

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y
ENSEÑANZA**

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

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y CARACTERIZACIÓN DE
HÁBITAT DE SEIS ESPECIES ARBÓREAS EN EL CORREDOR
BIOLÓGICO SAN JUAN LA SELVA, COSTA RICA**

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

Magister Scientiae

Por

Cristina Vidal Riveros

CATIE

Turrialba, Costa Rica

2004

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


MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:


Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal.


Nelson Zamora, Lic.
Miembro Comité Consejero


Sergio Velásquez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


Glenn Galloway, Ph.D.
Director Programa de Educación y
Decano de la Escuela de Posgrado


Cristina Vidal Riveros
Candidata

DEDICATORIA

A mi mejor amigo, Dios, por las infinitas maravillas naturales que puso a nuestros pies para que percibamos en ellas su DIVINA PRESENCIA.

A mi leal compañero de vida, mi querido y amado Salvador Monge Fallas, por todo el apoyo, colaboración, estímulo y comprensión que me brindó en este escalón de mi vida profesional, sin ti no lo hubiera logrado Negro!

A toda mi familia que me dio fuerzas desde lejos para continuar con mis estudios.

AGRADECIMIENTOS

Al programa de becas de la OEA- LASPAU y el Programa de Beca Préstamo del CATIE, por el apoyo financiero otorgado para completar mis estudios de maestría.

A mis profesores consejeros: Bryan Finegan, Diego Delgado, Nelson Zamora y Sergio Velásquez por sus sabias orientaciones y reflexiones en todo el proceso de este trabajo.

A las instituciones y personas que colaboraron en la sistematización de la información para la elaboración de mapas: FUNDECOR (Andrés Sanchún y Pablo), Instituto Meteorológico Nacional (Lic.Carlos Fallas), La Selva (Deborah y David Clark), MINAE Sarapiquí (Carlos Vinicio) MINAE San Carlos (Carlos Ulate), CODEFORSA (Jhonny Araya y Oscar Quirós).

Al Lic. Gustavo López, por el interés y dedicación que ha demostrado por este trabajo.

A los señores Hugo Brenes y Cristián Brenes, por sus consejos profesionales y la disponibilidad demostrada durante el análisis de los datos.

A mis hermanitas y hermanitos de la promoción CATIE 2004: Natalia Ureña, Stella Amarilla, Yyaré Parra, Noel Trejos, Leonardo Uquillas, Diego Tobar, Marcia Nuñez, Toñix, Manuel Soudre y Betty Flores, por la amistad tan especial que nació en estos dos años y los momentos que vivimos juntos, gracias chicos!!!

A Rogelio Vidal y Chichina Riveros, mis padres, por toda la comprensión y el apoyo que me brindaron desde el inicio de mi educación formal hasta ahora, a ustedes les debo quien soy y hasta donde pude llegar. Muchas gracias papás!!!

A Clarita, por acompañarme y comprenderme en este año de tantos retos para mi.

A Salvador Monge, por ser el estímulo más grande que tuve y por sus críticas constructivas en la elaboración del documento.

CONTENIDO

APROBACIÓN.....	ii
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
CONTENIDO.....	v
RESUMEN.....	viii
SUMMARY.....	ix
ÍNDICE DE CUADROS.....	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.2. Justificación.....	3
2. OBJETIVOS.....	5
2.1. Objetivo General.....	5
2.2. Objetivos específicos.....	5
3. HIPÓTESIS.....	5
4. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
4.1. La distribución de especies vegetales.....	5
4.2. La distribución de las especies vegetales a escala local y de paisaje.....	7
4.3. Los efectos antrópicos sobre la distribución de las especies a escala de paisaje: la fragmentación y la sobreexplotación de especies con fines comerciales.....	9
4.4. Rareza de especies.....	10
4.4.1. Descripción de la distribución y ecología de las especies de interés.....	13
4.5. Estrategias de conservación.....	15
4.5.1. Corredores biológicos.....	15
4.5.2. Las Vedas.....	15
4.6. Los sensores remotos como herramienta para caracterizar distribución.....	16
4.7. Técnicas estadísticas para modelar la distribución de especies vegetales.....	17
5. LITERATURA CITADA.....	19
ARTÍCULO I.	
Distribución de cuatro especies arbóreas en función de factores de sitio en el cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica.....	24

1. RESUMEN	24
2. INTRODUCCIÓN.....	25
3. METODOLOGÍA.....	26
3.1. Zona de estudio.....	26
3.1.1. Selección de la zonas de muestreo.....	28
3.2. Muestreo.....	30
3.3. Análisis de datos.....	31
4. RESULTADOS.....	31
4.1. Descripción de la distribución de las especies en el área de estudio	32
4.1.2. Estructuras poblacionales de las especies.....	32
4.2. Caracterización del sustrato del área de estudio.....	34
4.2.1. Análisis de los factores ambientales y de sitio por zona de muestreo.....	36
4.2.2. Factores que influyen en la distribución de las especies a través del paisaje.....	37
4.3. Análisis de Regresión Logística a escala de paisaje.....	39
5. DISCUSIÓN.....	43
5.1. Factores de sitio y la distribución de las especies	43
5.2. La variación local y su influencia en el modelaje.....	45
5.3. Limitaciones metodológicas	45
5.4. Consideraciones para la conservación y el manejo de las especies	46
6. Conclusiones y Recomendaciones.....	47
7. LITERATURA CITADA.....	48

ARTÍCULO II.

Distribución potencial de seis especies arbóreas desde un enfoque de modelaje en el Corredor Biológico San Juan La Selva.....	51
1. RESUMEN.....	51
2. INTRODUCCIÓN.....	52
3. METODOLOGÍA.....	54
3.1. Descripción de la zona de estudio.....	54
3.2. Fases metodológicas.....	56
3.2.1. Caracterización de la distribución geográfica de las especies de interés.....	56
A. Sistematización de información existente.....	56

B. Construcción de un mapa preliminar de distribución geográfica en un SIG de acuerdo a los datos existentes.....	56
3.2.2. Análisis de la distribución de las especies.....	56
3.4. Análisis de datos y modelación de la distribución potencial en SIG.....	59
4. RESULTADOS.....	60
4.1. Caracterización de la distribución geográfica de las especies de interés.....	60
4.2. Modelos de distribución potencial.....	62
4.4. Predicciones de los modelos de distribución.....	68
5. DISCUSIÓN.....	76
5.1. Variables que modelan la distribución potencial de las especies.....	76
5.2. Modelos de distribución geográfica de las especies estudiadas.....	76
5.3. El uso de SIG en el modelaje de la distribución.....	77
5.4. Consideraciones metodológicas en el modelaje espacial de la distribución.....	78
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	79
7. LITERATURA CITADA.....	81
8. ANEXOS.....	85

Vidal.R., C. 2004. Distribución geográfica y caracterización de hábitat de seis especies arbóreas en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Costa Rica.

RESUMEN

Existen muy pocos aportes sobre la distribución y ecología de las especies escasas, aún cuando muchas de ellas están en peligro de extinción o son endémicas para algunas zonas, esto debido en gran parte a la falta de datos. Esta investigación presenta un análisis de distribución para seis especies escasas: *D. panamensis*, *L. ampla*, *S. costaricense*, *H. mesoamericanum*, *P. guatemalensis* y *C. macrocarpa* en el Corredor Biológico San Juan La Selva (CBLs) a escala local y de paisaje. El objetivo general fue identificar patrones de distribución geográfica con variables espaciales y locales para obtener modelos predictivos que describan la distribución de las seis especies.

La distribución se analizó desde dos enfoques: de campo y de modelaje. En el enfoque de campo se tuvieron en cuenta dos escalas: la de paisaje definida por el área de estudio y la local comprendida por las zonas de muestreo en el área de estudio. Las variables de medición fueron: pendiente, elevación, textura, pH y profundidad del suelo. Para el enfoque de modelaje se emplearon variables macroambientales como precipitación, temperatura, elevación, pendiente, fragmentación, tipo de suelos, distancia a ríos y ubicación geográfica.

En el enfoque de campo solo se pudo encontrar cuatro de las seis especies de interés, los resultados arrojados a estos niveles mostraron modelos significativos para tres especies: *D. panamensis*, *L. ampla* y *S. costaricense*. *H. mesoamericanum* presentó pocos individuos por lo que los análisis estadísticos no revelaron ninguna variable significativa para esta especie. Todas las variables de campo excepto la profundidad formaron parte de los modelos en las distintas especies.

Los resultados obtenidos en el enfoque de modelaje mostraron modelos de distribución significativos para las seis especies. Desde este enfoque las variables que mejor discriminaron la distribución fueron la precipitación, temperatura, elevación y la ubicación geográfica. La utilización de fuentes secundarias a través del Sistema de Información Geográfica (SIG) ha facilitado en gran medida la cobertura de vacíos de información.

Este trabajo pretende ser un aporte al conocimiento de la distribución actual de dichas especies a diferentes escalas demostrando que mayores esfuerzos de modelación son necesarios para predecir la distribución potencial de estas especies en la zona de estudio.

Palabras claves: endémica, regresión logística, especies escasas, modelación espacial, SIG.

Vidal. R., C. 2004. Geographic distribution and habitat characterization of six tree species in the San Juan-La Selva Biological Corridor, Costa Rica.

SUMMARY

There is little information about the distribution and ecology of scarce species even when many of them are endangered or endemic in some zones. This is due to the lack of data. This study presents a distribution analysis for six scarce species: *D. panamensis*, *L. ampla*, *S. costaricense*, *H. mesoamericanum*, *P. guatemalensis* and *C. macrocarpa* in the San Juan-La Selva Biological Corridor at the local and landscape scales. The general objective was to identify geographic distribution patterns with spatial and site variables to obtain predictive models which describe the distribution of the six species.

The distribution was analyzed from both field and modeling perspectives. In the field focus, two scales were considered: the landscape scale defined by the study area and the local scale conformed of the sampling zones in the study area. The variables measured were: slope, elevation, texture, pH and soil depth. For the modeling focus, macro-environmental variables were used such as precipitation, temperature, elevation, slope, fragmentation, soil type, distance to rivers and geographic location.

In the field focus, only four of the six species were found. The results at these levels showed significant models for three species: *D. panamensis*, *L. ampla* and *S. costaricense*. *H. mesoamericanum* had only a few individuals which is why the statistical analysis did not show any significant variables for this species. All of the field variables except for soil depth formed part of the models for different species.

The results obtained in the modeling focus showed significant distribution models for the six species. From this focus, the variables which best discriminated species distribution were: precipitation, temperature, elevation and geographic location. The use of secondary sources with a Geographic Information System (GIS) helped fill information gaps.

This research aims to contribute to the current distribution knowledge of these species at different scales and to show that greater modeling efforts are necessary to predict the potential distribution of these species in the study zone.

Key words: endemic, logistic regression, scarce species, spatial modeling, GIS.

ÍNDICE DE CUADROS

Revisión Bibliográfica

Cuadro 1. Categorías de rareza según Rabinowitz.....	12
--	----

ARTÍCULO I

Distribución de cuatro especies arbóreas en función a factores de sitio en el cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica.

Cuadro 1. Fincas seleccionadas según zona de muestreo	30
---	----

Cuadro 2. Estadísticas descriptivas de los factores ambientales. En columnas se encuentran las zonas geográficas (Norte, Centro y Sur) y los factores ambientales: pH, profundidad (m), pendiente (%) y la elevación sobre el nivel del mar (msnm) por zona. En filas los parámetros estadísticos: Media, Desviación estándar (D.E), Coeficiente de variación (CV).....	35
---	----

Cuadro 3. Comparación de los factores de sitio y variables ambientales. Profundidad (m), pendiente (%), elevación (msnm).....	37
---	----

Cuadro 4. Número de individuos por especie en las zonas de muestreo. En las columnas se indican las zonas de muestreo.	38
---	----

Cuadro 5. Parámetros del modelo logístico para <i>D. panamensis</i> , <i>L. ampla</i> y <i>S. costarricense</i> . La especie <i>H. mesoamericanum</i> fue excluida del cuadro por no presentar un modelo significativo.....	39
---	----

Cuadro 6. Análisis de regresión por zona de muestreo para las tres especies con modelos predictivos significativos. (*) <i>No se encontró modelo significativo</i>	41
--	----

ARTÍCULO II

Distribución potencial de seis especies arbóreas desde un enfoque de modelaje en el Corredor Biológico San Juan La selva.

Cuadro 1. Datos de presencia de las especies provenientes de diferentes fuentes. En el cuadro se especifica el número total de individuos por especie y por la escala utilizada.....	60
--	----

Cuadro 2. Modelos logísticos y exploratorios de la distribución potencial de las seis especies de interés. (*) Prueba de “Likelihood ratio”.....	62
--	----

Cuadro 3. Modelos logísticos y exploratorios de la distribución potencial de las seis especies de interés teniendo en cuenta la ubicación geográfica (coordenadas x;y). (*) Prueba de “Likelihood ratio”.....	67
---	----

INDICE DE FIGURAS

ARTÍCULO I

Distribución de cuatro especies arbóreas en función a factores de sitio en el cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica.

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio.....27

Figura 2. Mapa preliminar de distribución y zonas de muestreo. Fuente: CATIE, INBio, FUNDECOR, CODEFORSA, MINAE, MOBOT, Atlas de Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Herbario Nacional. Imagen Landsat TM (2001)..... 29

Figura 3. Número de individuos de las especies encontradas en el área de muestreo. Especies: (1) *D. panamensis*; (2) *L. ampla*; (3) *S. costaricense*; (4) *H. mesoamericanum*..... 32

Figura 4. Número de individuos por clase diamétrica (cm): (1) 10-19.9; (2) 20-29.9; (3) 30-39.9; (4) 40-49.9; (5) 50-59.9; (6) 60-69.9; (7) 70-79.9; (8) 80-89.9; (9) 90-99.9; (10) >100. Figura a) *D. panamensis*; b) *L. ampla*; c) *S. costaricense*; d) *H. mesoamericanum*..... 33

Figura 5. Representación gráfica del análisis canónico discriminante de las tres zonas de muestreo. N: parcelas del norte, M: parcelas del Centro y S: parcelas del sur.....36

Figura 6. Frecuencia de parcelas con presencia para a) *D. panamensis*, b) *S. costaricense* y c) *L. ampla* por zona de muestreo. Para todos los casos: en el eje de las abcisas se categoriza la zona: 1) norte; 2) centro; 3) sur. Las barras en blanco simbolizan la respuesta esperada (N total de parcelas por zona) y las barras diagonales la respuesta observada por especie..... 38

Figura 7. Frecuencia de parcelas con presencia para a) *D. panamensis*, b) *S. costaricense* y c) *L. ampla* por posición topográfica. Para todos los casos: en el eje de las abcisas se categoriza la posición: 1) cima; 2) ladera; 3) bajo. Las barras en blanco simbolizan la respuesta esperada (N total de parcelas por posición) y las barras diagonales la respuesta observada por especie. 40

Figura 8. Representación gráfica de la mayor probabilidad de ocurrencia en relación a la posición topográfica para *S. costaricense*.....43

ARTÍCULO II

Distribución potencial de seis especies arbóreas desde un enfoque de modelaje en el Corredor Biológico San Juan La Selva.

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio..... 55

Figura 2. Mapa de distribución preliminar. En puntos naranja: *D. panamensis*; azules: *L. ampla*; celestes: *S. costaricense*; rojo: *H. mesoamericanum*; rosa: *C. macrocarpa*, verde: *P. guatemalensis*. En líneas azul oscuro los ríos. Fuente: Atlas de Costa Rica 2000, CATIE, INBio, MOBOT, FUNDECOR, CODEFORSA, MINAE, ITCR, Herbario Nacional. Imagen Satelital Landsat 2001..... 61

- Figura 3.** Porcentaje de registros de presencia de las especies por categorías de elevación. En las abscisas las categorías de elevación son 1) 0-150 msnm; 2) 150-200 msnm; 3) >200 msnm. En barras diagonales: *D. panamensis* (NC 155); barras con puntos: *L. ampla* (NC 82); barras blancas: *S. costaricense* (N=53); barras horizontales *H. mesoamericanum* (N=58) y barras con cuadros *P. guatemalensis* (N=33)..... 64
- Figura 4.** Valores de registros observados para *L. ampla* (en barras diagonales) y esperados (número total de registros) (barras blancas) por clase de pendiente. 1) 0-2 %; 2) 2-15%; 3) 15-30% 4) 30-60% (X²; gl: 3; P= 0.05)..... 66
- Figura 5.** Mapa de distribución potencial de *D. panamensis*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%. La línea fucsia representa el Río Sarapiquí.....69
- Figura 6.** Mapa de distribución potencial de *C. macrocarpa*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%. 70
- Figura 7.** Mapa de distribución potencial de *L. ampla*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%..... 72
- Figura 8.** Mapa de distribución potencial de *S. costaricense*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.....73
- Figura 9.** Mapa de distribución potencial de *P. guatemalensis*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.....74
- Figura 10.** Mapa de distribución potencial de *H. mesoamericanum*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.....75

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales cubren sólo el 7% de la superficie del planeta, pero albergan más de la mitad de la riqueza mundial de especies (Wilson 1988, citado por Guariguata et al. 2002). La transformación de los bosques húmedos que resulta de la actividad humana es una de las principales causas de pérdida de su diversidad (Guariguata et al. 2002).

La amenaza de la deforestación, tanto en el neotrópico como en el paleotrópico, aumenta día con día, y esto lleva a examinar la forma en que los bosques pierden su diversidad arbórea. El resultado de este fenómeno es un paisaje fragmentado y en el peor de los casos un paisaje devastado.

