en composición entre hábitats, y de como determinadas especies se encontraron en mayor abundancia en uno u otro sitio, en esta sección se discutirá un poco más sobre la existencia de especies indicadoras, cuya dominancia en determinado lugar depende del grado de disturbancia mostrado.

Especies como *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Heliconia latisphata*, *Cyathea multiflora* y *Croton smithianus* mostraron una gran preferencia por los hábitats camino y orilla (Cuadro 36), en donde se hallaron niveles altos de compactación e iluminación. Al respecto, es bien conocida la alta dependencia de especies del género *Cecropia* por la luz, específicamente para germinar y crecer, lo que las convierte en especies indicadoras de sitios abiertos (Yanes y Smith, 1982; Brokaw, 1985; Denslow, 1987).

Ha sido también muy documentada la preferencia de especies del género *Cyathea* por sitios abiertos. Wardlaw (1931; citado por Verdoorn, 1938) describió la colonización de una plantación bananera abandonada y con suelos empobrecidos; encontrando que bajo estas condiciones, *Cyathea sp.* y *Cecropia sp.* crecieron abundantemente, igualando en dos años la altura de las plantas de banano. También se ha hallado una gran abundancia de especies de *Cyathea* creciendo en bosques secundarios viejos del oeste de Java, a alturas de aproximadamente 1500 m sobre el nivel del mar (Verdoorn, 1938).

Especies de Heliconias han demostrado en otros trabajos, preferencia por sitios perturbados. En estudios de la respuesta de las hierbas del sotobosque a claros, se observó que una especie de Heliconia presentó el mayor reclutamiento de nuevos individuos luego de la caída de árboles (Smith, 1987).

La presencia de *Croton smithianus* en el bosque la Tirimbina, ocurrió únicamente en una área muy pequeña del bosque liberado, donde hubo una fuerte perturbación por el paso del tractor. Algunos pocos individuos se encontraron desplazados hacia la orilla y solo uno se encontró a pocos metros del lugar, en un sitio aparentemente no disturbado. Esta especie ha sido anteriormente calificada como pionera y esto lo demuestra un estudio realizado por Vandermeer et al (1990), sobre el efecto del huracán Juana en la regeneración inicial de un bosque de la costa de Nicaragua. Allí encontraron a *Croton smithianus*⁽³⁾ como la segunda especie más abundante en estado de plántula (de menos de 1 m de altura)

A pesar de que algunos autores expresan que la presencia de palmas en el bosque tropical es producto de la ausencia de perturbación o intervención durante muchos años (Budowski, 1963), a mi parecer esto no es cierto para todas las especies de palmas. Presento al respecto, el comportamiento mostrado por las especies *Geonoma deversa*, *Geonoma congesta*, y *Welfia georgii* en este estudio.

Geonoma deversa presentó un 87% de sus individuos en sitios con algún grado de perturbación (camino, orilla, claro y bosque intervenido) y solo 4 individuos (13%) se hallaron en sitios no disturbados. *Geonoma congesta* por su parte presentó poca abundancia en el camino, orilla y claro (13%) y se concentró principalmente en sitios intervenidos (hábitat 6) con un 56% del total de individuos. A pesar de que especies del género *Geonoma* han sido catalogadas como tolerantes a la sombra (Chazdon, 1986), la

(3) Aunque en el artículo se habla de *Croton killipianus*, es más apropiado hoy en día nombrarlo *Croton smithianus* (Nelson Zamora, comunicación personal)

marcada habilidad de estas dos especies para responder a daños causados por la caída de árboles o ramas, rebrotando sus meristemas cuando las cañas son rotas y tocan el suelo (Vandermeer, 1990) y su alta eficiencia de intersección de la luz (Denslow, 1987; Chazdon, 1986)), podría explicar su elevada presencia en sitios como el bloque 5, de dosel muy abierto y donde existió una mayor concentración del hábitat 6, que estuvo expuesto a constantes caídas de ramas. Es probable entonces que su dominancia en sitios con menor dinamismo sea limitada y que su elevada presencia indique un fenómeno de perturbación.

Welfia georgii fue encontrada principalmente en sitios no disturbados; a pesar de que es capaz de habitar sitios con mayor perturbación. Su bajo riesgo de daño físico (por presentar el meristemo debajo de la tierra), hace que presente bajas tasas de mortalidad en áreas afectadas por la caída de árboles y ramas (Vandermeer, 1990). La poca ocurrencia de sus individuos en el camino y orilla (5%) podría deberse a una mayor predación de sus formas juveniles por roedores, los cuales son menos frecuentes en el bosque no disturbado. Esto la convierte a mi parecer, en una especie propia de sitios cerrados.

En sitios no perturbados (hábitat 4) se establecieron con mucha mayor frecuencia especies como *Licaria sarapiquensis* (de presencia casi nula en el camino, orilla y claro), *Prestoea decurrens* y *Dystovomita paniculata*. Esta última especie no presentó un solo individuo, en los hábitats camino, orilla o claro, lo cual evidencia su poca habilidad de establecerse en estos sitios. La elevada abundancia de estas especies en el bosque y su distribución restringida a ambientes poco alterados, las convierten en indicadoras de sitios poco disturbados, como lo son aquellas áreas debajo del dosel del bosque.

Cuadro 36. Abundancia de especies indicadoras de sitios perturbados y no perturbados, encontrados en 0.8 ha del bosque La Tirimbina

| INDICADORAS DE PERTURBACION | HABITAT ^a | | | | | |
|---|----------------------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| <i>Cyathea multiflora</i> | 21 | 6 | 0 | 3 | 5 | 7 |
| <i>Heliconia latispatha</i> | 8 | 8 | 0 | 0 | 5 | 2 |
| <i>Croton smithianus</i> | 17 | 7 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Geonoma congesta</i> | 1 | 1 | 1 | 8 | 0 | 14 |
| <i>Geonoma deversa</i> | 8 | 2 | 2 | 4 | 0 | 15 |
| <i>Cecropia insignis</i> ^b | 7 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| <i>Cecropia obtusifolia</i> ^b | 3 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| TOTAL | 65 | 27 | 3 | 17 | 13 | 38 |
| INDICADORAS DE SITIOS NO PERTURBADOS | | | | | | |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | 0 | 2 | 1 | 17 | 3 | 8 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 0 | 3 | 2 | 13 | 3 | 7 |
| <i>Dystovomita paniculata</i> | 0 | 0 | 0 | 7 | 3 | 4 |
| <i>Welfia georgii</i> ^c | 1 | 0 | 2 | 8 | 4 | 5 |
| TOTAL | 1 | 5 | 5 | 45 | 13 | 24 |

a 1 Camino

2 Orilla

3 Claro

4 Fase madura

5 Rec. Nat. Tem.

6 Intervenido

b A excepción de estas especies, se consideraron individuos con diámetros entre 2.5-5.0 cm de dap

c No se encontraron individuos ≤ 5.0 cm de dap en las 0.8 ha

4.7. Cambios temporales en la riqueza y composición florística de dos sitios de un mismo bosque, aprovechados en diferentes épocas y bajo distintos métodos.

Al evaluar las 80 parcelas de 5x5 m (0.2 hectáreas) establecidas en la Tirimbina en 1991, en el bosque aprovechado en forma sostenible en 1989 (bosque aprovechado) y en el bosque no explotado desde 1962 (bosque explotado); se encontró que un total de 50 individuos desaparecieron de las 0.2 hectáreas (Cuadro 37), lo que constituyó una tasa de mortalidad del 11%. La cantidad de individuos muertos por bosque fue prácticamente la

misma (10-12% de mortalidad). De estos individuos, un 36% pertenecieron a especies de dosel intermedio (capaces de alcanzar alturas entre 5 y 25 m en la madurez), mientras un 22% estuvo constituido por especies de sotobosque (< 5 m). En el bosque manejado se registró el mayor número de individuos de sotobosque muertos con 8; y en el bosque explotado desaparecieron una mayor cantidad de plantas de dosel intermedio (Cuadro 38).

Noventa y nueve individuos nuevos aparecieron en las 0.2 hectáreas, de los cuales un 73% (72 individuos) fue encontrado en el bosque manejado. La mayoría de estos individuos pertenecieron a especies de sotobosque (42%), seguido de individuos de dosel intermedio (25%). En el bosque manejado se estableció un 81% del total de individuos nuevos de sotobosque y un 76% de plantas de dosel intermedio (Cuadro 38).