Las comunidades vegetales al igual que los animales son susceptibles de extinguirse una vez ocurrida la fragmentación del bosque (Tabarelli et al. 1999), ello debido a factores bióticos y abióticos que condicionan la aparición de las especies forestales (Guariguata et al. 2002) y de factores antropogénicos que no siempre son fáciles de medir.

Las primeras consecuencias de las alteraciones causadas por el hombre en los ecosistemas ocurren normalmente sobre los patrones de distribución geográfica y de abundancia, llevando tanto a la extinción, como a la discontinuidad en la distribución geográfica, con implicaciones en la estructura demográfica y genética de las poblaciones (Martins 1988).

Las especies más afectadas son precisamente las especies menos abundantes por la variabilidad de sus distribuciones y la baja ocurrencia que tienen en el bosque (García 2002; Shaffer 1981; Stacey et al. 1992), y aquellas especies que necesitan un hábitat continuo de gran tamaño para poder mantener poblaciones viables (Kattan 1994).

Hasta la fecha, la mayoría de las investigaciones sobre estudios de distribución de especies se ha llevado a cabo en bosques primarios (Clark 1995), utilizando especies comunes, por su abundancia, en cambio son muy pocos los estudios que involucran especies no comunes a diferentes escalas de paisaje.

Las escalas posibilitan comprender desde diferentes perspectivas las relaciones de la distribución con los factores ambientales así se puede observar que en escala de paisaje se aprecian mejor los rangos geográficos de las especies y las amenazas a las cuales están sujetas y a escalas más pequeñas se puede examinar con mayor detalle los factores de sitio en relación a la distribución de las especies.

Para asegurar el mantenimiento de las poblaciones de especies escasas es necesario estudiar su distribución y los factores bióticos y abióticos que limitan su dispersión, a múltiples escalas a fin de obtener un escenario completo del riesgo a extinguirse y caracterizar áreas prioritarias para la conservación y manejo de estas especies en el bosque.

1.1. Definición del Problema

Una de las características que distingue al bosque húmedo tropical de los demás biomas terrestres es la gran densidad de especies arbóreas que posee y que un gran número de las mismas son raras o escasas (Valencia et al. 1994). La rareza de especies puede tener varias definiciones, de acuerdo a Rabinowitz et al.(1986) tiene siete acepciones, debido a lo complejo del manejo del término, en este trabajo se utilizará la poca abundancia o escasez de especies por unidad de área como definición de rareza.

La distribución de las especies en estos bosques no es aleatoria, sino que obedece a ciertos factores biofísicos, históricos y antropogénicos que limitan su aparición en algunas áreas. Estos ecosistemas son altamente amenazados por la actividad humana, concentrándose especialmente en ciertas especies que son apreciables por la calidad maderera.

La zona Norte de Costa Rica, donde se encuentra ubicado el Corredor Biológico San Juan La Selva (CBLs), alberga el último hábitat de conexión viable de tierras boscosas que permite mantener la continuidad del Corredor Biológico Mesoamericano entre Nicaragua y Costa Rica. Sin embargo, el pequeño tamaño y el incremento de la degradación y aislamiento del bosque dentro de esta zona amenazan seriamente esa conectividad ecológica (Chassot et al. 2001).

La deforestación y la explotación maderera no sostenible causan la fragmentación de los hábitats y disminuyen la capacidad de mantener ecosistemas completos y complejos (Chassot et al. 2001), esto contribuye a disminuir las poblaciones de algunas especies forestales que tienen limitaciones biofísicas de distribución.

El problema que se plantea en esta investigación, es la ausencia de estudios que caractericen el hábitat y la distribución geográfica de especies escasas y amenazadas en el corredor San Juan La

Selva. Las consecuencias del desconocimiento de dichos factores podría llevar a la extinción de poblaciones importantes de especies raras que tienen rangos aún no bien definidos de distribución en la zona y han sido poco estudiadas hasta el momento. Este estudio pretende aportar a la conservación de las especies generando mayor conocimiento sobre la distribución geográfica relacionando con patrones de hábitat a una escala de paisaje, lo que posibilitaría predecir su distribución a escala de paisaje.

1.2. Justificación

La transformación de los bosques húmedos tropicales que resulta de las actividades humanas ha modificado la distribución de varias especies importantes en los ecosistemas.

Los bosques tropicales de América Latina y el Caribe son los más importantes del mundo, tanto por su extensión geográfica como por su riqueza biológica y complejidad ecológica (Hartshorn 2002). A pesar de que aún quedan mantos continuos de bosques, como la Amazonía, de seguir con la deforestación, estos bosques desaparecerán en un tiempo relativamente corto (Laurance et al. 2001).

Centroamérica se considera por su ubicación una de las regiones de mayor importancia para el estudio de las poblaciones biológicas, debido a que es una zona de transición y cumple la función de un corredor entre el sur y el norte. En Mesoamérica, las tierras bajas ubicadas paralelamente a las cordilleras han servido de corredores naturales para la dispersión de la fauna y flora desde que el istmo emergió. El resultado se traduce en uno de los grados de diversidad y endemismos más altos del planeta (García 2002).

La diversidad biológica presente en el Corredor Biológico San Juan-La Selva es característica de la interfase entre las biotas de la zona neotropical de Suramérica y la neártica de Norteamérica (Mc Dade et al. 1994). En este sentido, es excepcionalmente diversa, reflejo de la situación biogeográfica general de Centroamérica y consecuencia de diferencias altitudinales fuertes que oscilan entre 30 y 3.000 msnm; diferentes regímenes de precipitación y variaciones en los tipos de suelos (Chassot et al. 2001). Florísticamente, la zona entre el sur de Nicaragua y el norte de Costa Rica representa la frontera entre las floras neotropicales y neártica y posiblemente, sea el corredor con mayor diversidad biológica en la región.

Esta región no ha estado exenta de los cambios de uso de la tierra, causados por la deforestación descontrolada y por la falta de suficientes esfuerzos para poder detenerla, como consecuencia de ello muchas especies han sufrido la pérdida de sus hábitats naturales lo que las llevó al extremo de

la extinción. Este es el caso de la lapa verde (*Ara ambigua*), una especie que actualmente está en peligro de extinción por la pérdida de uno de los recursos básicos para su sobrevivencia, la especie *Dipteryx panamensis*, que se encuentra parcialmente vedada en la zona.

Las principales causas de la extinción según García (2002), se deben principalmente a la fragmentación del hábitat y la sobreexplotación de algunas especies. Según Jiménez (1999), las causas principales de extinción de las especies se debe principalmente a factores como: disminución del hábitat, difícil dispersión, poco éxito en la polinización, baja abundancia, poca capacidad de regeneración, sistemas reproductivos complejos, reducido tamaño de la población y distribución limitada.

Este estudio describirá la distribución geográfica y las características de hábitat de las siguientes especies: *Hymenolobium mesoamericanum* Lima (escasa y vedada); *Podocarpus guatemalensis* Standl. (escasa y vedada); *Lecythis ampla* Miers (escasa); *Sclerolobium costaricense* Zamora & Poveda (vedada y endémica); *Couma macrocarpa* Barb.Rodr. (maderable); *Dipteryx panamensis* (Pittier)Record & Mell (de importancia ecológica para la zona y maderable). Estas especies fueron seleccionadas de las listas de especies maderables en peligro de extinción para Costa Rica (Jiménez 1999), y la lista de especies amenazadas para el Corredor Biológico San Juan-La Selva (Chassot y Monge 2001), dichos autores trabajaron en la zona y conocen acerca de la abundancia y ecología de las mismas.

También se ha consultado a expertos que tienen autoridad en el tema y en el área de estudio. No obstante, existen otras especies que probablemente tendrían las mismas características de distribución que las anteriores pero que no pudieron ser contempladas en este estudio por cuestiones de tiempo y recursos. Sin embargo, la metodología propuesta en este trabajo podría contribuir para estudios posteriores con otras especies de igual condición.

Es muy poco lo que se conoce acerca de la distribución geográfica y los patrones de dispersión de estas especies a escala local, esto es particularmente importante, puesto que el conocimiento del área que ocupa una especie y de sus factores limitantes, puede contribuir a la identificación de áreas de conservación de aquellas especies de interés ecológico y el manejo de las especies vedadas.

Por esta razón, se considera conveniente efectuar un aporte al conocimiento de estas especies, realizando un estudio de sus patrones de distribución frente a los distintos factores que caracterizan el paisaje a una escala local como geográfica.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Contribuir a la generación de conocimientos sobre la distribución y hábitat de seis especies arbóreas en el Corredor Biológico San Juan La Selva que sirvan como base para la conservación de dichas especies y el manejo de bosques en la zona.

2.2. Objetivos específicos

1-Determinar la distribución geográfica y hábitat de las seis especies arbóreas en el Corredor Biológico San Juan La Selva.

2-Relacionar a una escala local y de paisaje la distribución de árboles de las seis especies seleccionadas con variables edáficas y topográficas de los sitios donde se ubican.

3-Determinar la relación de la distribución geográfica con respecto a variables climáticas, edáficas, fisiográficas, y la fragmentación a escala de paisaje.

4-Identificar hábitats potenciales de distribución de las especies estudiadas teniendo en consideración las variables descritas en el objetivo 3.

5-Recomendar acciones prioritarias para la conservación de las especies tomando en cuenta su rango de distribución, las condiciones de hábitat y la fragmentación del paisaje.

3. HIPÓTESIS

Las seis especies arbóreas se distribuyen a escala local y de paisaje con relación a factores edáficos, ambientales y antropogénicos.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1. La distribución de especies vegetales

Las especies existen donde se presentan las condiciones del medio que son necesarias para su desarrollo. No se distribuyen al azar en la superficie terrestre, sino bajo numerosas exigencias fisiológicas y ecológicas (Clark *et al.* 1998). En ciertos casos, también hay razones de tipo histórico que pueden explicar una determinada distribución como el origen más recientes en términos

geológicos de la flora neotropical, tema aún muy controversial (Colinvaux *et al.* 1996) o bien las perturbaciones naturales que tuvieron lugar en tiempos remotos (Megger 1994).

En diversas regiones del planeta, las especies presentan coincidencias y paralelismos notorios entre las reacciones fisiológicas, y los fenómenos ecológico-geográficos, lo cual ha generado numerosos estudios en estas materias (Gajardo 1993).

De acuerdo a Braun Blanquet (1979), Mc Intosh (1967) (citado por Mateucci y Colma 1982) existen dos hipótesis con relación a la distribución de la vegetación. La hipótesis del continuum que establece un cambio gradual y la organísmica, la cual determina que la vegetación está compuesta por unidades discretas bien diferenciadas o integradas que pueden ser combinadas para formar clases abstractas o tipos que reflejan las entidades naturales del mundo real.

Algunos autores como Mateucci y Colma (1982); Gentry (1988); Clark et al. (1995) sugieren que la distribución de las especies varía conforme cambian los factores ambientales y de acuerdo a las preferencias de hábitat de estas. En cambio, otros argumentan que estos patrones son débiles y están subordinados al cambio florístico gradual incurrido por la dispersión de semillas (Hubbell y Foster 1986, citado por Mc Dade 1994). Por su parte, Noss (1991), afirma que la capacidad de dispersión determina en gran medida la dispersión de las especies, pero por otro lado, el aislamiento de poblaciones, producto de la fragmentación de ecosistemas, también es un factor influyente.

Según Finegan et al. (1999), los factores que influyen en la distribución de las especies son factores macroclimáticos, ambientales, perturbaciones o reemplazamiento del rodal, perturbaciones climáticas o ligadas al tiempo (huracanes y tormentas tropicales, incendios) geomorfología y perturbaciones antropogénicas, esta última es muy común en la distribución de especies maderables valiosas.

Al estudiar la distribución, un elemento muy importante a considerar son las escalas que se deben utilizar. Whitmore (1984) considera tres niveles de escala: regional, paisaje y local, donde la primera considera distancias $>10^5$ m, la segunda de 10^3 a 10^5 y la última de 10 a 10^3 (Tuomisto et al. 1995; citado por Finegan 1999).

Según Brown (1984), a escalas pequeñas el ambiente de la mayoría de los individuos es fraccionado, debido a ello la población debería presentar una distribución multimodal en el espacio. Este autor basa su teoría en el teorema central del límite, argumentando con Whittaker (1977) que la distribución de las plantas comunes tiende a una campana de Gauss siempre y cuando la escala sea lo suficientemente grande como para que se pueda captar dicha distribución. En cambio, no se

puede aplicar este principio a todas las especies vegetales, debido a que muchas de ellas son especialistas y no sólo dependerá de la magnitud de la escala sino del lugar que se escoja para caracterizarlas.

Los esfuerzos de conservación podrían beneficiarse de mayor investigación de los patrones de las características ecológicas que regulan la distribución de especies con rangos restringidos de distribución con enfoques de conservación diferentes.

4.2. La distribución de las especies vegetales a escala local y de paisaje.

La escala local permite obtener un escenario más detallado de la interrelación de los factores ambientales y la distribución de las especies. Varios estudios hechos a escala local (ter Steege *et al.* 1993; Duivenvoorden 1996) han permitido extrapolar sus resultados a escalas de paisaje con bastante éxito. Ejemplo de ello se dio en Guyana, en un área de 480 ha, ter Steege *et al.* (1993) encontraron cinco comunidades de árboles cuya distribución estaba determinada en gran medida por el tipo de suelo y el grado de drenaje. También Duivenvoorden (1996) examinó la existencia de tipos de bosque a la variación del sustrato, así demostró que terrazas de sustrato bien drenado de la parte media del Caquetá, Amazonía colombiana, están cubiertas por un complejo de dos especies de árboles cuyas distribuciones están estrechamente relacionadas a dos tipos de suelos.

Del mismo modo, la distribución de un gran número de especies leñosas ha sido analizada dentro de una parcela de muestreo de 50 ha en la Isla de Barro Colorado, Panamá (Hubbell y Foster 1986). Los mapas de distribución generados demuestran que las especies tienen preferencias de sustrato, mientras índices cuantitativos de preferencias por sitios de laderas o pantanosos demuestran que más de un tercio de las 300 especies registradas en el estudio muestran preferencias significativa por uno o ambos tipos de sustrato (Condit 1995).

Otros estudios han demostrado, que la distribución y abundancia de las especies obedecen a un gradiente ambiental representativo para las especies. Villalobos (1995) demostró que la especie *Quasia amara* está afectada en su distribución; tanto a nivel local como en zonas de vida. Además encontró que otro factor que pudiera afectar la distribución y abundancia podría ser la limitación de humedad del suelo o drenaje del suelo a escala local. Por otra parte, en Costa Rica, Herrera y Finegan (1997) en una microcuenca de 32.5 ha encontraron que la composición y estructura de un bosque secundario se podía correlacionar con la acidez del suelo y la concentración de aluminio.

Además, Clark *et al.* (1999), también en Costa Rica encontraron en un área de 573 ha, que de las 134 especies examinadas, un 25% mostraba una distribución no aleatoria en relación a cinco tipos

de suelos identificados, y 10% una distribución no aleatoria con las cuatro clases de posición topográfica analizadas. En la misma zona a una escala menor (216 ha), Clark *et al.* (1998) estudiaron la distribución de nueve especies arbóreas y su relación con el tipo de suelo, la posición topográfica y el grado de pendiente. Las nueve especies en estudio, mostraron una relación significativa con uno o más de los factores edáficos y cada uno de los tres factores afectó la distribución de por lo menos cuatro de las nueve especies. Los efectos siguen la siguiente secuencia suelo > topografía > grado de pendiente. Estos autores señalan que el ámbito de los factores edáficos estudiados ha sido muy restringido y que más estudios de este tipo con otras especies tropicales se necesitarían para probar una distribución no aleatoria en pequeños gradientes edáficos.

De acuerdo a Whitmore (1984); la topografía es el factor físico que afecta con mayor intensidad la composición, crecimiento, y distribución de los árboles tropicales así como también a especies de zonas templadas tropicales. Así lo demostró más adelante Basnet (1992), en un estudio realizado en su estudio de los efectos topográficos de los patrones de distribución de *Dacryodes excelsa*, dominante en el bosque húmedo de Puerto Rico; en dicho estudio se registraron diferencias significativas en cuanto a la densidad arbórea presente en las pendientes y los valles, argumentando que en esta última era menor que en la primera debido a que las rocas y los cantos rodados proveen de soporte y anclaje a las raíces de los árboles, y los valles eran muy susceptibles al impacto humano. Además las especies dominantes caracterizadas en las pendientes eran diferentes que las dominantes de los valles.

A escala de paisaje, los factores de macroclima determinan las distribuciones de diferentes tipos de vegetación que pueden caracterizarse en términos de su estructura y fisonomía como por ejemplo las zonas de vida de Holdridge. Otros factores como la historia biogeográfica de la región y patrones a gran escala de la fertilidad y tipo de suelo también pueden influir en la distribución de las especies, así por ejemplo, en un sitio determinado muchas especies tendrán distribuciones amplias y estarán presentes por un rango amplio de condiciones ambientales, es así como Villalobos (1995) demostró que la especie *Quasia amara* tiene limitaciones por efecto de la humedad a nivel de zonas de vida, encontrándose en mayor cantidad en los bosques húmedos y disminuyendo su ocurrencia en los bosques secos y bosques muy secos, otro factor que afectaría la distribución y abundancia de la especie podría ser la limitación de la humedad del suelo ó drenaje, por ejemplo, en la zona Atlántica sur de Costa Rica, la especie se encontró solamente en las cimas donde el drenaje es bueno, lo que estableció que la *Quasia amara* requiere un nivel mínimo de disponibilidad de agua en el suelo a lo largo del año, por otro lado condiciones altas de precipitación requiere de suelos bien drenados.

Existen autores que suponen que los factores abióticos no son lo suficientemente claros como para poder establecer la distribución de las especies. Este sentido, Pyke et al. (2001) comparó muestras de bosques semidecíduos a distancias estandarizadas, con ello demostró que los cambios florísticos tienen una fuerte correlación con la distancia geográfica entre muestras pero no con los factores abióticos.

En cambio, los factores climáticos fisiográficos a escala regional ó continental han servido para la división de grandes formaciones y series (Whittaker 1977) zonas de vida o grandes tipos fisonómicos, éstos se basan en la radiación, humedad, vientos, temperaturas, y otros. Dichos factores son poco eficientes en subdivisiones locales. Por otro lado, en sitios montañosos la formación de microclimas estrechamente relacionada con características fisiográficas (suelos, drenajes, etc.) expresan comunidades forestales diferenciadas en pequeñas superficies, ejemplos de este tipo de estudios se puede apreciar en Gallo (1999) donde se muestra la importancia de distinguir la distribución de la vegetación en función de unidades fisiográficas o geomorfológicas.

No cabe duda, de que la escala geográfica influye en alto grado en el estudio de distribución de una especie, por ello es preciso analizarlo a varias escalas, ya que ciertos aspectos como la fragmentación y patrones de distribución geográficos son más apreciables a escalas medias a grandes, mientras que las relaciones de los factores ambientales como las condiciones edáficas, posición topográfica y otros, son mejor examinados a una escala local.

4.3. Los efectos antrópicos sobre la distribución de las especies a escala de paisaje: la fragmentación y la sobreexplotación de especies con fines comerciales.

El aislamiento de una población a través del tiempo y en condiciones naturales puede conducir a la especiación (Noss 1991). Sin embargo, cuando este aislamiento es producto de la fragmentación de los ecosistemas por razones antrópicas, es mayor la probabilidad de que este aislamiento conduzca a la extinción (Fahrig *et al.* 1994).

La fragmentación consiste en el proceso de ruptura de un parche hábitat grande y continuo, en hábitats más pequeños (Noss 1991). El caso más obvio es el de los bosques, las porciones del bosque original que quedan separadas ó aisladas unas de otras conforman fragmentos del bosque original (Lord *et al.* 1990).

De acuerdo a Harris y Gallagher (1989), la fragmentación de los hábitats o ecosistemas tiene cuatro consecuencias directas para la biodiversidad:

- la pérdida de especies que requieren grandes extensiones de terreno para su establecimiento

- la pérdida de especies de gran movilidad,
- en los fragmentos con intervención humana se propician condiciones artificiales de abrigo y disponibilidad de alimento, lo cual por lo general favorece a las especies que se han adaptado al ambiente humano, en detrimento de las silvestres
- la baja densidad de las poblaciones aisladas lleva al entrecruzamiento entre individuos emparentados y subsecuentemente a la extinción, como resultado negativo de la pérdida de diversidad genética.

Según Saunders et al. (1991), estas consecuencias varían con el tiempo desde el momento del aislamiento, la distancia hasta los otros remanentes y el grado de conexión entre ellos. La influencia de los cambios físicos y biogeográficos es modificada por el tamaño, la forma y la posición en el terreno de remanentes individuales siendo los remanentes grandes los menos afectados adversamente por el proceso de fragmentación (Saunders et al. 1991).

4.4. Rareza de especies.

Un problema central en la ecología y biogeografía es cómo las condiciones ambientales y los procesos poblacionales determinan la abundancia y distribución de especies. No obstante, es bien reconocido que la abundancia y distribución de especies son factores íntimamente interrelacionados, la naturaleza de esta relación no ha sido bien estudiada sistemáticamente en escalas espaciales de poblaciones locales a rangos geográficos globales (Brown 1984).

Una consecuencia lógica de la diversidad florística es que la mayoría de las especies deben ser escasas por unidad de área. Por ejemplo, Pitman et al. (1999) estudió la distribución de especies en el bosque alto amazónico en Manu, llegando a concluir que la gran mayoría de las especies en este sitio son geográficamente de amplia distribución, además que el 15-26% de las especies aparecen como restringidas a un solo tipo de bosque y que el 88% de las especies presentan densidades menores a 1 individuo/ha, extrapolando, supone una abundancia de especies raras en los bosques tropicales amazónicos.

La rareza de especies es un término muy utilizado de diversas formas, así se puede observar, que existen diferentes conceptos de acuerdo a la escala en que se trabaja o el criterio personal de cada investigador, por ejemplo Usher, citado por Gaston (1994) lo define como un concepto intuitivo; esto no es muy claro, pues no argumenta ningún criterio más que subjetivismo por parte del autor. Por otro lado, Brown (1984), utiliza el término para referirse a una densidad extremadamente baja;

de la misma forma Schoener, citado por Gaston (1994) emplea el término de rareza para significar baja ocurrencia en los censos o una baja abundancia. Otros autores, como Jefferson y Usher, citado por Gaston (1994); definen la existencia de rareza en base a una superficie de 50 a 100 kilómetros cuadrado para las plantas de las Islas Británicas.

No obstante, existan diferentes definiciones en cuanto a la rareza de especies, los resultados estarán directamente influenciados por la escala aplicada a cada caso, como consecuencia, algunas especies pueden ser raras en una escala pero no en otras escalas (Gaston 1994). En este contexto, la escala espacial en la que se realiza el estudio, no solo determina cuáles especies son raras a esa escala, sino también los efectos que han conducido a esas especies a la rareza. Hubbell y Foster (1986) examinaron la rareza en un estudio de la masa arbórea en la isla de Barro Colorado en Panamá, donde encontraron que muchos individuos raros para escalas locales eran comunes a mayores escalas con esto los autores enfatizan la necesidad de considerar una variedad de escalas espaciales al estudiar la rareza.

Por otra parte, para Gaston (1994) la rareza es definida como el estado de una baja abundancia de individuos y/o rangos geográficos pequeños de distribución, esta definición guarda relación con la escala y número de individuo, pero aún esta definición no es bien clara, pues existen especies con rangos pequeños pero no son consideradas raras, y existen especies abundantes ampliamente distribuidas, es decir que se pueden tener diferentes niveles de rareza, así lo esclarece muy detalladamente Rabinowitz et al. (1986), estas autoras afirman que las especies pueden ser raras por diferentes razones: pueden ocurrir solamente en ciertos hábitats; pueden localizarse en pequeñas áreas ó tener una abundancia muy baja. Por lo mismo dichas autoras, definieron que todas las especies en general poseen tres características:

- rango geográfico: esto se refiere a la ocurrencia de la especie sobre un área amplia o si la especie aparece endémica para ciertas zonas.
- condiciones de hábitat: el grado en que las especies aparecen en una variedad de hábitats o se restringen a uno o pocos sitios específicos.
- tamaño de la población local: si la especie fue encontrada con una gran población o bien si es encobrada en pequeñas poblaciones.

Con dichas características bien descritas, Rabinowitz et al. (1986), crearon la siguiente matriz para definir el tipo de rareza de las especies.

Cuadro 1. Categorías de rareza según Rabinowitz

Rango geográfico	Condiciones de hábitat	Tamaño de la población	Observaciones
Amplio	Amplia	Grande, a veces dominante	Localmente abundante sobre amplio rango geográfico y en muchos hábitats
Amplio	Amplia	Pequeño, nunca dominante	Siempre de baja abundancia sobre amplio rango geográfico pero en muchos hábitats
Amplio	Limitada, especialista	Grande, a veces dominante	Localmente abundante sobre amplio rango geográfico pero en hábitat específico
Amplio	Limitada, especialista	Pequeño nunca dominante	Siempre baja abundancia sobre amplio rango geográfico y en hábitat específico
Restringido	Amplia	Grande, a veces dominante	Localmente abundante en muchos hábitats pero en rango geográfico limitado
Restringido	Amplia	Pequeño, nunca dominante	Siempre de baja abundancia pero en muchos hábitats, en rango geográfico limitado
Restringido	Limitada, especialista	Grande, a veces dominante	Localmente abundante en hábitat específico y en rango geográfico limitado
Restringido	Limitada, especialista	Pequeño, nunca dominante	Siempre de baja abundancia en hábitat específico en rango geográfico limitado

La primera fila corresponde a las características de las especies comunes, las siguientes siete son las diferentes formas de rareza explicada por las autoras.

Estas categorías ayudan a reconocer qué tipo de rareza ocurre en las especies y pueden dar justificaciones y lineamientos prácticos para la conservación. Esto es particularmente importante, ya que la rareza tiene un concepto bien confuso por diversidad de opiniones sobre su significancia (Munton 1987). Debido a ello, de las categorías mencionadas anteriormente por las autoras, en este estudio se hará referencia de aquellas que incluyen un tamaño pequeño, o sea, que hay pocos individuos por unidad de área.

Los patrones de abundancia y especialización aún no son muy claros para los organismos sedentarios, así Rabinowitz et al. (1986) no confirma para las plantas la generalización aplicada a los animales: que los generalistas son de amplia distribución y comunes (Brown 1984). En esto se

debe considerar, que las condiciones edáficas y climáticas son más importantes para los organismos sedentarios como las plantas que para los animales (Soulé 1986).

Por otro lado, Hubbell y Foster (1986) ofrecen cuatro explicaciones por las cuales las especies arbóreas son en su mayoría escasas:

- que una especie sea especialista respecto a condiciones de hábitat, que esas condiciones son de extensión limitada dentro de un área muestreada.
- que una especie tiene necesidades específicas de condiciones ambientales para una regeneración exitosa, y que esas condiciones se presentan solo ocasionalmente
- que una especie está en las primeras etapas de colonización de un área;
- que una especie apenas alcanza el diámetro mínimo de medición en parcelas permanentes, de modo que sólo se registraron los pocos individuos más grandes de la especie.

La falta de investigación sobre especies individuales puede significar que muchas de ellas no puedan ser ubicadas en ninguna de estas categorías anteriormente citadas, y que sus funciones en los ecosistemas sean aún desconocidas.

4.4.1. Descripción de la distribución y ecología de las especies de interés

Hymenolobium mesoamericanum Lima: Es un árbol de la familia Fabaceae/Papilionoideae, especie de dosel que se encuentra en bosques húmedos con una precipitación superior a 3000 mm anuales, generalmente en sitios drenados con pendientes medias, nunca inundados. La regeneración es muy escasa, con pocos individuos en edades medias de crecimiento. Sus frutos son dispersados por el viento. Se distribuye desde Honduras hasta Panamá. En Costa Rica se conoce solo de las zonas norte y Atlántica, con una elevación de 30 a 400 msnm. Es una especie muy escasa y en peligro de extinción, por lo cual el aprovechamiento de su madera está vedado (Jiménez et al. 2002).

Podocarpus guatemalensis Standl.: Es un árbol de la familia Podocarpaceae, ocupa el estrato medio, típico de los bosques húmedos con una precipitación superior a 2500 mm anuales. Especie esciófita que crece siempre en lomas o en áreas bien drenadas (Jiménez et al. 2002). Su regeneración es frecuente alrededor del árbol madre, sin embargo, a nivel de toda la población es una especie muy escasa, pues existen pocos individuos en edades intermedias (Olivas 2000). Su distribución abarca desde Guatemala hasta Colombia, en Costa Rica, se conoce en la zona norte de San Carlos y Golfito de Sarapiquí, además en la Península de Osa y el Parque Nacional Rincón de

la Vieja, desde el nivel del mar hasta 1300 msnm. Es una especie muy escasa y en peligro de extinción, por lo cual el aprovechamiento de su madera está vedado por el Estado de Costa Rica (Jiménez et al. 2002).

Sclerolobium costaricense N. Zamora & Poveda: Árbol de la familia Fabaceae/Cesalpinoideae. Especie de dosel en bosques húmedos, con una precipitación superior a 2500 mm anuales, prefiere suelos planos a ondulados, bien drenados. La regeneración es escasa, los frutos son dispersados por el viento. Es una especie endémica, conocida sólo en la zona norte y Atlántica, de 70 a 700 msnm de elevación. Especie en peligro de extinción, por lo cual está vedada en Costa Rica (Jiménez et al. 2002).

Lecythis ampla Miers: Es un árbol de la familia Lecythidaceae, especie de dosel en bosques húmedos de la vertiente Atlántica, con precipitación superior a 3000 mm anuales, generalmente crece en sitios planos, raramente semiinundados. Regeneración escasa y tolerante a la sombra. Se distribuye desde Nicaragua hasta Chocó-Colombia y Ecuador (Jiménez et al. 2002). En Costa Rica, se conoce solo en la zona norte y Atlántica. Según Jiménez (1999), es una especie amenazada por ser muy explotada y porque su población es muy baja.

Dipteryx panamensis (Pittier) Record & Mell: Árbol de la familia Fabaceae/Papilionoideae, es una especie emergente y de dosel en bosques húmedos con una precipitación superior a 3500 mm anuales. De acuerdo a Flores (1992), crece en suelos aluviales, arenosos y en ocasiones sobre suelos franco arcillosos y ácidos. Su distribución abarca desde Nicaragua hasta Colombia. En Costa Rica, a lo largo de la vertiente Atlántica y zona norte; a 20- 500 msnm de elevación. Es una especie relativamente frecuente en ciertos bosques (Chaverri 1998), aunque actualmente su aprovechamiento está vedado parcialmente, debido a que es el hábitat natural del *Ara ambigua*, ave símbolo de la zona norte y Atlántica de Costa Rica (Chassot y Monge 2001).

Couma macrocarpa Barb.Rodr.: Árbol grande y maderable. En Costa Rica se le encuentra solo en la zona norte y Atlántica, llegando hasta Nicaragua. Es una especie con distribución interesante, ya que la fuente principal de sus poblaciones se encuentra en América del Sur (Jiménez 1999).

Es importante considerar que estas especies debido a su baja abundancia o restringido rango geográfico son muy frágiles ecológicamente y altamente susceptibles a la extinción de sus poblaciones, en este sentido, es justificable identificar en qué escala se consideran raras para tomar decisiones que impliquen la priorización de acciones de conservación en las áreas donde ocurren estas especies.

4.5. Estrategias de conservación

4.5.1. Corredores biológicos

La mayoría de las especies no son conservadas directamente en base al manejo de sus poblaciones, sino en consideración a la preservación del hábitat ó sitios donde ocurren (Gaston 1994).

Una de las estrategias más antiguas utilizadas por los conservacionistas son las áreas protegidas; pero debido al fenómeno de la fragmentación- ya mencionado- las áreas protegidas están cada vez más aisladas en términos biológicos, rodeadas de terrenos dedicados a la agricultura, a la industria o a otras actividades no compatibles con las necesidades de hábitat ó de desplazamiento de las especies (Sullivan 1989; Noss 1991); por lo que se han creado los corredores biológicos, como un mecanismo que dé mayor viabilidad a la conservación de las especies que se encuentran en las áreas silvestres. Su objetivo es permitir el desplazamiento de individuos de un área protegida a otra, ó entre uno y otro fragmento (Lord *et al.* 1990).

Debido a ello es muy importante tener en cuenta el estudio de la fragmentación en el paisaje, y los patrones que definen cuáles poblaciones se encuentran en mayor riesgo a extinguirse y bajo qué criterios. La caracterización de dichas áreas podría dar buenos lineamientos para la restauración de hábitats con prioridad de ser conservados.

4.5.2. Las Vedas

Otra estrategia de conservación para especies en peligro de extinción son las vedas. Así, ante la acuciante deforestación y masiva extracción de los recursos forestales, a nivel mundial, se empezaron a implementar las vedas forestales a aquellas especies más apreciadas por la buena calidad de madera que presenta (FAO 2001).

En Costa Rica, se ha venido aplicando esta medida a través del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE) con base en un decreto ejecutivo que prohibió el aprovechamiento de 18 especies forestales, amparado en los estudios científicos plasmados en un documento titulado “Árboles Maderables en peligro de Extinción en Costa Rica” escrito por Jiménez (1999).

Dicho estudio, pionero de las especies se convierte en uno de los problemas ecológicos que sufre el país y cuya primera solución consiste en vedar el aprovechamiento de los árboles. Este documento menciona detalladamente el proceso de extinción y describe 34 árboles maderables, de los cuales 11 fueron ubicados en la categoría peligro de extinción y 23 en la categoría amenaza ó vulnerable.

Con base en este documento el MINAE mediante el decreto n° 25700 de enero de 1997, vedó el aprovechamiento de 18 especies forestales.

Este trabajo incluirá sólo tres especies vedadas que son de interés para la zona de San Juan La Selva: *Podocarpus guatemalensis*, *Hymenolobium mesoamericanum* y *Sclerolobium costarricense*. Se esperaría que más adelante se proyecten estudios con las restantes especies vedadas para poder justificar con mayor fuerza esta restricción, la cual merece ser monitoreada.

4.6. Los sensores remotos como herramienta para caracterizar distribución.

El manejo y conservación de la biodiversidad deben ser abordados desde diferentes escalas temporales y espaciales y en distintos niveles de organización (Noss 1991).

La utilización de imágenes de satélite tiene un alto potencial para contribuir en estudios sobre la distribución de especies a nivel regional. Muchas veces la información recolectada de sensores remotos no puede ser obtenida de otra fuente, debido a la inaccesibilidad en el campo ó la escasez de recursos para ir al campo. Colectar datos a través de sensores remotos permite obtener resultados más rápidos y a un menor costo que si el estudio fuera realizado en el campo (Howard 1991).

Por otro lado, de acuerdo a Clark (1998), el trabajo de campo complementado con análisis en Sistemas de Información Geográfica (SIG) proporciona una mejor interpretación de la distribución de las especies y factores intrínsecos a la heterogeneidad de los bosques neotropicales que en el campo no son bien visibles. Esta autora afirma que el SIG es una herramienta valiosa para relacionar patrones edáficos con la presencia de las especies arbóreas, no obstante, ello también depende de la escala de trabajo.