Este mayor dinamismo del bosque manejado, con una ganancia neta en la cantidad de individuos reclutados, llevó a que sus existencias en 1994 fueran mayores que en el bosque explotado, a pesar de que en 1991 presentaba un 7% menos del total de individuos. El bosque explotado, según lo demuestran los resultados, ha alcanzado un estado de aparente equilibrio, con tasas iguales de mortalidad y reclutamiento. En el bosque manejado, por el contrario, se produjo un aumento en la regeneración de individuos, como respuesta a la intervención. Jonkers (1987), encontró algo semejante en bosques recién aprovechados, en Surinam, en donde se produjo una abundante regeneración de especies comerciales en parcelas con altas intensidades de corta. Esto hizo que muchos de los individuos destruidos fueran reemplazados por otros nuevos en un período de tres años.

Cuadro 37. Número de individuos ≥ 2.5 cm de dap por bosque en diferentes años

| BOSQUE | 1991 | MUERTOS | %M | RECLUTAS | %R | 1994 |
|-----------|------|---------|----|----------|----|------|
| MANEJADO | 209 | 25 | 12 | 72 | 34 | 256 |
| EXPLOTADO | 239 | 25 | 10 | 27 | 11 | 241 |
| 0.2 ha. | 448 | 50 | 11 | 99 | 22 | 497 |

Cuadro 38. Número de individuos muertos y reclutados () según posición en el dosel a la madurez por bosque

| GRUPO | MANEJADO | EXPLOTADO | 0.2 ha |
|----------------------------------|----------|-----------|---------|
| LIANA | 2 (2) | 4 (2) | 6 (4) |
| SOTOBOSQUE ($\leq 5m$) | 3 (34) | 3 (8) | 11 (42) |
| INTERMEDIO ($5m < x \leq 25m$) | 6 (19) | 12 (6) | 18 (25) |
| SUBDOSEL ($25m < x \leq 35m$) | 5 (5) | 4 (3) | 9 (8) |
| EMERGENTE ($> 35m$) | 3 (10) | 3 (3) | 6 (13) |
| DESCONOCIDO | 0 (2) | 0 (5) | 1 (7) |
| TOTAL | 24 (72) | 26 (27) | 50 (99) |

El número de familias, géneros y especies por bosque se mantuvo muy estable durante los 3 años (Cuadro 39). A nivel de familia, aparecieron en el bosque explotado dos familias nuevas en 1994 (Chlorantaceae y Ascleptaceae), y desapareció la familia Sapindaceae. Para el bosque manejado desaparecieron las familias Nyctaginaceae y Lecythidaceae y aparecieron Cyatheaceae y Musaceae como familias nuevas.

Entre 1991 y 1994, cuarenta y una especies ≥ 2.5 cm de dap murieron y se reclutaron en 0.2 hectáreas. Veintidós especies desaparecieron del bosque manejado, y veintitrés del explotado. De las 41 especies nuevas aparecidas en 1994, veintinueve especies se encontraron en el bosque manejado y dieciocho en el bosque explotado. Esto hizo que el número de especies ≥ 2.5 en 0.1 ha por tipo de bosque se mantuviera prácticamente igual durante el periodo de tres años. El total de especies en las 0.2 hectáreas se redujo de 167 en 1991 a 162 en 1994.

Las familias Melastomataceae, Lauraceae y Arecaceae tuvieron la mayor cantidad de especies desaparecidas con 4 cada una. La mayoría de las especies nuevas aparecidas en ambos bosques pertenecieron a la familia Arecaceae.

Nuevamente se estableció una menor riqueza en estos bosques, en muestras de 0.1 ha, con respecto al promedio reportado por Gentry (1986) para bosques húmedos tropicales y pluviales de suramérica (remítase al acápite 4.3, Cuadro 14).

Cuadro 39. Número de familias, géneros y especies encontradas en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica, en diferentes años.

| BOSQUE | No. familias | | No. géneros | | No. especies | |
|-----------|--------------|------|-------------|------|--------------|------|
| | 1991 | 1994 | 1991 | 1994 | 1991 | 1994 |
| MANEJADO | 43 | 43 | 80 | 79 | 100 | 98 |
| EXPLOTADO | 45 | 46 | 90 | 89 | 120 | 121 |
| 0.2 ha. | 60 | 56 | 148 | 143 | 167 | 162 |

A excepción de un individuo nuevo de la especie *Apeiba membranaceae*, aparecido en el bosque explotado entre 1991 y 1994, los restantes 9 individuos pertenecientes a especies altamente demandantes de luz (*Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia*, *Laetia procera* y *Hampea appendiculata*), se establecieron únicamente en el bosque manejado, lo cual concuerda con lo reportado por Denslow (1980), en el sentido de que pocas especies demandantes de luz (aparte de aquellas ocupando claros recién formados) se encuentran en bosques primarios poco alterados.

De considerarse otras especies catalogadas como colonizadoras de sitios perturbados (*Heliconia latispatha*, *Cyathea multiflora*, *Psychotria elata*, y *Psychotria luxurians*), tenemos que el 93% de sus individuos se regeneraron exclusivamente en el bosque manejado.

En 1991, las especies capaces de alcanzar alturas entre 5 y 25 m a la madurez presentaban la más alta abundancia de individuos; el segundo grupo lo constituyeron árboles de dosel emergente (> 35 m). Para 1994 el grupo de individuos de sotobosque alcanzó la segunda mayor abundancia, en tanto las lianas, al igual que hace tres años, constituyeron el grupo más pequeño.

No se observaron cambios importantes con respecto a las familias de mayor número de especies en 1991. Solamente se produjo un aumento en el número de especies de la familia Piperaceae, en el bosque manejado, que la ubicó entre las 10 más importantes en 1994 (Cuadro 40). Al considerar la abundancia de individuos por familia, destaca el aumento de individuos de las familias Cyatheaceae (quién fue representada únicamente por la especie *Cyathea multiflora*); Rubiaceae (principalmente por el aumento en la cantidad de individuos de *Psychotria elata* y *Psychotria luxurians*) y Mimósaceae, en el bosque manejado (Cuadro 41).

Cuadro 40. Número de especies por familia en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas de Costa Rica

BOSQUE MANEJADO

| 1991 | | 1994 | |
|-----------------|----|-----------------|----|
| FAMILIA | NE | FAMILIA | NE |
| RUBIACEAE | 8 | RUBIACEAE | 10 |
| ARECACEAE | 8 | ARECACEAE | 7 |
| LAURACEAE | 7 | MORACEAE | 6 |
| MORACEAE | 5 | LAURACEAE | 5 |
| MELASTOMATACEAE | 5 | MELASTOMATACEAE | 5 |
| BURSERACEAE | 5 | BURSERACEAE | 5 |
| MELIACEAE | 4 | MELIACEAE | 4 |
| MIMOSACEAE | 3 | MIMOSACEAE | 3 |
| SOLANACEAE | 3 | PIPERACEAE | 3 |
| SAPOTACEAE | 3 | SAPOTACEAE | 3 |

BOSQUE EXPLOTADO

| 1991 | | 1994 | |
|-----------------|----|-----------------|----|
| FAMILIA | NE | FAMILIA | NE |
| ARECACEAE | 10 | ARECACEAE | 11 |
| MELASTOMATACEAE | 9 | MORACEAE | 9 |
| MORACEAE | 9 | MELASTOMATACEAE | 9 |
| LAURACEAE | 9 | MIMOSACEAE | 8 |
| MIMOSACEAE | 8 | RUBIACEAE | 8 |
| RUBIACEAE | 8 | LAURACEAE | 8 |
| GUTTIFERAE | 5 | BURSERACEAE | 5 |
| ANNONACEAE | 4 | SAPOTACEAE | 4 |
| SAPOTACEAE | 4 | ANNONACEAE | 4 |
| BURSERACEAE | 4 | GUTTIFERAE | 4 |

Cuadro 41. Número de individuos por familia en dos sitios de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica

| BOSQUE MANEJADO | | | |
|------------------|----|-----------------|----|
| 1991 | | 1994 | |
| FAMILIA | NI | FAMILIA | NI |
| ARECACEAE | 23 | RUBIACEAE | 35 |
| RUBIACEAE | 22 | ARECACEAE | 26 |
| BURSERACEAE | 20 | BURSERACEAE | 20 |
| MIMOSACEAE | 14 | MIMOSACEAE | 20 |
| GUTTIFERAE | 14 | CYATHEACEAE | 15 |
| MELASTOMATACEAE | 12 | GUTTIFERAE | 14 |
| MORACEAE | 12 | MELASTOMATACEAE | 14 |
| LAURACEAE | 12 | MORACEAE | 14 |
| MELIACEAE | 8 | FLACOURTIACEAE | 10 |
| FLACOURTIACEAE | 6 | LAURACEAE | 9 |
| BOSQUE EXPLOTADO | | | |
| 1991 | | 1994 | |
| FAMILIA | NI | FAMILIA | NI |
| ARECACEAE | 34 | ARECACEAE | 35 |
| MIMOSACEAE | 23 | MIMOSACEAE | 23 |
| MORACEAE | 22 | MORACEAE | 23 |
| MELASTOMATACEAE | 17 | MELASTOMATACEAE | 17 |
| RUBIACEAE | 14 | RUBIACEAE | 14 |
| LAURACEAE | 14 | BURSERACEAE | 13 |
| BURSERACEAE | 13 | LAURACEAE | 12 |
| ANNONACEAE | 9 | SAPOTACEAE | 8 |
| FLACOURTIACEAE | 9 | FLACOURTIACEAE | 7 |
| SAPOTACEAE | 7 | ANNONACEAE | 6 |

Pentaclethra macroloba se constituyó en la especie más abundante en los dos tipos de bosque en 1991. Sin embargo, la perturbación del bosque manejado por el aprovechamiento de 1989 contribuyó a incrementar la cantidad de individuos del helecho *Cyathea multiflora*; la cual pasó a ser la especie más abundante del bosque manejado en 1994. Otras especies que aparecieron entre las diez más importantes en el bosque manejado fueron las Rubiáceas *Psychotria elata* y *Psychotria luxurians*. Para el bosque explotado no se observaron cambios significativos (Cuadro 42).

Cuadro 42. Especies más abundantes en dos sitios de un bosque húmedo tropical, en diferentes años

| 1991 | | | |
|-------------------------|----|-------------------------|----|
| BOSQUE MANEJADO | NI | BOSQUE EXPLOTADO | NI |
| Pentaclethra macroloba | 12 | Pentaclethra macroloba | 13 |
| Prestoea decurrens | 11 | Prestoea decurrens | 10 |
| Protium pittieri | 8 | Geonoma congesta | 7 |
| Dystovomita paniculata | 7 | Faramea occidentalis | 6 |
| Warscewiczia coccinea | 6 | Brosimum guianensis | 5 |
| Miconia elata | 5 | Laetia procera | 5 |
| Marila pluricostata | 5 | Guatteria recurvisepala | 4 |
| Ferdinandusa panamensis | 5 | Leretia cordata | 4 |
| Perebea angustifolia | 5 | Tetragastris panamensis | 4 |
| Casearia arborea | 4 | Licaria sarapiquensis | 4 |
| 1994 | | | |
| BOSQUE MANEJADO | NI | BOSQUE EXPLOTADO | NI |
| Cyathea multiflora | 15 | Pentaclethra macroloba | 14 |
| Pentaclethra macroloba | 15 | Prestoea decurrens | 10 |
| Prestoea decurrens | 13 | Geonoma congesta | 7 |
| Protium pittieri | 11 | Faramea occidentalis | 6 |
| Ferdinandusa panamensis | 8 | Brosimum guianensis | 5 |
| Psychotria elata | 7 | Leretia cordata | 4 |
| Psychotria luxurians | 6 | Tetragastris tomentosa | 4 |
| Warscewiczia coccinea | 6 | Welfia georgii | 4 |
| Miconia elata | 6 | Apeiba membranacea | 4 |
| Marila pluricostata | 5 | Licaria sarapiquensis | 4 |

La especie de mayor reclutamiento en toda el área fue *Cyathea multiflora*, seguida por las especies *Psychotria elata* y *Psychotria luxurians* con 5 y 6 individuos reclutados en el bosque manejado.

Con respecto a los hábitats en donde fueron establecidas las parcelas en 1991, se encontraron diferencias significativas en el número total de especies e individuos ($P < 0.01$). En 1991 el hábitat no perturbado (4) presentó más especies ≥ 2.5 cm de dap que el camino y orilla. Tres años después, las parcelas que fueron ubicadas en claros mostraron más especies que el hábitat orilla, mientras en el camino y fase madura se encontraron niveles intermedios para esta variable (Cuadro 43). Esto indica que entre hábitats, los claros constituyeron sitios más favorables para la regeneración de especies.

El número de individuos ≥ 2.5 cm continuó siendo mayor en claros y sitios no perturbados que a orillas del camino; aunque se observaron diferencias en el reclutamiento de individuos entre los hábitats orilla (en donde se estableció un mayor número de plantas) y hábitats no perturbados recientemente (4). Individuos entre 2.5 y 5.0 cm de dap fueron más comunes en 1991 en parcelas establecidas en claros y lugares no perturbados, mientras que aquellas ubicadas a la orilla del camino de extracción contaban con una cantidad inferior de individuos. Hoy en día no se establecen diferencias entre especies e individuos en ninguna clase de tamaño ($P > 0.1$). Jonkers (1987) también observó diferencias en la regeneración de sitios característicos de un bosque aprovechado. Encontró que la regeneración de especies comerciales en claros fue totalmente restaurada, mientras que en los senderos de arrastre se reclutaron pocos individuos en comparación con el bosque no alterado y el claro.

Cuadro 43. Valores medianos del número de especies (NE) y de individuos (NI) por hábitats en diferentes años (medianas con letras iguales no son estadísticamente diferentes; prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$)

| 1991 | | 1994 | |
|---------------|-------------------|---------------|-------------------|
| HABITAT | NE | HABITAT | NE |
| 4 FASE MADURA | 6 ^a | 3 CLARO | 6 ^a |
| 3 CLARO | 4 ^{ac} | 4 FASE MADURA | 5 ^{ab} |
| 1 CAMINO | 2.5 ^{bc} | 1 CAMINO | 3.5 ^{ab} |
| 2 ORILLA | 1 ^b | 2 ORILLA | 3.0 ^b |
| HABITAT | NI | HABITAT | NI |
| 4 FASE MADURA | 6 ^a | 4 FASE MADURA | 6 ^a |
| 3 CLARO | 4 ^a | 3 CLARO | 4 ^a |
| 1 CAMINO | 2.5 ^{ab} | 1 CAMINO | 2.5 ^{ab} |
| 2 ORILLA | 1 ^b | 2 ORILLA | 1 ^b |

El cálculo del cociente de mezcla y de los índices de diversidad por bosque y por año para individuos ≥ 2.5 cm de dap (Cuadro 44) señala que en las 80 parcelas de 5x5 m (0.2 ha) existía una mayor diversidad de especies en 1991 y que al igual que hace tres años, el bosque explotado fue más diverso que el manejado. La comparación entre los mismos bosques en los distintos años, mostró que el bosque manejado aumentó su diversidad en 1994.

Para el bosque explotado, el cociente de mezcla se mantuvo igual en los dos periodos, reflejando un menor dinamismo. Hubo sin embargo una contradicción entre los índices de diversidad, que impidió una adecuada comparación del bosque explotado en los distintos años, pues mientras el índice de Shannon señaló que en este sitio se redujo la diversidad en 1994, Simpson indicó lo contrario.

Los índices de diversidad mostrados en el bosque manejado y explotado, tanto para 1991 como en 1994, reflejaron una mayor diversidad en estos sitios que la encontrada por Knight (1975) en parcelas de 1000 m², establecidas en un bosque joven y en un bosque viejo de la Isla de Barro Colorado (trabajando con un diámetro mínimo de 2.5 cm de dap). El promedio del índice de Simpson fue de 0.061 para el bosque joven y 0.046 para el bosque viejo, mientras el índice de Shannon en esos sitios fue de 5.06 y 5.40 respectivamente.

Cuadro 44. Cociente de mezcla e índices de diversidad por bosque y por año

| BOSQUE | 1991 | | | 1994 | | |
|-----------|------|---------|---------|------|---------|---------|
| | C.M | SHANNON | SIMPSON | C.M | SHANNON | SIMPSON |
| MANEJADO | 2.1 | 6.067 | 0.020 | 2.6 | 6.096 | 0.018 |
| EXPLOTADO | 2.0 | 6.519 | 0.018 | 2.0 | 6.514 | 0.011 |
| 0.2 ha | 2.7 | 6.632 | 0.016 | 3.0 | 6.546 | 0.018 |

CONCLUSIONES

Comparación de la riqueza, abundancia y composición entre tratamientos y hábitats

1. El aprovechamiento y los tratamientos silvícolas aplicados en la Tirimbina, no han ocasionado hasta el momento disminuciones en la riqueza y abundancia de individuos ≥ 2.5 cm de dap.
2. La composición florística en cambio si fue afectada por el manejo del bosque. Con la intervención, se introdujeron en forma abundante ciertas especies como *Cyathea multiflora*, *Heliconia latispatha*, *Geonoma congesta*, *Geonoma deversa*, *Psychotria elata*, *Psychotria luxurians*, *Croton smithianus*, *Cecropia insignis* y *Cecropia obtusifolia*, en hábitats disturbados; esto provocó diferencias importantes en la composición florística entre tratamientos y hábitats.
3. La no diferencia en riqueza de especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap entre tratamientos, ocurre a pesar de producirse cambios en la frecuencia de hábitats perturbados (algunos de los cuales mostraron ser más iluminados y compactados), y al hecho de observarse una menor riqueza y abundancia de individuos en ambientes muy alterados (camino y claros).
4. La proporción de caminos y claros fue baja en comparación con las áreas no perturbadas. Ésto favoreció el mantenimiento de la riqueza en los bosques aprovechados y tratados silviculturalmente.
5. La proporción de ambientes afectados por el anillamiento fue alta. Sin embargo, estos hábitats presentaron una riqueza y abundancia similar a los sitios poco perturbados; e incluso, mostraron ser tan diversos como aquellas áreas del bosque no alteradas desde 1962.