Según Guariguata (2002) la teledetección es capaz de ofrecerle al ecólogo tropical información – que antes era muy difícil de conseguir- sobre áreas muy extensas. Muchas de las investigaciones de teledetección en ecosistemas tropicales se han enfocado en la distinción de zonas con y sin cobertura boscosa. Este tipo de investigación ha dejado de lado la alta diversidad de tipos de bosque que se pueden encontrar en los trópicos y la capacidad que tienen algunos sensores remotos de proveer información ecológica de mayor utilidad (Tuomisto et al. 1994).

Sin embargo caracterizar tipos de bosque con alta diversidad como los bosques tropicales no es tarea fácil. Cada tipo de bosque tiene una respuesta espectral, se asume que dicha respuesta es suficiente para distinguir una cobertura de otra utilizando técnicas estadísticas de clasificación (Hutchinson 1982).

Más aún cuando se desea caracterizar especies individuales se requiere a veces de imágenes con infrarrojos que capten tales especies con sensores especiales adaptados para el efecto. Debido a la ausencia de dicha tecnología para la gran mayoría de las especies tropicales, el georreferenciamiento en el campo se hace inevitable. Con la ayuda de un Sistema de Información Geográfica (SIG), es posible ingresar, manipular, analizar y dar salida a los datos provenientes de los Sistemas de Posicionamiento Global Satelital (GPS) por sus siglas en inglés.

El SIG es una solución eficiente en el manejo integrado de recursos naturales y mapas (IICA 1997). La información se guarda en un formato de base de datos organizada de acuerdo con su ubicación espacial.

Además, provee de funciones de análisis que pueden proporcionar herramientas o aprisiones para el procesamiento de los datos espaciales, entre ellas se citan: superposición de mapas temáticos; análisis de visibilidad; análisis de proximidad; definición de polígonos ó áreas homogéneas y emisión de informes.

4.7. Técnicas estadísticas para modelar la distribución de especies vegetales

La predicción de la distribución de las especies con base a fuentes secundarias ha sido recientemente reconocida como un componente importante de los planes de conservación (Zimmermann 2000; Elith y Burgman 2002; Scott et al. 2002, citado por Austin 2002).

Una gran variedad de métodos estadísticos combinados con SIG y sensores remotos han sido estudiados en el análisis de la distribución de especies (Franklin 1998, Aspinall et al. 1993).

En este sentido varias formas de análisis de regresión predominan en la literatura. Los Modelos Lineales Generalizados (GLM, por sus siglas en inglés), el Análisis de Componentes Principales (PCA), CCA y DCA (ter Braak 1986), y los modelos aditivos generalizados (GAM) (Guisan & Zimmermann 2000). Existen ventajas y desventajas en cada caso. Por ejemplo Guisan et al. (1999) compararon el GLM con el CCA, llegando a la conclusión de que el GLM presenta una predicción más robusta. La ventaja de esta técnica es que es muy flexible y puede ser de naturaleza binomial (modelos logísticos) ó polinomial (regresión múltiple).

El modelo logístico es muy práctico y útil para especies con una buena estimación de su ausencia, pero cuando esta información no es disponible, su designación puede ser muy subjetiva y adicionar alto margen de error al modelo (Engler et al. 2004), razón por la cual Hirzel et al. (2001) desarrolló una metodología para emplear sólo datos de presencia en la regresión, llamada Análisis de Factor del Nicho Ecológico (ENFA), fue empleada con gran éxito por Engler et al. (2004), el cual lo compara con las técnicas convencionales (GLM, GAM) obteniendo resultados similares, aunque el

autor hace referencia al GLM como la mejor alternativa para modelar la distribución de las especies.

En la mayoría de los casos el propósito de la modelación espacial es la predicción de las especies en el área de estudio, mientras que la relación entre las especies y las variables ambientales y la aprobación de teorías ecológicas quedan en segundo plano (Guisan & Zimmermann 2000).

5. LITERATURA CITADA

- Aspinall, R., Veitch, N., 1993. Habitat mapping from satellite imagery and wildlife survey data using a Bayesian modelling procedure in a GIS. *P E & R S* 59: 537-543.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Baró, J.; Alemany, R. 2000. "Estadística II". España, Fundación para a la Universidad Oberta de Cataluña, Barcelona. 125p.
- Basnet, K. 1992. Effect of Topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24 (1): 31- 42.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The american naturalist* 124 (2):255-279.
- Chassot, O.; Monge, G. 2001. Corredor Biológico San Juan-La Selva para proteger la lapa verde. *Ambien-Tico* 95.
- Chaverri, I.F. 1998. Aplicación de un Sistema de Información Geográfica en la elaboración de los mapas preliminares de densidad de almendro y titor en el área del corredor biológico Río San Juan-Estación Biológica La Selva. Puerto Viejo, CR., Asociación de Bienestar Ambiental de Sarapiquí. 59p.
- Clark, D.A ;Clark, D.B.; Sandoval, R.; Castro, M.V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rainforest palms. *Ecology* 76: 2581-2594
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* (86) 1: 101-112.
- Clark, D.B; Palmer, M.W.; Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.
- Colinvaux, P.A.; De Oloveira, P.E.; Moreno, J.E; Miller, M.C.; Bush, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.
- Condit, R. 1995. Research in large, long term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10:18-22.
- Duivenvoorden, J.F. 1996. Patterns of tree species richness in a rainforest in the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28:142-158.
- Engler, R.; Guisan, A.; Rechsteiner, L. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41 (2):1-38.
- Fahrig, L.; Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* (8) 1: 50-59.

- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2001. Forests out of bounds: Impacts and effectiveness of logging bans in natural forests in Asia-Pacific. Asia-Pacific Forestry Commission. 51p.
- Finegan, B.; Delgado, D.; Zamora, N. 1999. Ecosystem Biodiversity in lowland tropical forest of Central America: characterization and applications to land management. In *Semana Científica* (4, 1999, Turrialba, Costa Rica). Logros de la investigación para el nuevo milenio. Turrialba, Costa Rica, CATIE. P 360-364(Serie Técnica. Informa técnico n° 5).
- Finegan, B. 2003. Diversidad y procesos ecológicos en bosques tropicales. Apuntes del Curso: Ecología y Biología de la Conservación. Escuela de Posgraduados, CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Flores, E. 1992. Árboles y semillas del Neotrópico. Vol 1 N° 1. San José, Museo Nacional de Costa Rica. 64p.
- Franklin, J., 1998. Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *J. Veg. Sci.* 9, 733- 748.
- Gajardo, R. 1993. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago. 165 p.
- García, R. 2002. Biología de la Conservación: conceptos y prácticas. Santo Domingo de Heredia, Instituto Nacional de Biodiversidad. 168 p.
- Gaston, K.J.; Rodrigues, A.S.; Rensburg, B.J.; Koleff, P.; Chown, S.L. 2001. Complementary representation and zones of ecological transition. *Ecology Letters* 4: 4 – 9.
- Gallo, M. 1999. Identificación de tipos de bosques primarios en la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Mg. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 65 p.
- Gastón, K.J. 1994. *Rarity*. London, Chapman & Hall. 204p. (population and community biology series 13).
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Guariguata, MR; Kattan, GH (eds). 2002. *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. EULAC/GTZ. Primera edición. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. 692 p.
- Guisan, A., Weiss, S.B., Weiss, A.D. 1999. GLM versus CCA spatial modelling of plant species distribution. *Plant Ecol.* 143, 107-122.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147 - 186.
- Harris, I.; Gallagher, P.B. 1989. New initiatives for wildlife conservation: the need for movement corridors. In: *Defenders of Wildlife* (editores). *Preserving communities & corridors*. Washington D.C. USA, Gay Mackintosh.

- Hartshorn, G.S. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. EULAC/GTZ. Primera edición. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. 692 p.
- Herrera, B.; Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distribution of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. *Plant and soil* 191:259-267.
- Hirzel, A.H., Helfer, V. & Métral, F. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 145: 111-121.
- Howard, J.A. 1991. *Remote sensing of forest resources: theory and application*. London, Chapman & Hall. 420p.
- Hubbell, S.P. ; Foster, R.B. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En M. E. Soule, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. USA, Sinauer Associates. Pp 205-231.
- Hutchinson, C.F. 1982. Techniques for combining and ancillary data for digital classification improvement. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 48 (1):123-130.
- IICA(Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura). 1997. *Mensura Forestal*. San José, Costa Rica. 561p. (Serie: Investigación y educación en desarrollo sostenible).
- Jiménez 1999. *Árboles Maderables en peligro de Extinción en Costa Rica*. 2da ED. Revisada y ampliada. Heredia, CR, Instituto Nacional de Biodiversidad. 186p.
- Jiménez, Q. 1999. Consideraciones sobre el manejo y conservación de 18 especies forestales vedadas en Costa Rica. *Guaiacum sanctum L. (guayacán real) un caso particular de estudio*. Tesis Msc. España, Universidad Internacional de Andalucía. 154p.
- Jiménez, Q; Rojas, R; Rojas, V; Rodríguez, L. 2002. *Árboles Maderables de Costa Rica*. Heredia, CR, Instituto Nacional de Biodiversidad. 361 p.
- Kattan 1994. Forest Fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
- Laurance, W.F; Cochrane, M.A.; Bergen, S; Fearnside, P.M.; Delamonica, P.; Barber, C.; D'Angelo, S.; Fernanades, T. 2001. The future of Brazilian Amazone. *Science* 291:438-439.
- Lieberman, M. ; Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Pg 106-119 *In* Mc Dade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespheide, H.A.; Hartshorn, G.S. (eds). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Lord, J.M.; Norton, D.A. 1990. Scale and spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* (4) 2:197-201.
- Martins, M. 1988. Preservación y genética evolutiva. In Araujo y Osuna (Eds). *Encuentro sobre recursos genéticos*. Pp 62-66. Jaboticabal, Sao Paulo, Brasil.
- Mateucci, S.D.; Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C. 168p.

- Mc Dade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G.S. 1994. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 486p.
- Megger, B.J. 1994. Archeological evidence for the impact of mega Niño events on Amazonia during the past two millenia. *Climatic Change* 28: 321-338.
- Munton, P. 1987. Concepts of threat to the survival of species used in Red Data books and similar compilations. En R. Fitter and M. Fitter editors. *The road to extinction*. UICN/UNEP. Pp 72-95.
- Noss, R.F. 1991. Landscape connectivity: Different functions at different scales. In *Landscape linkages and biodiversity*. Pp 27-39.
- Olivas, P. 2000. Estudio demográfico de *Podocarpus guatemalensis* Standl. En Boca Tapada de Pital, región Huetar Norte de Costa Rica. Informe de Práctica de especialidad. Cartago, CR, Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 57p.
- Pitman, N.C.A.; Ternorh, J.; Silman, M.R.; Núñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80:2651-2661.
- Pyke, C. P., R. Condit, S. Aguilar, and A. Hernández. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12(4):533–566.
- Rabinowitz, D; Cairns, S; Dilon, T. 1986. En M. E. Soule, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. USA, Sinauer Associates. Pp 182-203.
- SAS Institute. 1999. *Softwer version eight for windows*. N.C. USA.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J.; Margules, C.R. 1991. Biological Consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31:131-134.
- Stacey, P.B.; Taper, M. 1992. Environmental variations and persistence of small populations. *Ecological Applications* 2:18-19.
- Sullivan R. 1989. *Tying the landscape together: the need for wildlife corridors*. Florida, US, University of Florida, Cooperative Extension Service.
- Soulé, M. 1986. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Massachusetts, SINAUER Associates. 582p.
- Tabarelli, M.Mantovani, W.; Peres, C.A. 1999. Effects of habitats fragmentation on plant guild structure in montage Atlantic Forest of southeastern of Brazil. *Biological Conservation* 91:119-127.
- ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- ter Steege, H., Jetten, V.G., Polak, A.M.; Werger, M.J. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in Guyana. *Journal of vegetation science* 4:705-716.

- Tuomisto, H.; Linna, A.; Kalliola, R. 1994. Use of digitally processed satellite images in studies of tropical rain forest vegetation. *International Journal of Remote Sensing* 15 (8):1595-1610.
- Valencia, R.; Balslev, H.; Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha biodiversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- Villalobos, R. 1995. Distribución de *Quasia amara* L. ex Blom en Costa Rica, y su relación con los contenidos de cuasina y neocuasina (insecticidas naturales) en sus techidos. Tesis Mg. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 65 p.
- Withmore, R. 1984. *Tropical rain forest of the far east*. Oxford, G.B.Clarendon Press.352p.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land-plant communities. *Evolutionary Biology*, 10: 1-67.

ARTÍCULO I

Distribución de cuatro especies arbóreas en función de factores de sitio en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Costa Rica.

1. RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue relacionar variables de sitio con la distribución de cuatro especies arbóreas: *D. panamensis*, *L. ampla*, *S. costaricense*, y *H. mesoamericanum* a una escala de paisaje que abarca el total del área muestreada (645 ha) y una local que comprendió tres zonas de muestreo ubicadas en el norte, centro y sur del área de estudio (< 350 ha). Para tal efecto se tomaron datos en el campo instalando parcelas circulares de 10 m de radio en transectos de 400m de largo distribuidos a 75 m uno de otro, donde se registraron las siguientes variables de estudio: elevación sobre el nivel del mar, textura del suelo, profundidad, pendiente y acidez del suelo.

Tres de las cuatro especies revelaron patrones no aleatorios de distribución en relación con los factores de sitio expuestos como variables. La escasez de *H. mesoamericanum* no permitió la obtención de un modelo estadístico significativo. A escala de paisaje todas las variables excepto la profundidad del suelo formaron parte de los modelos en las distintas especies, las que mejor discriminaron la presencia fueron la elevación y la posición topográfica. También se comprobó que existe asociación entre las especies y las zonas de muestreo.

A escala local solo *S. costaricense* presentó modelos en las tres zonas de muestreo, mientras que *D. panamensis* y *L. ampla* solo presentaron en la zona del centro esto debido probablemente a las características ambientales de cada zona de muestreo o a la falta de esfuerzo de muestreo.

Estas especies tienen prioridad de conservación debido a que están en peligro de extinción y amenazadas, por lo que se considera necesario conservar las vedas impuestas en *S. costaricense*, *H. mesoamericanum* y *D. panamensis*. En lo que a *L. ampla* se refiere, sería conveniente realizar otros estudios que sugieran medidas de conservación más estrictas para esta especie.

Palabras claves: distribución, paisaje, local, zonas geográficas, extinción, amenazadas, escasas, vedas.

2. INTRODUCCIÓN

Uno de los fenómenos que más intriga a los ecólogos es la gran diversidad y riqueza de los bosques tropicales. Esto trae como consecuencia de que muchas especies sean escasas (Valencia 1994). De acuerdo a Pitman (1999) las especies escasas son aquellas con densidades menores a 1 ind/ha > 10 cm DAP.

El estudio de la distribución de las especies escasas es un desafío para la Biología de la Conservación, no sólo por la gran cantidad de especies con estas características sino por el riesgo a la extinción de sus poblaciones. En este sentido, varios de los estudios de distribución están relacionados con comunidades vegetales en gradientes latitudinales que varían desde los polos hasta el Ecuador demostrando efectos de variación en la composición florística (Ashton 1969, Tuomisto 1993, Oliveira-Filho et al. 1994). Esto contribuye a un conocimiento general de los patrones de distribución a nivel global, pero deja de lado efectos que a escalas menores son esenciales para entender la distribución de aquellas especies que por su condición de escasas en comunidades florísticas son imperceptibles y a escalas menores pueden ser detectables.

En las plantas la variación a escala local y de paisaje se puede relacionar con varios factores ambientales sin embargo en el campo los más directos son los factores edáficos. Los factores edáficos se refieren a la estructura tanto química como física del suelo incluyendo la posición topográfica y la pendiente (Clark et al. 1996).

Los factores edáficos como determinantes de la distribución de las plantas tropicales han sido bien estudiados hasta el momento (Basnet 1992, Johnston 1992, Lieberman et al. 1996), inclusive desde el punto de vista de especies individuales (Clark et al. 1995, Clark et al. 1999), pero aún hay mucho por aportar, sobre todo teniendo en consideración que muchas especies pueden ofrecer respuesta no solo a la alta variación de factores de sitio sino también a factores históricos como procesos de deforestación y perturbaciones naturales ocurridos hace muchos años atrás.

La zona Huertar Norte en la Región Atlántica de Costa Rica, es considerada una de las áreas de bosque húmedo tropical más importante en términos de cobertura vegetal y una de las principales zonas productoras de madera en el país, esto fue una de las causas por la cual dicha zona se vio afectada por los procesos de deforestación en el país años atrás (CCT 2002). El proceso de degradación, extirpación y fragmentación pone en riesgo la conservación de diversos tipos de hábitat y su biodiversidad, y atenta contra la sobrevivencia de poblaciones de especies escasas.

En función de lo antes expuesto, la presente investigación analizó la distribución cuatro especies escasas a escala local y de paisaje con relación a factores edáficos y ambientales. Las especies de estudio fueron: *Dipteryx panamensis*, especie parcialmente vedada en Costa Rica y muy importante en la zona al servir de hábitat natural de la lapa verde (*Ara ambigua*) (Chassot y Monge 2001);

Lecythis ampla, considerada en amenaza por la acuciante explotación de sus poblaciones (Jiménez et al. 2002); *Sclerolobium costaricense*, especie endémica para Centroamérica y vedada en Costa Rica; *Hymenolobium mesoamericanum*, sumamente escasa (Clark et al. 1996) y vedada en Costa Rica. Dicha investigación fue llevada a cabo la Región Huetar Norte de Costa Rica, en el área propuesta para el Corredor Biológico San Juan-La Selva, Cantón de Sarapiquí, Distrito de Heredia, Costa Rica.