Tamaño de muestra para el estudio de la riqueza

6. El tamaño de muestra de 0.1 ha fue adecuado para representar la riqueza y composición florística del bosque la Tirimbina. La riqueza medida en esta área, mostró ser independiente de las diferencias taxonómicas encontradas entre réplicas.

Estudio temporal de la riqueza, composición y diversidad

7. El bosque no perturbado desde 1962 mostró un mayor equilibrio en cuanto a las especies e individuos ≥ 2.5 cm de dap aparecidas y desaparecidas durante el periodo de tres años. El bosque manejado en cambio, se mostró más dinámico, con un aumento marcado en la regeneración de individuos.

8. Los hábitats claro y orilla de camino mostraron ser sitios más favorables para la regeneración de individuos.

9. A pesar del incremento en la regeneración de individuos en el bosque manejado, la intervención de 1991 no ha afectado hasta el momento su riqueza y diversidad, la cual sigue presentando niveles parecidos al bosque explotado

Especies indicadoras

10. Las especies *Cyathea multiflora*, *Heliconia latispatha* *Croton smithianus*, *Psychotria elata*, *Psychotria luxurians*, *Cecropia insignis*, y *Cecropia obtusifolia* se regeneraron abundantemente en sitios perturbados, mientras que *Licaria sarapiquensis*, *Dystovomita paniculata* y *Welfia georgii* mostraron una marcada preferencia por sitios del bosque no intervenidos.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, M.C. 1964. Estudios of the woodland lighth climate. I. The photographic computation of lighth condition. *Journal of Ecology*, 52:27-41.
- BARTON, A.M.; FETCHER, N.; REDHEAD, S. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a neotropical forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 437-439.
- BLACK, G.A.; DOBZHANSKY, T.H.; PAVAN, C. 1950. Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forest. *Botanical Gazette*, 111, 413-425.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1950. Sociología vegetal; estudio de las comunidades vegetales. Trad. del inglés por Antonio Dijilis y Marta Grassi. Buenos Aires (Arg.), 444p.
- BROKAW, N.V. 1985. Treefalls, regrowth, and community structural in tropical forest. IN: PICKETT, S.; WHITE, P. (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press (E:U), pp. 53-69.
- BRUIJNZEEL, L.A. 1990. Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. UNESCO/Netherlands IHP Committee/IIC/IAHS/VUA. Amsterdam. The Netherlands, 224p.
- BUDOWSKI, G. 1963. Forest sucesion in tropical lowlands. *Turrialba*, 13: 42-44
- CAUSTON, D.R. 1988. An introduction to vegetation analysis: principles, practice and interpretation. Department of Botany and Microbiology. University College of Wales. London, 342 p.
- CHADZON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey palms. *Advances in Ecological Research*, 18, 1-63.
- CHAZDON, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology*, 74, 995-1012
- CHAZDON, R.L. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes*, 30(3): 92-99.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en un bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35:41-54.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3):315-344.
- COLLINS, B.S.; DUNNE, K.P.; PICKETT, S.T. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. IN: PICKETT, S.T.; WHITE, P.S. (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press (E.U.), pp. 217-234.

- CONNOVER, W.J.; IMAN, R.L. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and non parametric statistics. *The American Statistician* (E.U.), 35(3): 315-344.
- CROAT, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island. *Biotrópica* 7, 270-277.
- DAVIS, T.A.; RICHARDS, P.W. 1934. The vegetation of Moraballi Creek, Bristh Guinea Part II. *Journal Ecology*, 22:106-155.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotrópica* 12: 47-55.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews Ecol. Syst.*, 18: 431-451.
- EVANS, G.C. 1956. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodland, with particular reference to sunflecks. *Journal of Ecology*, 44:391-428.
- FINEGAN, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, mimeografiado.
- FINEGAN, B. 1993. Condiciones y recursos y su distribución en el tiempo. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, 20 p.
- FINEGAN, B. 1993. La composición florística de bosques naturales primarios no-perturbados. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Apuntes de clase, 56 p.
- FINEGAN, B.; GUILLEN, L.; QUIROS, D. 1993. Guía de las acciones en el área demostrativa de la finca Tirimbina, cantón de Sarapiquí, Costa Rica. CATIE, Programa de Producción y Desarrollo Agropecuario Sostenido, Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, Turrialba, Costa Rica, 22p.
- FINEGAN, B.; SABOGAL, C., 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasquí* No. 17:3-24.
- FOSTER, R.B. 1990. The floristic composition of the Río Manú floodplain forest. IN: GENTRY, A.H. (ed). *Four neotropical forest*. New Haven, E.U., Yale University Press, pp. 99-111.
- FOSTER, R.B.; BROKAW, N.V. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. IN: LEIGH, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.M. (eds.). *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C. pp. 67-81.
- FOSTER, R.B.; HUBBELL, S.P. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island forest. IN: GENTRY, A.H. (ed). *Four neotropical forest*. New Haven, E.U., Yale University Press, pp. 85-98.
- GENTRY, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Ecology*, 15, 1-84.

- GENTRY, A.H. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó Region plant communities. *Caldasia*, 15(71-75): 71-91.
- GENTRY, A.H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forest. *Proc. Naturalist. Acad. Sci.* 85, 156-159.
- GENTRY, A.H.; DODSON, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2): 149-156.
- GOODALL, D.W. 1954. Objective methods for the clasification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany*, 2:304-324.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press. Series: Studies in Ecology. V. 9, 35p. 193-194.
- HAMMEL, B. 1990. The distribution of diversity among families, genera and habitat types in the La Selva forest. IN: GENTRY, A.H. (ed). Four neotropical forest. New Haven, E.U., Yale University Press, pp. 75-84.
- HENDRISON, J. 1990. Damage-controlled logging in managed tropical tropical rain forest in Suriname. Agricultural University Wageningen, The Netherlands, 204 p.
- HIN NIN, L. 1978. Long-term effects of logging in peninsular Malasia. In: Symposium on the logging in Southeast Asia. Biotrop Special Publication No. 3, June 24-25, 1975. Darmaga, Bogor, Indonesia, pp 43-56.
- HUDSON, J.P. 1967. Control del medio ambiente de la planta. Omega, Barcelona (Esp.) pp 37-58.
- JONKERS, W.B. 1987. Vegetation structure logging damage and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Agricultural University Wageningen, The Netherlands, 172 p.
- KAMARUZAMAN, J ; MAJID, N M 1992. An analysis of soil disturbance from logging operation in a hill forest of Peninsular Malasya. *Forestry Ecology and Management*, 47, 323-333
- KARTAWINATA, K. 1978. Biological changes after logging in lowland ipiterocarp forest. In Symposium on the long-term effects of logging in Southeast Asia. Biotrop Special Publication No 3, June 24-25, 1975, Darmaga, Bogor, Indonesia, pp 27-34
- KNIGHT, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecological monographs*, 45:259-284.
- KOPPELMAN, R.J. 1990. Damage caused by selective logging in a neotropical rain forest, Tesis Mag. Sc. Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- LAMPRECH, H. 1964. Ensayo sobre la estructura florística de la parte suroriental del bosque universitario "El Caimital". *Revista Forestal Venezolana*, 7(10): 77-119.

- LAMPRECH, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Trad. por Antonio Carrillo. (GTZ), 335 p.
- LANGENDOEN, F.; GENTRY, A. 1991. The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Chocó Region, Western Colombia. *Biotropica* 23(1):2-11
- LEE, R. 1978. Forest microclimatology. Columbia University Press, New York.
- LEIGH, E.G. 1982. Introduction: why are there so many kinds of tropical trees. IN: LEIGHT, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.M. (eds.) The ecology of a tropical forest. Amithsonian Inst. Press, Washington, D.C. pp. 63-66
- LUDWIG, J.A.; REYNOLDS, J.F. 1988. Statistical ecology: A primer on methods and computing. Willey and Sons, New York (E.U.), 339p.
- MANTA, M.I. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la vertiente atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. p. 27.
- MARMILLOD, D. 1982. Metodología y resultados de investigaciones sobre la composición y estructura de un bosque de terraza de la Amazonía Peruana. Thesis Ph. D. Gottingen, Georg-August-Universitat, 173 p.
- MATTEUCCI, S.D.; COLMA, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía O.E.A., Serie biológica no. 23, 163p
- MEIR, P.; FINEGAN, B.; ZAMORA, N. s.f. Forest composition and plant species richness under different logging regimes in a Costa Rican Tropical lowland rain forest. CATIE, en prensa.
- MIRANDA, E. M. de. 1993. Efectos de aprovechamiento de un bosque húmedo tropical sobre el microambiente y su influencia en la regeneración de sitios perturbados. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE, 163 p.
- MOEHRING, D.M.; RAWLS, I.W. 1970. Detrimental effects of wet weather logging. *Journal of Forestry*, 68, 166-167
- NOGGLE, R.G.; FRITZ, G.J. 1976. Introductory plant physiology. New Jersey, Prentice Hall International. 688 p.
- NUÑEZ, J.; UGALDE, M. 1987. Estudio de reconocimiento de suelos en la región Huetar Norte, San José, Costa Rica, 162p
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forest in tree species richness. *Tropical Ecology*, 23(2): 255-279
- PIRES, J.M.; DOBZHANSKY, TH.; BLACK, G.A. 1953. An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community. *Botanical Gazette*, 114, 467-477.
- PIRES-O BRIENS, M.J. 1993. Local distribution and ecology of "palha preta" -a pioneer and invasive palm in Jari, lower Amazon. *Principes*, 37(4): 212-215.

- PLATT, W.J.; STRONG, D.R. (eds). 1989. Special feature: treefall gaps and forest dynamics. *Ecology*, 70:535-576.
- POELS, R.L.H. 1987. Soils, water and nutrients in a forest ecosystem in Suriname. Agricultural University Wageningen, The Netherlands, pp 151-156.
- POORE, D.; SAYER, J. 1987. The management of tropical moist forest lands: ecological guidelines. International Unions for Conservation of nature and natural resources (IUCN), Cambridge.
- PUTZ, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65:1713-1724.
- QUEVEDO, L. 1986. Evaluación del efecto de la tala selectiva sobre la renovación de un bosque húmedo subtropical en Santa Cruz, Bolivia. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE, 221p.
- QUIROS, D.; FINEGAN, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE, Serie Técnica. Informe Técnico no. 225. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales, no. 9, 25p.
- RICH, P.M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Department of Biological Sciences, Stanford University. LA-11733-M Manual.
- ROLLET, B. 1971. L'architecture des fores denses humides sempervirentes de plaine. Nogent sur Marne, France, Centre Technique Forestier tropical, 298 p.
- SCHULTZ, J.P. 1967. La generación natural de la selva mesofítica tropical de Surinam después de su aprovechamiento. Boletín IFLA No. 23 (Venezuela), pp 3-28.
- SITOE, A.A. 1992. Crecimiento diamétrico de especies maderables en un bosque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de intervención. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- SMITH, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista biológica Tropical* 35:111-118.
- SOERIANEGARA, I. 1978. Assessment of logging effects with special reference to the tropical rain forest in Indonesia. In Symposium on the long-term effects of logging in Southeast Asia. Biotrop Special Publication No. 3, June 24-25, 1975, Darmaga, Bogor, Indonesia, pp 61-64.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, Flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- SUTANTO, F.X.; WINRAKUSUMAH, R.; PERMONO, R. 1978. Regeneration and tree growth in some logged-over dipterocarp forest in East Kalimantan. In Symposium on the long-term effects of logging in Southeast Asia. Biotrop Special Publication No. 3, June 24-25, 1975, Darmaga, Bogor, Indonesia, pp 117-118.
- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Oxford Forestry Institute, Inglaterra, 16 p.

- UHL, C.; MURPHY, P.G. 1981. Composition, structure and regeneration of a Tierra Firme Forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Tropical Ecology*, 22(2): 219-237.
- VANDERMEER, J.; ZAMORA, N.; YIH, K.; BOUCHER, D. 1990. Regeneración inicial de una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua, después del huracán Juana. *Revista de Biología Tropical*, 38(2B): 347-359.
- VAZQUES-YANES, C.; SMITH, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytol.* 92:477-485
- VERDOORN, F.R. 1938. *Manual de pteridología*. The Hague, Martinus Nijhoff, Netherlands, 640 p.
- WHITMORE, T.C. 1975. *Tropical rainforest of the far east*. Oxford University Press, Clarendon, London and New York.
- WHITMORE, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. IN: Tomlinson, P.B.; Zimmermann, M.H. (ed.). *Tropical trees and living systems*. Cambridge University Press, London and New York, pp. 639-655
- WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D.; SWAINE, M.D.; KENNEDY, D; GOODWIN-BAILEY, C.I.; GONG, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gaps size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 9:131-151.

ANEXOS

Lista de especies identificadas en el bosque La Tirimbina

Especie/Familia/Autoridad/Madurez¹/identificada por²

| | | | | |
|--------------------------------------|--------|-------------------------|---|-------|
| <i>Abuta panamensis</i> | MENISP | (Standl.) Krukoff | 1 | N. Z. |
| <i>Acacia tenuifolia</i> | MIMOSO | (L.) Willd. | 1 | N. Z. |
| <i>Aegiphila</i> sp. 01 | VERBEN | Jacq. | 1 | N. Z. |
| <i>Alchornea latifolia</i> | EUPHOR | Sw. | 3 | N. Z. |
| <i>Allomarkgrafia plumeriaeflora</i> | APOCYN | Woodson | 1 | N. Z. |
| <i>Ampelocera hottlei</i> | ULMACE | Standl. | 4 | N. Z. |
| <i>Andira inermis</i> | PAPILI | (W. Wright) HBK. | 4 | N. Z. |
| <i>Anemopaegma orbiculatum</i> | BIGNON | (Jacq.) DC. | 1 | N. Z. |
| <i>Annona amazonica</i> | ANNONA | | 5 | N. Z. |
| <i>Annona montana</i> | ANNONA | Macq. | 3 | N. Z. |
| <i>Anomospermum reticulatum</i> | MENISP | (Martius) Eichler | 1 | N. Z. |
| <i>Apeiba membranacea</i> | TILIAC | Spruce ex Benth | 5 | M. A. |
| <i>Ardisia</i> sp. 01 | MYRSIN | Sw. | 9 | N. Z. |
| <i>Ardisia palmana</i> | MYRSIN | Donn. Smith | 3 | M. A. |
| <i>Aristolochia sprucei</i> | ARISTO | | 1 | N. Z. |
| <i>Arrabidaea</i> sp. 01 | BIGNON | DC. | 1 | N. Z. |
| <i>Arrabidaea chica</i> | BIGNON | (Hum. & Bonpl.) Verlot | 1 | N. Z. |
| <i>Aspidosperma cruentum</i> | APOCYN | Woodson | 5 | N. Z. |
| <i>Asplundia</i> cf. <i>uncinata</i> | CYCLAN | Harling | 2 | N. Z. |
| <i>Asterogyne martiana</i> | ARECAC | Wendl. ex Burret | 2 | N. Z. |
| <i>Astrocaryum confertum</i> | ARECAC | Wendl. ex Burret | 3 | N. Z. |
| <i>Bactris caudata</i> | ARECAC | | 2 | N. Z. |
| <i>Bauhinia guianensis</i> | CAESAL | Aublet | 1 | M. A. |
| <i>Beilschmiedia pendula</i> | LAURAC | | 4 | N. Z. |
| <i>Bignoniacea</i> sp. 01 | BIGNON | | 1 | N. Z. |
| <i>Bignoniacea</i> sp. 02 | BIGNON | | 1 | N. Z. |
| <i>Borojoa panamensis</i> | RUBIAC | Dwyer | 3 | N. Z. |
| <i>Brosimum guianensis</i> | MORACE | (Aubl.) Huber | 3 | M. A. |
| <i>Brosimum lactescens</i> | MORACE | R. & P. | 5 | N. Z. |
| <i>Byrsonima crispera</i> | MALPHI | Adr. Juss. | 4 | M. A. |
| <i>Callichlamys latifolia</i> | BIGNON | (Rich.) Schumann | 1 | N. Z. |
| <i>Calophyllum brasiliense</i> | GUTTIF | Standl. | 5 | M. A. |
| <i>Capparis pittieri</i> | CAPPAR | Standl. | 2 | N. Z. |
| <i>Carapa guianensis</i> | MELIAC | Aublet | 5 | M. A. |
| <i>Carica mexicana</i> | CARICA | (A. DC.) L. D. Williams | 2 | M. A. |
| <i>Carpotroche platyptera</i> | FLACOU | Pittier | 2 | N. Z. |
| <i>Casearia arborea</i> | FLACOU | (Rich.) Urban | 3 | M. A. |
| <i>Casearia commersoniana</i> | FLACOU | Cambess. | 3 | M. A. |
| <i>Cecropia insignis</i> | CECROP | Liebm. | 3 | M. A. |
| <i>Cecropia obtusifolia</i> | CECROP | Bertol. | 3 | M. A. |
| <i>Ceiba pentandra</i> | BOMBAC | (L.) Gaertn. | 5 | M. A. |
| <i>Cespedesia macrophylla</i> | OCHNAC | Seemann | 5 | N. Z. |
| <i>Cestrum racemosum</i> | SOLANA | R. & P. | 2 | M. A. |
| <i>Chrysophyllum colombianum</i> | SAPOTA | (Aubrev.) Pennington | 4 | N. Z. |
| <i>Chrysophyllum venezuelanense</i> | SAPOTA | (Pierre) Pennington | 3 | N. Z. |
| <i>Colubrina ovalifolia</i> | RHAMMA | | 3 | M. A. |
| <i>Colubrina spinosa</i> | RHAMNA | J. D. Smith | 2 | N. Z. |
| <i>Compsonera sprucei</i> | MYRIST | (A. DC.) Warb. | 3 | N. Z. |
| <i>Conceveiba pleiostemona</i> | EUPHOR | J. D. Smith | 4 | M. A. |
| <i>Connarus</i> sp. 01 | CONNAR | | 1 | N. Z. |
| <i>Connarus costaricensis</i> | CONNAR | | 1 | N. Z. |
| <i>Conostegia bracteata</i> | MELAST | Triana | 2 | G. U. |
| <i>Conostegia micrantha</i> | MELAST | Standl. | 3 | G. U. |
| <i>Conostegia montana</i> | MELAST | (Sw.) DC. | 3 | G. U. |
| <i>Conostegia xalapensis</i> | MELAST | (Bonpl.) D. Don | 3 | M. A. |
| <i>Cordia bicolor</i> | BORAGI | DC. | 3 | M. A. |