El objetivo del estudio fue: relacionar a una escala local y de paisaje la distribución de árboles de las cuatro especies mencionadas anteriormente con variables edáficas y ambientales de los sitios donde se ubican. En este contexto, esta investigación pretende ser un acercamiento para promover la conservación de estas especies en el estudio de su hábitat y distribución a una escala local y de paisaje.

3. METODOLOGÍA

3.1. Zona de Estudio

La investigación se llevó a cabo en el área que comprende el Corredor Biológico San Juan La Selva (CBLS), que abarca una superficie aproximada de 240.000 hectáreas, limitando al norte con Nicaragua y al sur con el Parque Nacional Braulio Carrillo (Figura 1).

Esta zona corresponde a bosque muy húmedo tropical, según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1978), siendo influenciada sus condiciones climatológicas por el régimen de precipitación del Atlántico costero (Forero 2001). Se presenta en el área un gradiente de precipitación, esta disminuye de este a oeste, y de sur a norte, las máximas registradas alcanzan 5500 mm y las mínimas 2900 mm (Instituto Meteorológico Nacional 1975). Las elevaciones del área oscilan entre los 37 y 400 msnm, disminuye al norte y aumenta al sur del área de estudio (Atlas de Costa Rica 2000).

Los suelos de la zona son derivados de la actividad volcánica y procesos aluviales (Mc Dade et al, 1994) y varían desde suelos relativamente fértiles (Entisoles e Inceptisoles) a suelos infértiles (Ultisoles) (Sollins et al. 1994, citados por Clark et al. 1996). Encontrándose en las partes bajas e inundables suelos Histosoles y Entisoles, en las zonas bien drenadas los Inceptisoles y, en casi todo el territorio, excepto las zonas altas, los Ultisoles entremezclados con los Inceptisoles (Mc Dade et al. 1994).

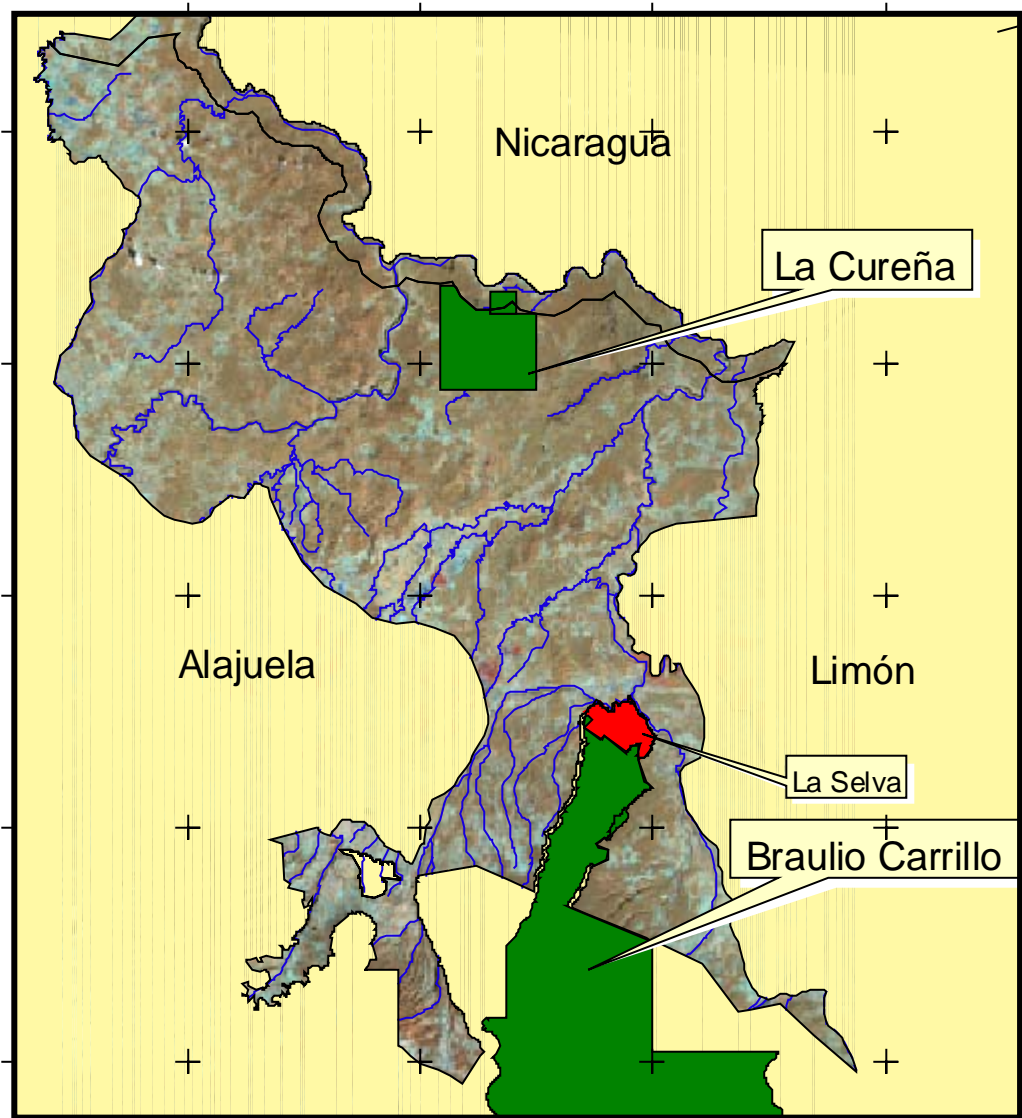


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio. La línea negra representa el límite del CBL. Las áreas verdes representan las áreas protegidas dentro y anexas al CBL. En rojo La Estación Biológica La Selva. En líneas azules los ríos que riegan la zona. Fuente Atlas de Costa Rica 2000, Imagen Satelital Landsat 2001.

El área presenta una importante red hídrica que riega toda su extensión. Los ríos principales son el Sarapiquí, Puerto Viejo, San Carlos y Toro donde desembocan otros ríos secundarios (Atlas de Costa Rica 2000).

3.1.1 Selección de las zonas de muestreo

Las zonas de muestreo para el análisis se seleccionaron con base en un mapa preliminar de distribución de las especies de interés (Figura 2). Este mapa fue elaborado mediante la sistematización de registros de presencia con base en las siguientes fuentes: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio); Organización para Estudios Tropicales (OET), Missouri Botanical Garden (MOBOT), Fundación para la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos CODEFORSA, Centro Científico Tropical (CCT), bases de datos de tesis del CATIE: Forero (2001); Gallego (2002), Steven Sesnie (en preparación), Hernandez (2003) y Ramos (2004) e investigaciones realizadas por esta institución en bosques primarios y secundarios, Herbario Nacional, Instituto Tecnológico de Costa Rica.

Para seleccionar los sitios se consideraron los siguientes criterios:

- presencia de las especies de interés
- buena accesibilidad al sitio
- presencia de bosque primario
- conocimiento de la distribución de las especies por los lugareños.

De acuerdo al mapa preliminar se escogieron los sitios de muestreo, en este sentido se consideraron tres zonas de muestreo: la zona noreste del corredor, el centro y el sur (Cuadro 1); debido a ciertas limitaciones no se pudo estudiar la zona noroeste (Boca Tapada), a ello se sumó la poca accesibilidad sobre todo en período lluvioso, época en que fue realizado el trabajo de campo. Se escogieron siete fincas: Paniagua y Rojomaca en la zona Norte, Selva Verde, Ladrillera 1, La Martita en el Centro, Ignacio Sanchez y Mario Alvarado al Sur. En total se instalaron 189 parcelas en 7 fincas las cuales se ubican en las tres zonas de muestreo definidas anteriormente. En el Cuadro 1 se presenta los datos de las fincas de estudio.

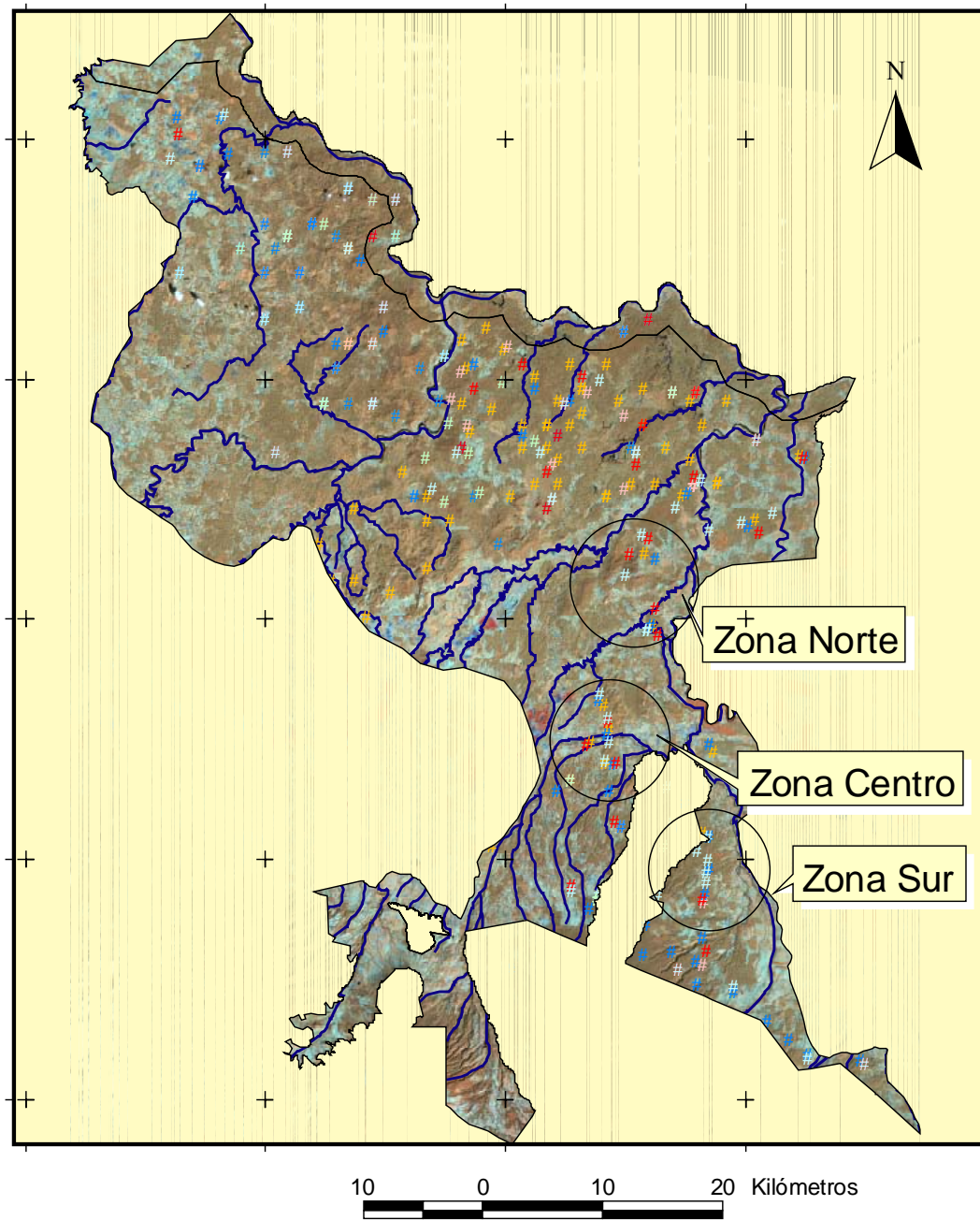


Figura 2. Mapa preliminar de distribución y zonas de muestreo. En puntos naranja: *D. panamensis*; en azul *L. ampla*; en celeste *S. costaricense*; en verde *P. guatemalensis*; en rojo *H. mesoamericanum*; en rosa *C. macrocarpa*. Fuente: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Fundación para la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos CODEFORSA, Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE), Missouri Botanical Garden (MOBOT), Atlas de Costa Rica 2000, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Herbario Nacional. Imagen Landsat TM (2001).

Cuadro 1. Fincas seleccionadas según zona de muestreo.

Fincas	Ha	Número de parcelas	Zona de muestreo
Paniagua	91	30	Norte
Rojomaca	117	17	Norte
Selva Verde	186	51	Centro
Ladrillera 1	41	31	Centro
La Martita	97	28	Centro
Ignacio Sanchez	96	20	Sur
Mario Alvarado	17	12	Sur

3.2. Muestreo

Inicialmente se planteó realizar un muestreo sistemático empleando parcelas circulares de 20 m de diámetro cada 50 m a lo largo de transectos. Esto no fue factible, debido a que con tal metodología no fue posible encontrar suficiente individuos de las especies de interés en forma sistemática, resultando la mayor cantidad de parcelas instaladas con ausencia de individuos. Por lo que se decidió realizar un muestreo dirigido, el que consistió en establecer en cada sitio carriles de 400 m de largo por 20 m de ancho dispuestos cada 75 m, donde se instalaron parcelas con las mismas características de forma y tamaño que en la metodología planteada inicialmente, pero solo se instalaron donde se encontró algún individuo deseado, siendo el centro de la parcela el individuo de la especie deseada con mayor tamaño. La distancia mínima entre parcelas fue de 50 m para asegurar independencia.

Dentro de las parcelas se evaluó todo individuo >10 cm de dap de las especies seleccionadas, registrándose su dap y su identificación taxonómica. Los atributos ambientales fueron caracterizados según la metodología descrita por Suárez de Castro, citado por Terán (1997). Dentro de cada parcela se registraron variables de sitio como: textura superficial del suelo, profundidad del suelo cavando con un barreno a 50 cm de longitud, el pH del suelo se tomó a 15 cm y 30 cm de profundidad con equipo de campo (Cornell pH test kit). La pendiente se midió con un clinómetro Sunto midiendo el mayor gradiente a partir del centro de la parcela y la posición según sea cima de una colina, ladera o la parte baja de la colina (siguiendo a Delgado y Finegan 1999). La elevación sobre el nivel del mar se obtuvo con ayuda de un altímetro calibrado previamente en cada sitio.

3.3. Análisis de datos

La variación de las condiciones de sustrato en el área de estudio fue caracterizada a través de análisis de estadística descriptiva, análisis canónico discriminante y ANDEVA por zona de muestreo a efectos de observar las diferencias ambientales entre los tres sitios. Posteriormente se aplicó una prueba de chi cuadrado para asociar la distribución de las especies por zonas.

Para el análisis de datos, la posición topográfica y la textura fueron medidas como variables *dummy*, ó clasificatorias, las cuales se ordenaron de acuerdo a su tipología y de esta forma se ingresaron en los análisis estadísticos. La posición topográfica se clasificó en tres categorías según sea su posición en la colina: 1) cima 2) ladera y 3) bajo.

La textura se clasificó de la siguiente forma: 1) arenoso 2) franco arenoso 3) arcilloso 4) franco arcilloso.

Como la naturaleza de la variable respuesta es binaria, (presencia/ausencia), se usó la regresión logística para detectar cuales variables influyen potencialmente en la distribución de especies, este análisis fue aplicado primeramente a nivel de las tres zonas juntas al que se denominó escala de paisaje y por zona de muestreo, al que se lo llamó escala local. Se corrieron varios modelos, inicialmente se analizaron todas las variables para observar cuales eran las más significativas, y se fue desechando aquellas de poco aporte al modelo, luego se volvió a correr el análisis hasta lograr un modelo consistente y ajustado. El ajuste de los modelos finales fue evaluado con la prueba *likelihood ratio* o desviación con una probabilidad menor a 0.05. Además, se comprobó la significancia de los parámetros de cada modelo por medio de la prueba de máxima verosimilitud y el porcentaje de concordancia, destinando a la probabilidad 0.5 como el valor mínimo de predicción correcta de presencia (SAS Institute 1999). Para saber si la distribución de la presencia de las especies varió con relación a lo esperado por rangos en las variables se realizaron análisis univariados con las variables más significativas empleando la prueba de Chi cuadrado con $p < 0.05$.

4. RESULTADOS

4.1. Descripción de la distribución de las especies en el área de estudio

Las cuatro especies estudiadas presentaron escasa presencia en el área de estudio. El número de individuos encontrados en toda el área para *D. panamensis* fue de 89 individuos, *L. ampla* con 70, *S. costaricense* con 48 y *H. mesoamericanum* con 15 individuos.

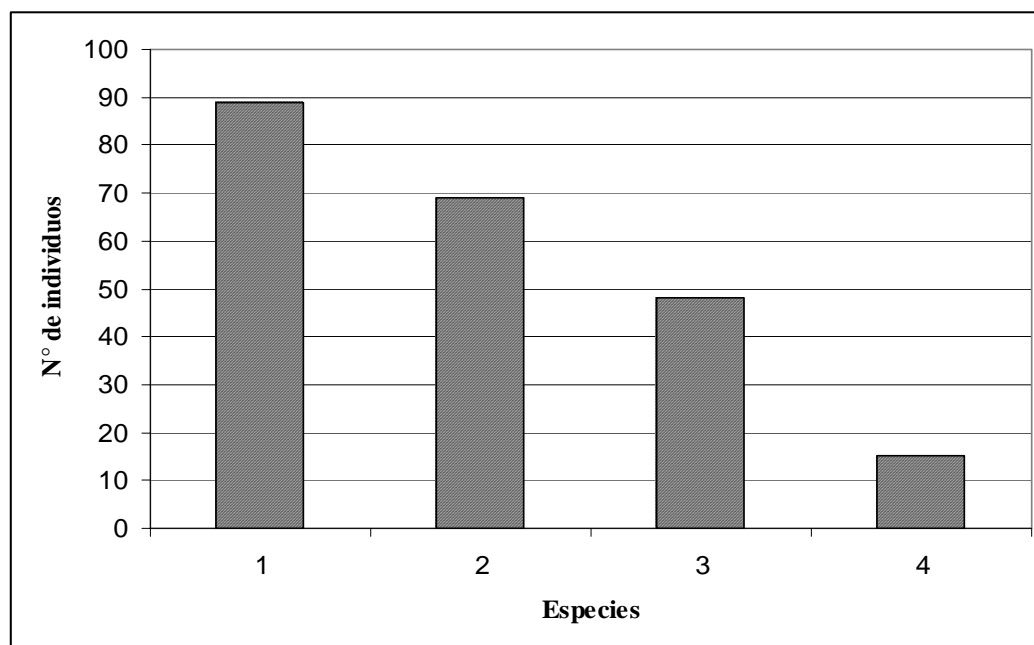


Figura 3. Número de individuos de las especies encontradas en el área de muestreo. Especies: (1) *D. panamensis*; (2) *L. ampla*; (3) *S. costaricense*; (4) *H. mesoamericanum*

Como se puede apreciar en la Figura 2 la especie más frecuente fue *D. panamensis*, y la de menor presencia *H. mesoamericanum* encontrándose en forma aislada en toda el área de muestreo (645 ha) y muy dispersa en todo en el escenario estudiado.