| | | | | |
|-------------------------------------|--------|-------------------------|---|------|
| <i>Cordia dwyeri</i> | BORAGI | Nowicke | 3 | M.A. |
| <i>Cordia lucidula</i> | BORAGI | I.M. Johnston | 3 | N.Z. |
| <i>Couepia polyandra</i> | CHRYSO | (Kunth.) Rose | 4 | N.Z. |
| <i>Coussarea hondensis</i> | RUBIAC | (Standl.) C. Taylor | 2 | M.A. |
| <i>Croton schiedeanus</i> | EUPHOR | Schldl. | 2 | N.Z. |
| <i>Croton smithianus</i> | EUPHOR | Croizat | 3 | N.Z. |
| <i>Cupania glabra</i> | SAPIND | Sw. | 3 | M.A. |
| <i>Cyathea multiflora</i> | CYATHE | Smith | 2 | M.A. |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | ARALIA | (L.) Decne & Planchon | 3 | M.A. |
| <i>Dichapetalum sp. 01</i> | DICHAP | DuPetit-Thouars | 1 | N.Z. |
| <i>Dichapetalum donnell-smithii</i> | DICHAP | Engl. v. donnellsmithii | 3 | M.A. |
| <i>Dicranostyles ampla</i> | CONVOL | Ducke | 1 | N.Z. |
| <i>Dolichocarpus multiflorus</i> | DILLEN | | 1 | N.Z. |
| <i>Dussia macrophyllata</i> | PAPILI | (D.Sm.) Harms | 5 | M.A. |
| <i>Dystovomita paniculata</i> | GUTTIF | (J.D. Smith) Hammel | 3 | N.Z. |
| <i>Erythroxyllum macrophyllum</i> | ERYTHR | Cav. | 3 | N.Z. |
| <i>Eugenia sp. 01</i> | MYRTAC | L. | 3 | N.Z. |
| <i>Eugenia sp. 02</i> | MYRTAC | L. | 3 | N.Z. |
| <i>Eugenia glandulosa-punctata</i> | MYRTAC | L. | 3 | N.Z. |
| <i>Eugenia sp</i> | MYRTAC | L. | 3 | N.Z. |
| <i>Faramaea occidentalis</i> | RUBIAC | (L.) A. Rich | 2 | M.A. |
| <i>Ferdinandusa panamensis</i> | RUBIAC | Standl. & L. Wms. | 3 | M.A. |
| <i>Forsteronia myriantha</i> | APOCYN | | 1 | N.Z. |
| <i>Garcinia intermedia</i> | GUTTIF | | 3 | M.A. |
| <i>Genipa americana</i> | RUBIAC | L. | 4 | N.Z. |
| <i>Geonoma congesta</i> | ARECAC | Wendl. ex Spruce | 2 | M.A. |
| <i>Geonoma deversa</i> | ARECAC | (Poit.) Kunth | 2 | N.Z. |
| <i>Geonoma interrupta</i> | ARECAC | (R. & P.) Martius | 2 | N.Z. |
| <i>Geonoma longevaginata</i> | ARECAC | Wendl. ex Spruce | 2 | N.Z. |
| <i>Guarea bullata</i> | MELIAC | Radlk. | 3 | M.A. |
| <i>Guarea glabra</i> | MELIAC | Vahl. | 3 | M.A. |
| <i>Guarea kunthiana</i> | MELIAC | Adr. Juss. | 3 | N.Z. |
| <i>Guarea rhopalocarpa</i> | MELIAC | Radlk. | 3 | N.Z. |
| <i>Guatteria aeruginosa</i> | ANNONA | Standl. | 3 | N.Z. |
| <i>Guatteria recurvisepala</i> | ANNONA | R.E. Fries | 3 | N.Z. |
| <i>Hampea appendiculata</i> | BOMBAC | (J.D. Smith) Standl. | 3 | M.A. |
| <i>Hedyosmum scaberrimum</i> | CHLORA | Standl. | 2 | M.A. |
| <i>Heisteria scandens</i> | OLACAC | Ducke | 1 | N.Z. |
| <i>Heliconia latispatha</i> | MUSACE | Benth. | 2 | M.A. |
| <i>Henriettella tuberculosa</i> | MELAST | (J. Smith) L. Williams | 3 | G.U. |
| <i>Hernandia didymanthera</i> | HERNAN | Donn. Smith | 4 | M.A. |
| <i>Hieronyma oblonga</i> | EUPHOR | (Tul.) Muell. Arg. | 3 | N.Z. |
| <i>Hippotis albiflora</i> | RUBIAC | Karsten | 2 | N.Z. |
| <i>Hirtella americana</i> | CHRYSO | | 3 | M.A. |
| <i>Hirtella lemsi</i> | CHRYSO | L.D. Williams & Prance | 3 | N.Z. |
| <i>Hirtella triandra</i> | CHRYSO | Sw. ssp. triandra | 4 | M.A. |
| <i>Humiriastrum diguense</i> | HUMIRI | | 5 | M.A. |
| <i>Inga acuminata</i> | MIMOSO | Benth. | 3 | N.Z. |
| <i>Inga alba</i> | MIMOSO | | 5 | N.Z. |
| <i>Inga cocleensis</i> | MIMOSO | Pittier | 3 | N.Z. |
| <i>Inga liocalycina</i> | MIMOSO | | 5 | N.Z. |
| <i>Inga pezizifera</i> | MIMOSO | Benth. | 4 | N.Z. |
| <i>Inga sertulifera</i> | MIMOSO | | 3 | N.Z. |
| <i>Inga sp</i> | MIMOSO | P. Mill. | 3 | N.Z. |
| <i>Inga thibaudiana</i> | MIMOSO | DC. | 3 | N.Z. |
| <i>Inga umbellifera</i> | MIMOSO | (Vahl) Steudel | 3 | N.Z. |
| <i>Iriarteia gigantea</i> | ARECAC | Wendl. ex Burret | 4 | M.A. |
| <i>Jacaratia costaricensis</i> | CARICA | I.M. Johnston | 3 | M.A. |
| <i>Lacistema aggregatum</i> | LACIST | (Berg.) Rusby | 3 | N.Z. |
| <i>Lacmellea sp. 01</i> | APOCYN | Karsten | 3 | N.Z. |
| <i>Lacunaria panamensis</i> | QUIINA | Standl. | 3 | M.A. |

| | | | | |
|----------------------------------|--------|-------------------------|---|-------|
| <i>Laetia procera</i> | FLACOU | (Poeppig) Eichler | 5 | M. A. |
| <i>Lecythis ampla</i> | LECYTH | Miers | 5 | M. A. |
| <i>Leretia cordata</i> | ICACIN | | 1 | N. Z. |
| <i>Licaria misantlae</i> | LAURAC | | 3 | N. Z. |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | LAURAC | Hammel | 3 | M. A. |
| <i>Lonchocarpus oliganthus</i> | FABACE | F. J. Hermann | 3 | N. Z. |
| <i>Loreya mespiloides</i> | MELAST | (Miguel) | 2 | G. U. |
| <i>Lozania pittieri</i> | LACIST | (S. F. Blake) L. B. Sm. | 3 | N. Z. |
| <i>Lundia puberula</i> | BIGNON | | 1 | N. Z. |
| <i>Machaerium kegelii</i> | FABACE | | 1 | N. Z. |
| <i>Machaerium seemannii</i> | FABACE | Benth. | 1 | N. Z. |
| <i>Macrolobium costaricense</i> | CAESAL | W. Burger | 3 | N. Z. |
| <i>Maquira costaricana</i> | MORACE | (Standl.) C. C. Berg | 3 | M. A. |
| <i>Maranthes panamensis</i> | CHRYSO | (Standl.) Prance | 5 | M. A. |
| <i>Marcgravia sp. 01</i> | MARCGR | L. | 1 | N. Z. |
| <i>Maripa nicaraguensis</i> | CONVOL | Hemsley | 1 | N. Z. |
| <i>Marila pluricostata</i> | GUTTIF | Standl. & L. Williams | 3 | M. A. |
| <i>Meliosma sp. 01</i> | SABIAC | Blume | 3 | N. Z. |
| <i>Meliosma donnell-smithii</i> | SABIAC | Urban | 3 | N. Z. |
| <i>Miconia sp. 01</i> | MELAST | R. & P. | 3 | G. U. |
| <i>Miconia sp. 02</i> | MELAST | R. & P. | 3 | G. U. |
| <i>Miconia sp. 03</i> | MELAST | R. & P. | 3 | G. U. |
| <i>Miconia sp. 04</i> | MELAST | R. & P. | 3 | G. U. |
| <i>Miconia sp. 05</i> | MELAST | R. & P. | 3 | G. U. |
| <i>Miconia affinis</i> | MELAST | DC. | 3 | M. A. |
| <i>Miconia dorsiloba</i> | MELAST | Gleason | 3 | G. U. |
| <i>Miconia elata</i> | MELAST | (Sw.) DC. | 3 | M. A. |
| <i>Miconia ligulata</i> | MELAST | Almeda | 2 | G. U. |
| <i>Miconia multispicata</i> | MELAST | Naudin | 3 | G. U. |
| <i>Miconia simplex</i> | MELAST | Triana | 2 | G. U. |
| <i>Miconia sp</i> | MELAST | R. & P. | 3 | N. Z. |
| <i>Mikania sp. 01</i> | COMPOS | Willd. | 1 | N. Z. |
| <i>Mimosa watsonii</i> | MIMOSO | | 1 | N. Z. |
| <i>Minuartia guianensis</i> | GLACAC | Aublet | 5 | M. A. |
| <i>Mollinedia costaricensis</i> | MONIMI | Donn. Smith | 2 | M. A. |
| <i>Mollinedia pinchotiana</i> | MONIMI | Perkins | 2 | M. A. |
| <i>Mouriri gleasoniana</i> | MELAST | Standl. | 4 | N. Z. |
| <i>Moutabea longifolia</i> | POLYGA | | 1 | N. Z. |
| <i>Myrcia cf. leptoclada</i> | MYRTAC | | 3 | N. Z. |
| <i>Naucleopsis naga</i> | MORACE | Pittier | 3 | M. A. |
| <i>Nectandra sp. 01</i> | LAURAC | Rolander ex Rottb. | 4 | M. A. |
| <i>Nectandra globosa</i> | LAURAC | Aublet (Mez) | 4 | N. Z. |
| <i>Nectandra membranacea</i> | LAURAC | (Sw.) Griseb. | 4 | N. Z. |
| <i>Neea amplifolia</i> | NYCTAG | J. D. Smith | 2 | M. A. |
| <i>Ochroma lagopus</i> | BOMBAC | Swartz | 3 | M. A. |
| <i>Ocotea atirrensensis</i> | LAURAC | Mez & J. Sm. ex Mez | 3 | N. Z. |
| <i>Ocotea babosa</i> | LAURAC | C. K. Allen | 4 | N. Z. |
| <i>Ocotea dendrodaphne</i> | LAURAC | Mez | 2 | N. Z. |
| <i>Ocotea cf. floribunda</i> | LAURAC | (Sw.) Mez | 4 | N. Z. |
| <i>Ocotea ira</i> | LAURAC | Mez & Pittier ex Mez | 4 | N. Z. |
| <i>Ocotea leucoxydon</i> | LAURAC | (Sw.) Lanessan | 4 | N. Z. |
| <i>Ocotea meziana</i> | LAURAC | C. K. Allen | 3 | N. Z. |
| <i>Ocotea mollifolia</i> | LAURAC | Mez & Pittier ex Mez | 5 | N. Z. |
| <i>Ocotea nicaraguensis</i> | LAURAC | Mez | 3 | N. Z. |
| <i>Ocotea sp</i> | LAURAC | Aublet | 9 | N. Z. |
| <i>Ormosia velutina</i> | PAPILI | Rudd | 4 | N. Z. |
| <i>Ossaea brenesii</i> | MELAST | Standl. | 2 | G. U. |
| <i>Ossaea macrophylla</i> | MELAST | (Benth.) | 2 | G. U. |
| <i>Otoba novogranatensis</i> | MYRIST | Moldenke | 5 | N. Z. |
| <i>Paullinia cf. grandifolia</i> | SAPIND | Benth. ex Radlk. | 1 | N. Z. |
| <i>Paullinia granatensis</i> | SAPIND | L. | 1 | N. Z. |