4.1.2. Estructuras poblacionales de las especies

La distribución diamétrica de los individuos presenta un patrón muy similar en tres de estas especies, mayor presencia de individuos adultos y escasez de individuos en tamaños intermedios, en todos los casos se puede deber a distintas razones, que para efectos de este estudio son hipótesis que deben ser validados posteriormente.

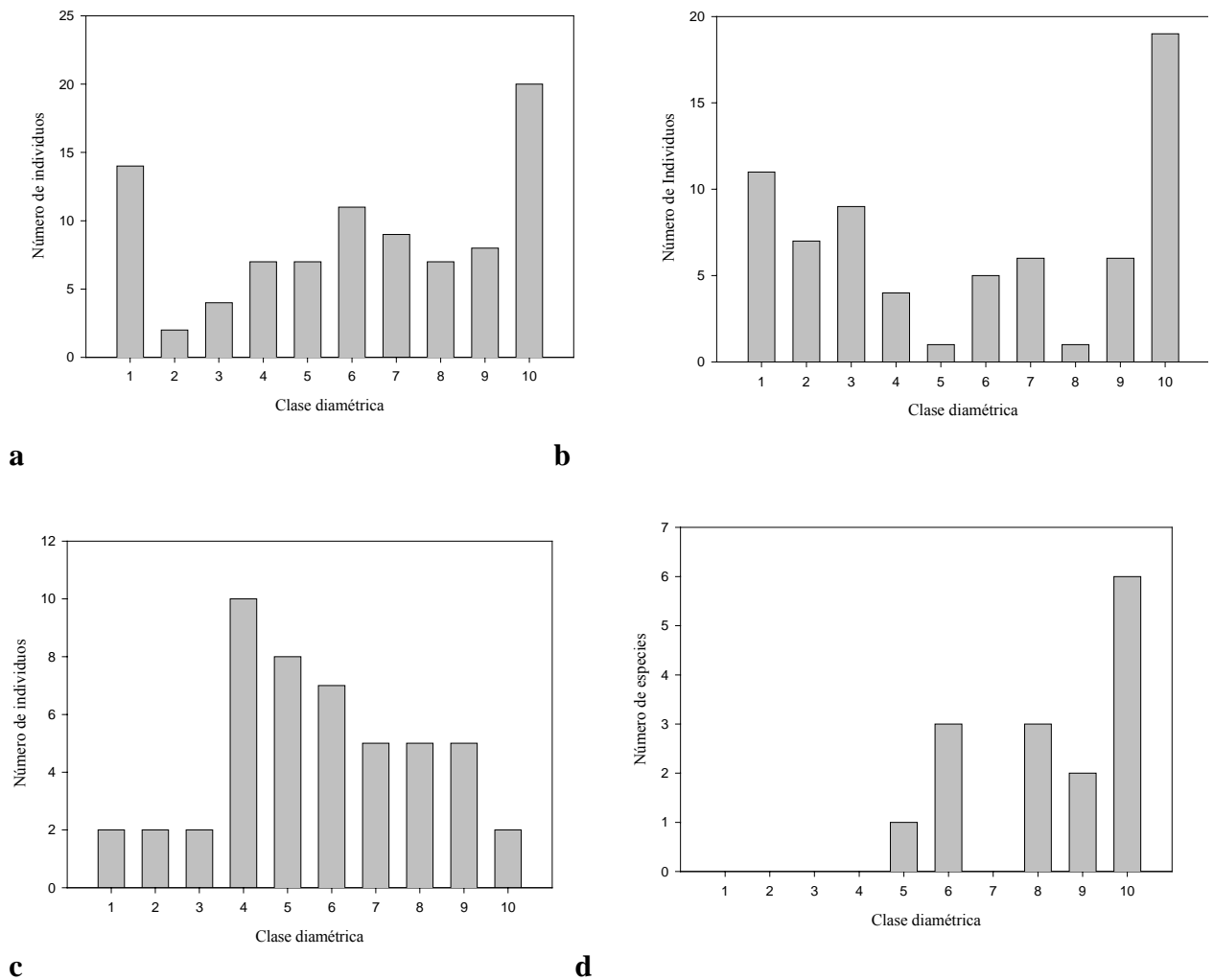


Figura 4. Número de individuos por clase diamétrica (cm): (1) 10-19.9; (2) 20-29.9; (3) 30-39.9; (4) 40-49.9; (5) 50-59.9; (6) 60-69.9; (7) 70-79.9; (8) 80-89.9; (9) 90-99.9; (10) >100. Figura a) *D. panamensis*; b) *L. ampla*; c) *S. costaricense*; d) *H. mesoamericanum*.

La mayor proporción de los individuos de *D. panamensis*, *L. ampla* se encuentran en la clase mayores a 100 cm, en ambas distribuciones se puede observar un declive de individuos en las clases intermedias, en el caso de *D. panamensis*, esto podría ser debido a su dificultad para establecerse (Chaverri 1998), pues la especie se caracteriza por presentar abundante regeneración pero con una alta tasa de mortalidad por necesidades de luz y espacio para establecerse en el bosque (Clark et al. 1996). *L. ampla* en cambio, cuenta con una regeneración muy escasa (Gallego 2002) aunque sea una especie tolerante a la sombra (Jiménez et al. 2002), por lo que la luz no es un factor limitante para su establecimiento en el bosque. Se sugiere que el aprovechamiento sin restricciones de la especie aunado a la fragmentación de los bosques y la depredación de semillas en los fragmentos debido a una alta abundancia de consumidores (Guariguata et al. 2002) podrían ejercer una presión sobre la reproducción de la especie, esto puede constituir una amenaza potencial

considerando su escasez. Se requieren esfuerzos adicionales para llegar a conclusiones más acertadas respecto a este punto.

Por otra parte, la luz puede ser un factor de sitio interesante a tomar en cuenta para *D. panamensis* a escala local, ya que podría ser determinante para la distribución de la especie en las diferentes clases diamétricas.

Una situación distinta a las dos especies anteriores presenta *S. costaricense*, pues se puede observar escasos individuos en las etapas juveniles y mayor presencia en los tamaños intermedios, la tendencia disminuye a medida que el diámetro aumenta, lo cual podría tener un efecto negativo para garantizar la reproducción de la especie. Por otra parte, Gallego (2002) encontró que la densidad de esta especie en la zona de estudio es muy baja (0.1 árboles/ha) por lo que recomienda que sea considerada escasa en la zona.

H. mesoamericanum presenta un vacío de árboles en las clases de 10 cm a 49 cm de diámetro. Recién a partir de 50 cm se pudieron observar los ejemplares, esto sugiere que esta especie es demandante de luz por lo que el establecimiento de la regeneración es sumamente difícil, ya que las condiciones donde actualmente se encuentran los árboles que producen semilla, no son las más aptas para el desarrollo de individuos juveniles, inclusive dentro del bosque primario poco intervenido es raro encontrar individuos de esta especie.

Para concluir se puede decir que tres de las cuatro especies presentaron mayor porcentaje de individuos en las clases diamétricas superiores, pero si los adultos viven por tiempo prolongado la regeneración no será del todo exitosa para mantener una población estable (Condit et al. 1998). Finalmente, aunque existan ciertos indicadores para hacer inferencias de dinámica poblacional, por la escasez de individuos en algunas clases, los datos aquí presentados no se prestan para hacer este tipo de aseveraciones ya que se deben tener en cuenta otras variables demográficas además de la distribución por clase diamétrica para llegar a conclusiones acertadas en este sentido (Condit et al. 1998).

4.2. Caracterización del sustrato del área de estudio

El área de estudio presentó diferentes gradientes ambientales, los detectados por este estudio fueron en primer lugar, la elevación que con valores mínimos de 80 msnm y máximos de 250 msnm, describiendo un aumento a medida que se avanza al sur. Por otro lado, el pH osciló entre los 5.0 y

6.5, los valores mínimos fueron encontrados al norte del área de estudio y los máximos en la zona del centro. La pendiente varió desde 2% como mínimo y 75% como máximo. En cuanto a la profundidad del suelo los valores mínimos fueron de 40 m y máximos de 90 m en toda el área de estudio. Para poder observar mejor las diferencias se decidió detallar por zona de muestreo estos factores ambientales. En el Cuadro 2, se observan las estadísticas descriptivas para cada zona.

Cuadro 2. Estadísticas descriptivas de los factores ambientales. En columnas se encuentran las zonas geográficas (Norte, Centro y Sur) y los factores ambientales: pH, profundidad (m), pendiente (porcentaje) y la elevación sobre el nivel del mar (msnm) por zona. En filas los parámetros estadísticos: Media, Desviación estándar (D.E), Coeficiente de variación (CV).

Zonas	Norte				Centro				Sur			
Factores	pH	Prof.	Pend.	Elev.	pH	Prof.	Pend.	Elev.	pH	Prof.	Pend.	Elev.
Media	5	88.3	27.6	84.2	5.2	85.1	22.2	101.8	5.6	84.3	14.6	197.1
D.E	0.34	9.0	17.8	19.0	0.54	12.2	17.2	21.3	0.5	3.22	9.9	46.7
C. V	6.87	10.6	72.0	22.5	10.2	14.6	77.4	20.9	9.6	9.62	3.6	23.7

Observando las medias, se puede apreciar que los tres factores con mayor variabilidad con respecto a este parámetro estadístico en las tres zonas de muestreo fueron el pH, la elevación y la pendiente. Aunque la profundidad varió muy poco en las tres zonas, también se utilizó este factor para describir los sitios.

Las fincas de la zona norte, se caracterizaron por presentar suelos más ácidos y elevaciones menores, las pendientes son más pronunciadas que en las dos zonas restantes, mientras que las fincas del centro presentaron la menor profundidad de suelos del área de estudio, la pendiente fue menor que en la zona norte pero mayor que en la zona sur, el pH fue muy similar al de la zona norte. Por otra parte en las fincas del sur, se presentaron las elevaciones más altas de toda el área de estudio con pendientes menores que en las demás zonas, mayor profundidad de suelos y el pH más alcalino del área de estudio. En las tres zonas de estudio la elevación presentó mayor desviación (DE) de los datos con respecto a la media.

El mayor coeficiente de variación (CV) se observó en la variable pendiente para las zonas norte y centro, mientras que para la sur estuvo dado por la elevación msnm, este índice describió una alta variación en estas zonas con respecto a estos factores ambientales.

4.2.1. Análisis de los factores ambientales y de sitio por zona de muestreo

Para comprender mejor cuales variables discriminan más entre las tres zonas se realizó un análisis canónico discriminante, el cual permite separar las zonas con base en las variables más significativas en dos ejes canónicos (Preston 1962).

Los resultados mostraron que las dos funciones canónicas explicaron consistentemente el análisis, ambas con $p < 0.001$, sin embargo el eje canónico 1 (horizontal) explicó el mayor porcentaje de variación (0.96) mientras que el eje 2 (vertical) solo el 4% de la variación total. En la figura 4 se aprecia la ilustración de este análisis.

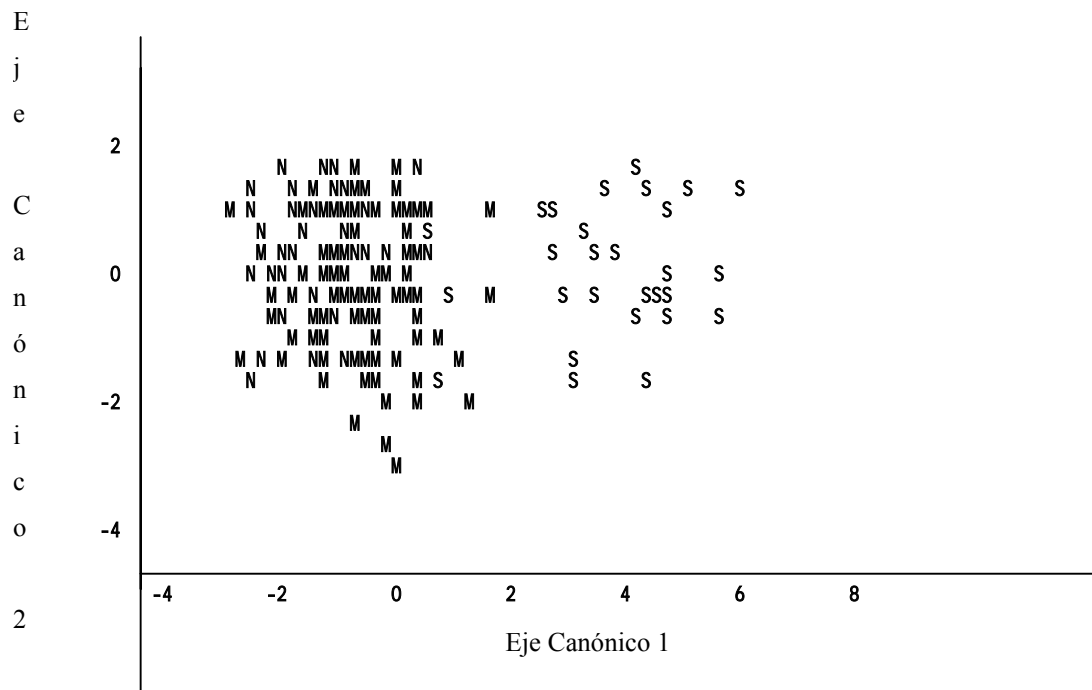


Figura 5. Representación gráfica del análisis canónico discriminante de las tres zonas de muestreo. N: parcelas del norte, M: parcelas del Centro y S: parcelas del sur.

Examinando el eje canónico 1, el análisis mostró que la mayor discriminación se encuentra en la diferencia entre las parcelas del sur y las del norte y centro, explicada por la elevación que fue mayor en la zona sur, el mayor porcentaje de pendiente y los sitios con cima en las zonas norte y centro, no se aprecia una discriminación entre norte y centro. En el eje canónico 2 las variables ejercieron menor influencia sin embargo como son altamente significativas se consideraron importantes para explicar la separación de las parcelas del norte y centro, mediante la variable textura arenosa en la zona norte, la cual fue la que mejor discriminó. El bajo porcentaje de

explicación del eje canónico 2 separa muy poco las parcelas del norte y centro, por lo que se puede decir que el eje canónico 1 explicó casi en su totalidad la diferencia de sitios.

Para poder corroborar las interpretaciones derivadas de análisis canónico en las tres zonas y observar si existen diferencias entre medias, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA $Pr < F = 0.05$) y Chi cuadrado para las variables clasificatorias, lo que permitió encontrar diferencias significativas para las variables con mayor poder discriminante.

Cuadro 3. Comparación de los factores de sitio y variables ambientales. Profundidad (m), pendiente (%), elevación (msnm).

Variables ambientales y factores de sitio	Valor de F	Pr>F	Prueba de Duncan		
			Norte	Centro	Sur
pH	10.15	<.0001*	5 a	5.2 b	5.6 c
Profundidad	1.86	0.159	88.3 a	85.1 a	84.3 a
Pendiente	5.06	0.0072*	27.4 a	22.8 a	14.96 b
Elevación	180.88	<.0001*	83.97 a	101.95 b	196.66 c

Mediante la comprobación estadística de las medias de las variables ambientales de los tres grupos (Duncan 0.05), respecto al pH existen diferencias entre las tres zonas siendo los suelos de la zona norte más ácidos y los del sur más alcalinos. En cuanto a la profundidad no se vieron diferencias en ninguna zona. Una mayoría de los suelos muestreados, independientemente de la zona, presentaron profundidades mayores a 90 cm, lo que categoriza a suelos profundos, esta escala no está muy detallada para los suelos tropicales, siendo que algunos llegan hasta 7 m de profundidad (Sancho Mata 1987). Por otra parte, las parcelas ubicadas en las fincas del sur presentaron menores pendientes que las de las fincas del norte y centro. Conforme se avanza de la zona norte a la sur, la elevación sobre el nivel del mar incrementa en forma significativa.

Las pruebas de chi cuadrado, revelaron una mayor asociación de la textura franco arcillosa ($P < 0.0003$) con la zona de muestreo centro y ninguna asociación significativa con las posiciones topográficas por zonas. Las diferencias de las variables ambientales entre las tres zonas fueron altamente significativas lo que demostró una heterogeneidad ambiental marcada entre zonas debido a la pendiente, elevación y pH, esto conlleva a analizar la distribución de las especies en cada una de ellas, a fin de detallar con mayor precisión los modelos de distribución a escala local.

4.2.2. Factores que influyen en la distribución de las especies a través del paisaje

Para poder observar la asociación de cada especie respecto a las tres zonas muestreadas, se ha realizado un chi cuadrado, lo cual arrojó modelos muy consistentes y significativos para las tres

especies: *D. panamensis* ($X^2= 59.73$; $p<0.0001$); *L. ampla* ($X^2= 12.45$; $p<0.0002$) y *S. costaricense* ($X^2= 23.38$; $p<0.0001$). En la Figura 5 se aprecian los resultados de la prueba.

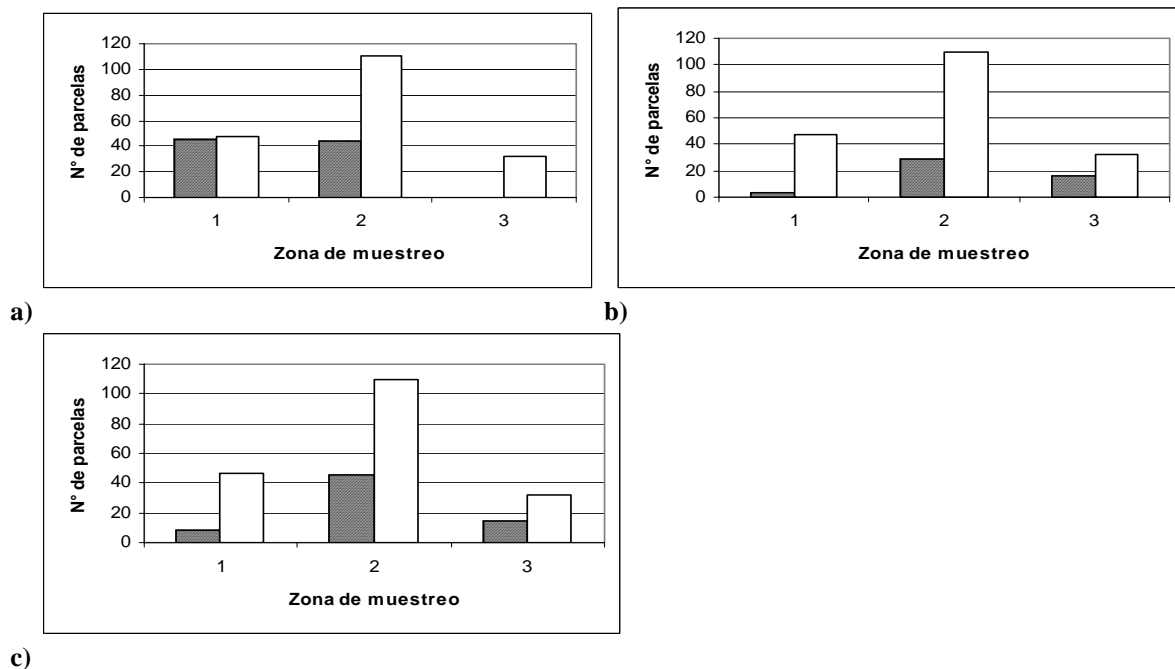


Figura 6. Frecuencia de parcelas con presencia para a) *D. panamensis*, b) *S. costaricense* y c) *L. ampla* por zona de muestreo. Para todos los casos: en el eje de las abcisas se categoriza la zona: 1) norte; 2) centro; 3) sur. Las barras en blanco simbolizan la respuesta esperada (N total de parcelas por zona) y las barras diagonales la respuesta observada por especie.

D. panamensis presenta una marcada asociación con la zona norte con presencia en 96% de las parcelas, en cambio su ausencia es absoluta en la zona sur, *S. costaricense* y *L. ampla*, por más que su presencia no sea muy frecuente no se ausentaron totalmente de las tres zonas, mostrando mayor porcentaje de presencia en la zona sur con 50% y 47% de presencia respectivamente. Esto indica que las especies responden a las variaciones de sitio.

En el análisis de las especies por zona de muestreo, se aprecia como algunas de estas son más frecuentes en ciertas zonas. En el Cuadro 4 se demuestra la abundancia por zona de cada especie.

Cuadro 4. Número de individuos por especie en las zonas de muestreo. En las columnas se indican las zonas de muestreo.

Zonas de muestreo	Norte	Centro	Sur
Especies			
<i>D. panamensis</i>	45	44	0
<i>L. ampla</i>	8	46	15
<i>S. costaricense</i>	3	29	16
<i>H. mesoamericanum</i>	1	13	1

Se puede ver que *D. panamensis* se presenta solamente en las zonas norte y centro del área de estudio, mientras que al sur su presencia es nula. *L. ampla*, *S. costaricense* y *H. mesoamericanum* están presentes en las tres zonas, aunque con mayor frecuencia en la del centro y menor en la zonas norte y sur.

4.3. Análisis de Regresión Logística a escala de paisaje

A continuación se analiza la distribución de las especies en toda el área de muestreo. En el Cuadro 5 se presentan los modelos logísticos para las tres especies con sus respectivos parámetros significativos.

Cuadro 5. Parámetros del modelo logístico para *D. panamensis*, *L. ampla* y *S. costaricense*. La especie *H. mesoamericanum* fue excluida del cuadro por no presentar un modelo significativo.

<i>Especie</i>	<i>Parámetro</i>	<i>GL</i>	<i>Coficiente</i>	<i>Error</i>	<i>Chi Cuad</i>	<i>Pr<Chi Cuad.</i>
<i>D.panamensis</i>	Intercepto	1	9.7655	2.2108	19.5919	<0.0001
	pH	1	-1.3117	0.416	9.942	0.0016
	Pendiente	1	0.0231	1.0105	4.8568	0.02
	Elevación	1	-0.0355	0.0083	18.3422	<0.0001
	Textura fr. arenoso	1	1.0021	0.502	3.9844	0.0459
	PT :Bajo de colina	1	-1.7193	0.4959	12.02	0.0005
<i>L.ampla</i>	Intercepto	1	-2.6148	0.5522	22.4212	<0.0001
	Elevación	1	0.0117	0.00411	8.0215	0.0046
	Textura arcillosa	1	1.1634	0.3599	10.4486	0.0012
	PT:cima de colina	1	-1.4528	0.5491	7.0016	0.0081
	PT: bajo de colina	1	1.4181	0.3776	14.1085	0.0002
<i>S.costaricense</i>	Intercepto	1	-7.3841	2.0817	12.5827	0.0004
	pH	1	0.7265	0.3843	3.5752	0.0586
	Elevación	1	0.0129	0.00417	9.5528	0.002
	PT :cima de colina	1	1.8926	0.3947	22.9917	<0.0001

Todos los modelos estadísticos fueron altamente significativos con alfa menor al 0.05.

La especie *D. panamensis* se presenta con mayor frecuencia en suelos de textura franco arenosa; el pH es bajo osciló entre los rangos 4 a 5.5 según la escala de acidez utilizada en cambio el *S. costaricense* se asoció a suelos con pH más altos variando entre 5.0 y 6.5; en tanto que *L. ampla* no presentó un patrón de distribución significativo con respecto al factor pH.

En cuanto a la posición topográfica, los modelos logísticos revelaron una alta asociación de *L. ampla* con las partes bajas de las colinas, mientras que *D. panamensis* es menos frecuente en partes

bajas, y *S. costaricense* con mayor presencia en las cimas de las colinas. Esto se puede también apreciar mediante un análisis de chi cuadrado donde se asoció cada especie con respecto a este factor. En la Figura 7 se muestran los resultados.

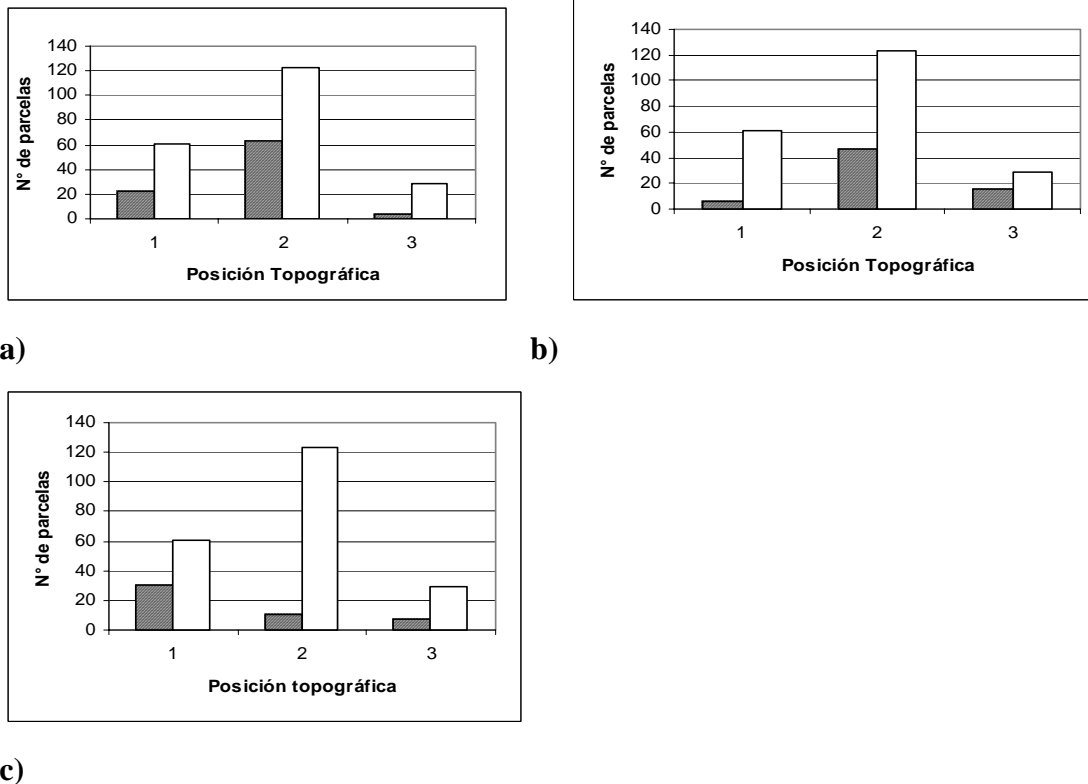


Figura 7. Frecuencia de parcelas con presencia para a) *D. panamensis*, b) *S. costaricense* y c) *L. ampla* por posición topográfica. Para todos los casos: en el eje de las abcisas se categoriza la posición: 1) cima; 2) ladera; 3) bajo. Las barras en blanco simbolizan la respuesta esperada (N total de parcelas por posición) y las barras diagonales la respuesta observada por especie.

La prueba demostró que existen diferencias significativas en las distribuciones de las tres especies. La mayor presencia de *D. panamensis* guardó estrecha asociación con la ladera ($X^2=14.66$; $P<0.001$), indicando un 51% de presencia en las laderas, siendo estas pendientes no muy pronunciadas en la mayoría de las ocasiones entre 15 y 45%. Sin embargo Clark et al (1998), mediante un muestreo sistemático con altas réplicas en la Estación Biológica La Selva demostraron que *D. panamensis* se distribuye preferentemente en sitios planos de terrazas aluviales, a esta escala (216 ha.) aún más local que la expuesta por el presente estudio, en esto se debe considerar algunas fuentes de variación como el tipo de suelo, la historia geológica y la presencia del río Sarapiquí que influye en la fisiografía de la zona y posiblemente hace de barrera natural de la especie, por lo que

está respondiendo de forma diferente a lo encontrado en el escenario presentado en este estudio. Las barreras naturales como ríos y montañas pueden influir en la distribución de especies vegetales propiciando cambios en los patrones florísticos (Birks 1996).

S. costaricense fue más frecuente en cimas, donde se registró el mayor porcentaje de presencia (49%) con relación a las demás categorías de posición ($X^2= 40.04$; $p<0.0001$), en sitios planos que variaron entre 8 y 10% de pendiente. Por otra parte, *L. ampla* tiene mayor probabilidad de ocurrencia en bajos de colinas registrando una presencia de 52% ($X^2= 21.16$; $p<0.002$); con pendientes relativamente planas a suaves que oscilaron entre 15 y 30%, en este caso se concuerda con Clark et al. (1998), donde la misma especie registró patrones similares a escala local, probablemente esta especie mantenga estas características aún cuando existan fuentes de variación. La variable elevación fue significativa en los tres modelos logísticos, en cambio en las pruebas de chi cuadrado solo se encontraron diferencias para *D. panamensis* con un 55% de ocurrencia entre 0 y 100 msnm ($X^2 = 24.57$; $P< 0.0001$), y *S. costaricense* con mayor porcentaje de presencia (64.28%), en elevaciones mayores a 200 msnm, la distribución de *L. ampla* y *H. mesoamericanum* no presentaron variación en la distribución entre lo observado y esperado.

En el siguiente cuadro se muestran los modelos logísticos resultantes para cada especie por zona.

Cuadro 6. Análisis de regresión por zona de muestreo para las tres especies con modelos predictivos significativos. (*) No se encontró modelo significativo.

Especie	Norte			Centro			Sur		
	Parámetro	Coefficiente	P	Parámetro	Coefficiente	P	Parámetro	Coefficiente	P
<i>D.panamensis</i>	*			Intercepto	9.01	0.003	*		
				pH	-1.22	0.002			
				pendiente	0.033	0.002			
				elevación	-0.033	0.01			
				arcilloso	-1.12	0.04			
				bajo	-2.18	0.007			
<i>L.ampla</i>	*			Intercepto	-4.12	0.05	*		
				arcilloso	1.22	0.0072			
				cima	-1.71	0.03			
				bajo	1.04	0.03			
<i>S.costaricense</i>	Intercepto	16.12	0.15	Intercepto	-5.18	0.01	Intercepto	-39.26	0.06
	pH	-3.93	0.01	cima	2.32	0.0001	pendiente	0.55	0.05
							arcilloso	-9.5	0.05
							cima	11.95	0.04

Como se puede observar *D. panamensis* y *L. ampla* solo presentaron modelos predictivos en la zona del centro, mientras que el *S. costaricense* pudo ser modelado en las tres zonas.

La razón por la cual *D. panamensis* y *L. ampla* no presentaron un modelo predictivo en la zona norte y sur podría deberse a tres razones: en primer lugar que no haya efecto ambiental para que la especie discrimine su preferencia en la zona; que la muestra no sea adecuada en ambas zonas y se requiera mayor esfuerzo de muestreo o bien que no se hayan medido las variables que están influyendo en la distribución de estas especies en estas dos zonas.

La presencia de *S. costaricense* es bien definida en las tres zonas, proponiendo modelos aceptables para describir su distribución a escala local. En la zona del centro, se aprecia que al disminuir el pH y la elevación, aumentó la probabilidad de ocurrencia de *D. panamensis*, en tanto que las otras dos especies no presentaron relación alguna con ninguno de estos factores de sitio.

En cuanto a la posición topográfica, las tres especies describieron diferentes preferencias en los modelos logísticos para la zona del centro, por un lado, la probabilidad de ocurrencia de *D. panamensis* mantuvo una relación negativa con las zonas bajas de las colinas y positiva con la pendiente, lo que refleja su preferencia por las laderas con pendientes <30% (X^2 ; $P<.0001$). *L. ampla* se asoció fuertemente a zonas bajas de colinas, generalmente cerca de quebradas u otros cuerpos de agua con pendientes suaves a moderadas que variaron entre 15 y 30% (X^2 ; $P<.0001$) y el *S. costaricense* prefirió cimas con pendientes bajas que oscilaron entre 0 y 15% (X^2 ; $P<.0001$).

La variable textura arcillosa es significativa tanto para *D. panamensis* como para *L. ampla*. La probabilidad de ocurrencia de *D. panamensis* aumentó a medida que esta variable disminuyó en tanto que para *L. ampla* la relación es positiva, por lo que la especie se asoció fuertemente a este tipo de textura de suelo, esto se puede deber a la cercanía a las quebradas aunque no existan estudios anteriores que respalden esta evidencia.

Finalmente *S. costaricense*, la única especie con modelos predictivos en el norte y sur; aumentó a medida que el pH aumentó en la zona norte, mientras que al sur, la probabilidad de encontrarla aumentó en función a la presencia de cimas y aumento de la pendiente, esta situación parece contradictoria, pero describe que la especie se presentó en laderas que están próximas a las cimas (Figura 7), en cuanto a la textura presentó una relación negativa con los suelos de textura arcillosa.

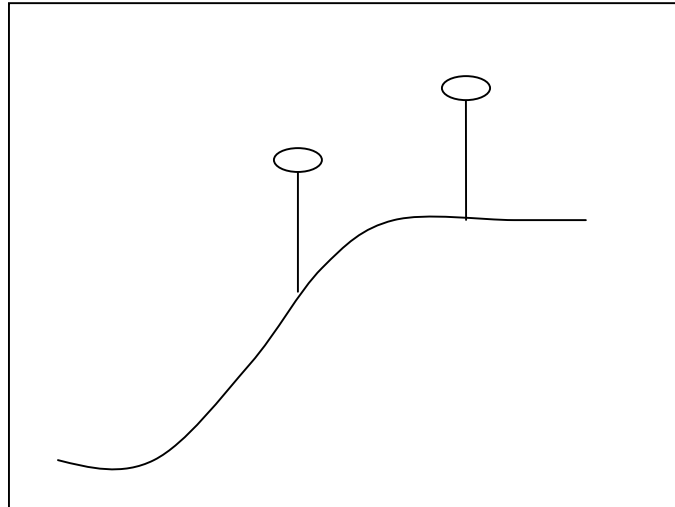


Figura 8. Representación gráfica de la mayor probabilidad de ocurrencia en relación a la posición topográfica para *S. costaricense*.