| | | | | |
|------------------------------------|--------|------------------------|---|------|
| <i>Paullinia cf. pinnata</i> | SAPIND | L. | 1 | N.Z. |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | MIMOSO | (Willd.) Kuntze | 5 | M.A. |
| <i>Perebea angustifolia</i> | MORACE | (Poeppig & Endl.) | 2 | N.Z. |
| <i>Philodendron aromaticum</i> | ARACEA | Croat & Grayum ined. | 2 | N.Z. |
| <i>Philodendron radiatum</i> | ARACEA | Schott | 2 | N.Z. |
| <i>Philodendron rothschuhianum</i> | ARACEA | (Engler) Croat & Gray. | 2 | N.Z. |
| <i>Pinzona coriacea</i> | DILLEN | Martius & Zucc. | 1 | N.Z. |
| <i>Piper auritum</i> | PIPERA | Kunth. | 2 | M.A. |
| <i>Piper cenocladum</i> | PIPERA | C. DC. | 2 | N.Z. |
| <i>Piper colubrinum</i> | PIPERA | | 2 | M.A. |
| <i>Piper multiplinervium</i> | PIPERA | C. DC. | 2 | N.Z. |
| <i>Piper obliquum</i> | PIPERA | | 2 | N.Z. |
| <i>Piper tenuimucronatum</i> | PIPERA | | 2 | N.Z. |
| <i>Piptocarpha poeppigiana</i> | VERNON | | 1 | N.Z. |
| <i>Pithecellobium elegans</i> | MIMOSO | | 5 | M.A. |
| <i>Posoqueria coriacea</i> | RUBIAC | | 3 | N.Z. |
| <i>Posoqueria latifolia</i> | RUBIAC | (Rudge) Roemer & Schu. | 3 | N.Z. |
| <i>Pourouma aspera</i> | MORACE | Trecul | 5 | M.A. |
| <i>Pourouma minor</i> | MORACE | Benoist | 4 | M.A. |
| <i>Pouteria sp. 01</i> | SAPOTA | Aublet | 9 | N.Z. |
| <i>Pouteria sp. 02</i> | SAPOTA | Aublet | 9 | N.Z. |
| <i>Pouteria calistophylla</i> | SAPOTA | (Standl.) Baehni | 4 | N.Z. |
| <i>Pouteria durlandii</i> | SAPOTA | (Standl.) Baehni | 4 | N.Z. |
| <i>Pouteria reticulata</i> | SAPOTA | (Engler) Eyma | 5 | N.Z. |
| <i>Pouteria sp</i> | SAPOTA | Aublet | 4 | N.Z. |
| <i>Pouteria torta</i> | SAPOTA | (Martius) Radlk. spp. | 4 | N.Z. |
| <i>Prestoea decurrens</i> | ARECAC | (Wendl.) H.E. Moore | 4 | M.A. |
| <i>Protium costaricense</i> | BURSER | (Rose) Engler | 3 | M.A. |
| <i>Protium panamense</i> | BURSER | (Rose) I.M. Johnston | 3 | M.A. |
| <i>Protium pittieri</i> | BURSER | (Rose) Engler | 3 | M.A. |
| <i>Protium schippii</i> | BURSER | | 3 | N.Z. |
| <i>Protium sp</i> | BURSER | Burm. f. | 3 | N.Z. |
| <i>Pseudolmedia oxyphilaria</i> | MORACE | | 3 | M.A. |
| <i>Pseudolmedia spuria</i> | MORACE | (Sw.) Griseb. | 4 | N.Z. |
| <i>Psychotria elata</i> | RUBIAC | (Sw.) Hammel | 2 | M.A. |
| <i>Psychotria luxurians</i> | RUBIAC | Rusby | 2 | N.Z. |
| <i>Psychotria panamensis</i> | RUBIAC | Standl. | 2 | N.Z. |
| <i>Pterocarpus sp. 01</i> | PAPILI | L. | 5 | M.A. |
| <i>Pterocarpus hayesii</i> | PAPILI | Hemsley | 5 | M.A. |
| <i>Qualea paraense</i> | VOCHYS | Ducke | 5 | M.A. |
| <i>Quararibea bracteolosa</i> | BOMBAC | (Ducke) Cuatr. | 3 | M.A. |
| <i>Quiina sp. 01</i> | QUIINA | Aublet | 3 | N.Z. |
| <i>Raritebe palicoureoides</i> | RUBIAC | | 2 | N.Z. |
| <i>Rinorea sp. 01</i> | VIOLAC | Aublet | 2 | M.A. |
| <i>Rollinia microsepala</i> | ANNONA | Standl. | 5 | M.A. |
| <i>Rourea cf. glabra</i> | CONNAR | HBK. | 1 | N.Z. |
| <i>Sacoglottis trichogyna</i> | HUMIRI | Cuatr. | 5 | N.Z. |
| <i>Sapindacea sp. 01</i> | SAPIND | | 1 | N.Z. |
| <i>Sapindacea sp. 02</i> | SAPIND | | 1 | N.Z. |
| <i>Saurauia sp. 01</i> | ACTINI | Willd. | 3 | N.Z. |
| <i>Schlegelia sp. 01</i> | B. NON | Miq. | 1 | N.Z. |
| <i>Serjania sp. 01</i> | SAPIND | P. Mill. | 1 | N.Z. |
| <i>Serjania sp. 02</i> | SAPIND | P. Mill. | 1 | N.Z. |
| <i>Serjania sp. 03</i> | SAPIND | P. Mill. | 1 | N.Z. |
| <i>Simarouba amara</i> | SIMARO | Aublet | 5 | M.A. |
| <i>Simira maxonii</i> | RUBIAC | (Standl.) Steyerm. | 3 | M.A. |
| <i>Siparuna guianensis</i> | MONIMI | Aublet | 3 | N.Z. |
| <i>Siparuna pauciflora</i> | MONIMI | (Beurl.) A. DC. | 2 | M.A. |
| <i>Siparuna sp. 01</i> | MONIMI | Aublet | 2 | N.Z. |
| <i>Siparuna tonduziana</i> | MONIMI | Perkins | 2 | N.Z. |
| <i>Sloanea geniculata</i> | ELAEOC | D. Sm. ined. | 4 | N.Z. |

| | | | | |
|---|--------|-----------------------|---|------|
| <i>Socratea durissima</i> | ARECAC | Oersted (Wendl.) | 4 | M.A. |
| <i>Solanum rovirosanum</i> | SOLANA | J.D. Sm. | 2 | N.Z. |
| <i>Solanum schlechtendalianum</i> | SOLANA | Walp. | 2 | N.Z. |
| <i>Solanum siparunoides</i> | SOLANA | Ewan | 1 | N.Z. |
| <i>Spachea correae</i> | MALPHI | Cuatr. & Croat | 5 | N.Z. |
| <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> | APOCYN | (Rose) Woodson | 3 | M.A. |
| <i>Sterculia recordiana</i> | STERCU | Pittier | 5 | M.A. |
| <i>Swartzia cubensis</i> | CAESAL | | 5 | N.Z. |
| <i>Swartzia simplex</i> | CAESAL | (Swartz) Spreng. | 2 | M.A. |
| <i>Symplocos sp. 01</i> | SYMPLO | Jacq. | 3 | N.Z. |
| <i>Symphonia globulifera</i> | GUTTIF | L.f. | 5 | N.Z. |
| <i>cf. Synechanthus warscewiczianus</i> | ARECAC | H.A. Wendl. | 2 | N.Z. |
| <i>Pèsquieria arborea</i> | APOCYN | | 3 | N.Z. |
| <i>Tapirira myriantha</i> | ANACAR | | 5 | N.Z. |
| <i>Terminalia amazonia</i> | COMBRE | (J.F. Gmel.) Exell | 5 | N.Z. |
| <i>Terminalia bucidoides</i> | COMBRE | Standl. & L. Wms. | 5 | N.Z. |
| <i>Tetragastris panamensis</i> | BURSER | (Engl.) Kuntze | 5 | M.A. |
| <i>Tetracera portobellensis</i> | DILLEN | Buerl. | 1 | N.Z. |
| <i>Tetragastris tomentosa</i> | BURSER | D. Porter | 4 | M.A. |
| <i>Theobroma angustifolia</i> | STERCU | Mocino & Sesse ex DC. | 3 | M.A. |
| <i>Tococa platyphylla</i> | MELAST | (Benth.) | 2 | G.U. |
| <i>Tovomitopsis glauca</i> | GUTTIF | Oersted ex Planchon | 3 | N.Z. |
| <i>Tovomitopsis nicaraguensis</i> | GUTTIF | Oersted ex Planchon | 3 | N.Z. |
| <i>Tovomitopsis silvicola</i> | GUTTIF | Hammel | 3 | N.Z. |
| <i>Trophis involucrata</i> | MORACE | W. Burger | 3 | N.Z. |
| <i>Virola koschnyi</i> | MYRIST | Warb. | 5 | M.A. |
| <i>Virola sebifera</i> | MYRIST | Aublet | 5 | M.A. |
| <i>Vismia baccifera</i> | GUTTIF | (L.) Tr. & Planch. | 2 | M.A. |
| <i>Vismia bilbergiana</i> | GUTTIF | Beurl. | 3 | N.Z. |
| <i>Vismia macrophylla</i> | GUTTIF | HBK. | 3 | N.Z. |
| <i>Vochysia ferruginea</i> | VOCHYS | Martius | 5 | M.A. |
| <i>Vouarana guianensis</i> | SAPIND | Aublet | 4 | N.Z. |
| <i>Warscewiczia coccinea</i> | RUBIAC | (Vahl.) Klotzsch | 3 | M.A. |
| <i>Welfia georgii</i> | ARECAC | Wendl. ex Burret | 3 | M.A. |
| <i>Witheringia sp. 01</i> | SOLANA | L'Her. | 2 | N.Z. |
| <i>Xylopia bocatorena</i> | ANNONA | Schery | 3 | N.Z. |
| <i>Xylopia sericophylla</i> | ANNONA | Standl. & L. Williams | 4 | N.Z. |
| <i>Zanthoxylum ekmanii</i> | RUTACE | | 3 | N.Z. |

1 Altura del individuo adulto:

- 1 = Liana (indeterminada)
- 2 = Sotobosque (<= 5 m altura)
- 3 = Intermedio (5 < x <= 25 m)
- 4 = Subdosel (25 < x <= 35 m)
- 5 = Emergente (35 < x)
- 9 = Desconocida

2 Especie identificada por:

- N.Z. = Nelson Zamora, INBIO
- M.A. = Martín Artavia, Proyecto CATIE-COSUDE
- G.U. = Gina Umaña, Museo Nacional