5. DISCUSIÓN

5.1. Factores de sitio y la distribución de las especies

De acuerdo a los resultados expuestos por este estudio, tres de las cuatro especies estudiadas, presentaron una distribución no aleatoria a escala local y de paisaje, uno de los factores más significativos fue la posición topográfica, que respresentó una fuerte asociación con la presencia de las tres especies. Un resultado similar encontraron Clark et al. (1998) relacionando factores edáficos para nueve especies arbóreas estudiadas en un escenario de 216 ha.; estos autores hallaron que la variable suelo fue el más evidente, luego la topografía y por último la pendiente; sin lugar a dudas el tipo de suelo es un factor sumamente importante en la preferencia de sitios, factor que no pudo ser abordado por este estudio y debiera ser incluido en investigaciones posteriores para analizar estas especies, ya que la variación edáfica en los trópicos es muy amplia (Sancho y Mata 1987) y puede tener efectos significativos en cada especie para la selección de otros factores de sitio. Otra investigación llevada a cabo también por Clark et al. (1999) identificó que de 134 especies arbóreas 10% presentaron distribución no aleatoria con respecto a las clases de posición topográfica analizadas. También Basnet (1992) encontró que siete de catorce especies arbóreas más abundantes se distribuyen no aleatoriamente en tres posiciones topográficas.

La preferencia de niveles de áidez a través del paisaje fueron evidentes para *D. panamensis* y *S. costaricense*, el primero ubicándose en suelos más ácidos y el segundo con asociación positiva respecto a este factor; mientras que *L. ampla* no presentó una relación significativa con la variable. Algunos autores como Hall y Swaine (1976) afirman que el pH disminuye con la cantidad de

precipitación anual, así se tiene que para sitios muy lluviosos el pH tiende a disminuir aumentando la concentración de hierro y aluminio en el suelo debido a la lixiviación de nutrientes, y pobre saturación del complejo catiónico intercambiable, estas consideraciones restringen ó propician la ocurrencia de muchas especies arbóreas en el bosque (Proctor 1983,1988, citado por Lieberman et al. 1996). Así también, Ejrnaes (2000) examinó la respuesta de 146 especies vegetales en relación a gradientes de pH, encontrando un 20% de las especies con respuestas significativas en cuanto a este factor.

La elevación sobre el nivel del mar es un factor de sitio que se asocia positivamente con las tres zonas muestreadas, siendo la zona norte la de menor elevación, y la del sur la que presenta las mayores altitudes del escenario a escala de paisaje. Las tres especies presentaron patrones de distribución diferenciados en estos sitios, por un lado, *D. panamensis* tuvo mayor presencia en la zona norte, esto coincide con Chaverri (1998) donde se reporta una densidad aproximada de 4 arb./ha en La Cureña, situada al norte de Costa Rica, en este estudio no se encontró en la zona sur. *L. ampla* y *S. costaricense* presentaron mayor presencia en el centro, aunque mayores esfuerzos de muestreo en la zona sur pudieran haber revelado una situación diferente ya que las tres zonas presentaron tamaños de muestreo distintos.

La presencia de *H. mesoamericanum* fue muy escasa, en un estudio realizado por Clark et al. (1996) en La Selva se encontraron mayores evidencias, esto pudiera ser debido a que los bosques escogidos por el presente estudio fueron en su mayoría primarios intervenidos, en tanto que el área de estudio de los Clark fue un bosque primario sin historial aparente de intervención; este aspecto es muy importante en el estudio de la distribución, pues la ausencia ó presencia de las especies no solo está en función a factores físicos, sino también al grado de perturbación e impacto humano que pueda tener el escenario en cuestión (Clark et al. 1998). Aunque no existan evidencias respaldadas científicamente, en conversaciones informales con personas de las comunidades con amplio conocimiento de los bosques naturales, se ha reportado que la misma especie fue muy aprovechada desmesurada cuarenta años atrás, esto podría explicar porque la diferencia de densidad entre un estudio y otro.

Sin lugar a dudas existen muchos otros factores que influyen en la distribución de las especies individuales que no han sido considerados en este estudio como la fertilidad del suelo (Houston 1980); la influencia de las catenas (Kahn et al 1987, Tuomisto 1994); las perturbaciones naturales que tuvieron lugar a hace cientos de años (Chambers et al. 1998); el oportunismo (Hubbell y Foster 1986), la historia biogeográfica y geológica (Birks 1996), el cambio climático (Bakkenes et al. 2002, citado por Engler et al. 2004) entre otros.

5.2. La variación local y su influencia en el modelaje

Varios autores han comprobado que la heterogeneidad ambiental entre sitios revelan patrones florísticos diferentes (Lieberman et al. 1996), no obstante esto sea a nivel de comunidad es un indicio de que a nivel de especie también podría existir cierta relación entre la presencia de la especie y los factores biofísicos.

Así se pudo comprobar a través de este estudio que *D. panamensis* se asoció estrechamente a la zona norte, y su presencia fue disminuyendo a medida que se avanzó al sur, donde esta es casi nula. Por otro lado *S. costaricense* y *L. ampla* demostraron patrones diferentes a la anterior prefiriendo la zona de muestreo centro y siendo muy limitadas en la norte. Estas diferencias pueden estar asociadas a las variaciones ambientales que se evidenciaron en cada sitio.

Los factores de sitio que marcaron la diferencia entre las tres zonas fueron: la elevación sobre el nivel del mar, el pH y en menor grado la pendiente. Se pudo corroborar que la elevación desciende a medida que se avanza hacia el norte y las mayores elevaciones se encuentran al sur del área de muestreo; por otro lado el pH tuvo un comportamiento similar a la elevación, y la pendiente solo evidenció diferencias en la zona sur. La sinergia de todas estas variables más otros factores de sitio igualmente importantes y que no han sido abarcados por este estudio podrían propiciar que la distribución de las especies varíe en cada zona de muestreo, y que en ciertas zonas sea más asequible realizar el modelaje de la distribución precisamente por las variaciones de sitio intrínsecas que presenta la zona en relación a la preferida por la especie; este es el caso de la zona de muestreo centro, donde se evidenciaron modelos para las tres especies; en cambio no se encontraron modelos en zonas donde no existen tales variaciones y la especie es relativamente frecuente en el paisaje, como *D. panamensis* en la zona norte, ó bien en zonas donde la especie es sumamente escasa ó casi ausente como *L. ampla* en la zona norte y *D. panamensis* en la zona sur.

Finalmente se puede decir que cuando los escenarios locales poseen cierta heterogeneidad entre sí, la distribución podría quedar definida por estos mismos factores, por lo que es preciso contemplar la escala local dada por cada sitio y la variación existente entre cada zona.

5.3. Limitaciones metodológicas

En esta investigación se tuvo la limitante de la escasez de datos por lo cual fue necesario modificar el muestreo planteado a uno que contemple mayor flexibilidad para poder cumplir con los objetivos propuestos, por esta razón el muestreo empleado finalmente no pudo ser representativo de toda la población lo que a su vez limitó la posibilidad de realizar estimaciones de densidad para las

especies. Para próximos estudios se debiera tener en consideración este aspecto buscando otras alternativas que puedan cubrir estos vacíos de información.

Por otra parte, el modelo predictivo es una técnica muy práctica y confiable para predecir la distribución de especies vegetales (Franklin 1995; Austin 1998, 2002; Guisan y Zimmermann, 2000). Últimamente ha sido bastante utilizado para este fin con diferentes variantes (Guisan et al. 1999), en este caso, en el estudio de especies raras ha sido de gran utilidad debido a la escasez de datos obtenidos por parcela, otro modelo estadístico hubiera exigido mayores requisitos que estas especies probablemente no puedan cumplir.

Aunque los modelos resultantes fueron altamente significativos es preciso tener ciertas consideraciones con los mismos debido a que las variables integrantes del análisis podrían estar autocorrelacionadas, por lo que se sugiere que para próximos estudios se tenga en cuenta este detalle. Actualmente existen técnicas más modernas como la regresión autológica que exige un muestreo con arreglo espacial pre diseñado con lo cual se puede controlar la autocorrelación entre variables (Wu y Huffer 1997).

5.4. Consideraciones para la conservación y el manejo de las especies

En este estudio se ha visto que las cuatro especies son muy poco frecuentes en el área estudiada, por lo que es preciso conservar las medidas restrictivas impuestas en *S. costaricense*, *H. mesoamericanum* y *D. panamensis*. En lo que a *L. ampla* se refiere, sería conveniente realizar otros estudios que permitan identificar las necesidades de implementar medidas de conservación más estrictas de la especie, de lo contrario las poblaciones de esta especie seguirán expuestas a la presión del aprovechamiento forestal.

Sin embargo, aunque las medidas de control forestal estén bien claras y sean bien monitoreadas, las vedas parciales o totales no siempre garantizarán la conservación de las especies, ya que también depende de la estructura que presente el paisaje, en este sentido, un aspecto importante a mencionar es que el escenario en cuestión está bastante impactado por la presión que tienen sobre los recursos forestales. En este sentido, la fragmentación del paisaje es alta (CCT 2002), lo que puede ser determinante en la presencia de algunas especies dentro del paisaje debido a los factores de barrera que cumple la matriz. Aunado a las diferencias en la distribución espacial por preferencias de sitio de las especies (Forero 2001), que además también puede influir en la dispersión y conectividad de dichas especies a escala local y de paisaje.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Esta investigación pretende ser una contribución al poco conocimiento sobre la distribución de las especies arbóreas en peligro de extinción, la cual se basó en el modelaje de la distribución en función a factores de sitio presentes a escala local y de paisaje.

Se demostró que tres de las cuatro especies se distribuyen con relación a factores de sitio y ambientales a estas escalas.

Las tres zonas de muestreo seleccionadas para el estudio resultaron ser ambientalmente heterogéneas. Los factores que determinaron la diferencia entre las tres zonas son la elevación sobre el nivel del mar, el pH y la pendiente. Las especies estudiadas también mostraron asociación con las zonas de muestreo, *D. panamensis* en la zona norte; *L. ampla* y *S. costaricense* en la zona del centro, esto debido a la preferencia de las especies por ciertas características de sitio y las variaciones intrínsecas de cada zona.

Los modelos de distribución se dieron en tres de las cuatro especies de interés, ello debido esencialmente a la escasez de *H. mesoamericanum* reportada en el estudio.

El modelo de distribución a escala de paisaje, demostró que existe una asociación con la posición topográfica y la elevación en las tres especies de interés.

A escala local, *D. panamensis* y *L. ampla* describieron modelos únicamente para la zona del centro, mientras que el *S. costaricense* en las tres zonas. *D. panamensis* aumenta a medida que el pH, la elevación sobre el nivel del mar mientras que los sitios bajos de colina y suelos arcillosos disminuyen, en cambio la distribución de *L. ampla* está en función del aumento estos dos últimos factores en la zona de muestreo centro. Por otra parte, la probabilidad de ocurrencia del *S. costaricense* es mayor en cimas de colinas tanto en la zona de muestreo centro como en la del sur, mientras que en la del norte el pH es el único factor relevante para definir su distribución, denotando una correlación negativa con la presencia de la especie.

Finalmente, se puede concluir que a pesar de la baja presencia de estas especies en el área de estudio, estas pueden ser modeladas con base en diferentes factores, no solo de sitio como los aquí expuestos, sino también históricos que rescaten el conocimiento popular y consideren variables sociales, geomorfológicas, de fragmentación entre otras, que pueden ser integrados en estudios posteriores con diseños que permitan discriminar la autocorrelación de variables, factor que en este estudio no pudo ser alcanzado, debido a ello los resultados aquí expuestos deben tomarse con ciertas reservas.

Además, sería interesante ampliar el estudio a escala local en otras zonas como el noroeste del CBLS, tomando en cuenta que en esta zona la fragmentación es menor, una hipótesis podría ser que estas especies sean más abundantes que en la zona investigada por este estudio.

Se debe considerar la escasez de *H. mesoamericanum* en este escenario local, para que posteriores investigaciones aporten más al conocimiento poblacional y demográfico de dicha especie.

7. LITERATURA CITADA

- Ashton. P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of the recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:155-196.
- Atlas de Costa Rica. 2000. Instituto Tecnológico de Costa Rica. San José, CR. Consultado 22 feb.2004: Disponible en <http://www.esri.com/software/arcexplorer/aedown/oaad.html>
- Austin, M.P. 1998. An ecological perspective on biodiversity investigations: examples from Australian eucalypt forests. *Ann.Mo Bot. Gard.* 85: 2-17.
- Austin, M.P. 2002 Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Basnet, K. 1992. Effect of Topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24 (1): 31- 42.
- Birks, H.J.B., 1996. Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora. *Ecography* 19: 332–340.
- Chassot, O.; Monge, G. 2001. Corredor Biológico San Juan-La Selva para proteger la lapa verde. *Ambien-Tico* 95.
- Chamber, J. Q., Hiuguicghi, N., Schimel, J.P. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature* 391:135-136.
- Chassot, O.; Monge, G. 2002. Corredor Biológico San Juan-La Selva. Ficha Técnica. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical. 74pp.
- Chaverri, I.F. 1998. Aplicación de un Sistema de Información Geográfica en la elaboración de los mapas preliminares de densidad de almendro y titor en el área del corredor biológico Río San Juan-Estación Biológica La Selva. Puerto Viejo, CR., Asociación de Bienestar Ambiental de Sarapiquí. 59p.
- CCT. 2002. Proyecto de Investigación y Conservación de la Lapa Verde (en línea). San José, CR. Consultado 25 feb. 2004. Disponible en <http://www.cct.or.cr/lapa/summarysp.htm>
- Clark, D.A ;Clark, D.B.; Sandoval, R.; Castro, M.V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rainforest palms. *Ecology* 76: 2581-2594
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1996. Edaphic variation and mesoscale distribution of tree species in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Clark, D.B; Palmer, M.W.; Clark, D.A. 1998. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.
- Clark, D.B; Palmer, M.W.; Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.

- Condit, R.; Sukumar, R.; Hubbell, S.P.; Foster, R.B. 1998. Predicting populations trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* 152 (4): 495-509.
- Delgado, D.; Finegan, B. 1999. Biodiversidad vegetal en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana* 25 (enero-marzo): 14-20.
- Ejrnæs, R., 2000. Can we trust gradients extracted by detrended correspondence analysis?. *J. Veg. Sci.* 11, 565-572.
- Engler, R.; Guisan, A.; Rechsteiner, L. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41 (2):1-38.
- Forero, L.A. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical Región Huetar Norte, Costa Rica. Tesis Mg. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 89 p.
- Franklin, J., 1995. Predictive vegetation mapping: geographical modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Prog. Phys. Geogr.* 19, 474-499.
- Gallego, C. B. 2002. Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras y su relación con un bosque muy húmedo tropical, Costa Rica
- Gastón, K.J. 1994. *Rarity*. London, Chapman y Hall. 204p. (population and community biology series 13).
- Guariguata, M.; Arias, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34 (3): 405-415.
- Guisan, A., Weiss, S.B., Weiss, A.D., 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. 1999. *Plant Ecol.* 143: 107-122.
- Guisan, A. Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Hall, J.B. y Swaine, M.D. 1976. Classification and Ecology of closed canopy forest in Ghana. *Journal of ecology* 64: 913-951.
- Holdridge, L R. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de ciencias agrícolas, San José, Costa Rica. Ed. IICA, Serie libros y materiales educativos No. 34. 159 p.
- Hubbell, S.P. ; Foster, R.B. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En M. E. Soule, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. USA, Sinauer Associates. Pp 205-231.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and trees richness in Costa Rican forests. *J. Biogeogr.* 7:147-157.
- Instituto Meteorológico Nacional. 1975. *Mapa de Isoyetas Anuales*. Ministerio de Ambiente y Energía, San José, CR. Esc. 1:50.000.

- Jiménez, Q. 1999. Consideraciones sobre el manejo y conservación de 18 especies forestales vedadas en Costa Rica. *Guaiacum sanctum* L. (guayacán real) un caso particular de estudio. Tesis Msc. España, Universidad Internacional de Andalucía. 154p.
- Jiménez, Q; Rojas, R; Rojas, V; Rodríguez, L. 2002. Árboles Maderables de Costa Rica. Heredia, CR, Instituto Nacional de Biodiversidad. 361 p.
- Johnston, M.H. 1992. Soil vegetation relationships in a Tabonuco Forest Community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 8: 253-263.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra firme forests. *Experientia* 43:251-259.
- Lieberman, D.; Lieberman, M; Peralta, R; Harstshorn, G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Mc Dade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenehede, H.A.; Hartshorn, G.S. 1994. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 486p.
- Pitman, N.C.A.; Ternorh, J.; Silman, M.R.; Núñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80:2651-2661.
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: Part 1. *Ecology* 43 (2): 185-215.
- Oliveira-Filho, A. T.; Vilela, E. A.; Carvalho, D.A., Gavilanes, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:483-508.
- Ramos, Z. 2004. *Estructura y Composición de un Paisaje Boscoso Fragmentado: Herramienta para el Diseño de Estrategias de Conservación de la Biodiversidad*. Tesis M.Sc. CATIE. Costa Rica.
- Sancho, F. y Mata, R. 1987. *Estudio detallado de suelos: Estación Biológica La Selva*. Organization for Tropical Studies. San José, Costa Rica.
- Terán, J.R. 1997. *Diseño de una red de parcelas permanentes con propósitos de manejo forestal en un bosque húmedo templado de Chuquisaca, Bolivia*. Design of a permanent plot net with forest management purposes on a humid temperate forest Chuquisaca, Bolivia. Tesis M.Sc. CATIE. Costa Rica.
- Tuomisto, H. 1993. La vegetación de terrenos no inundables (tierra firme) en la selva baja de la Amazonía peruana. Páginas 139-153 en Kalliola, R.; Puhakka, M; y Danjoy, W. , editores. *Amazonía peruana*. PAUT y ONERN, Jyvaskyla, Finlandia.
- Tuomisto, H. Ruololainen, K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 25-34.
- Valencia, R.; Balslev, H.; Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha biodiversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- Wu, H., Huffer, F.W., 1997. Modelling the distribution the distribution of plant species using the autologistic regression model. *Environ. Ecol. Stat.* 4, 49-64.

ARTÍCULO II

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE SEIS ESPECIES ARBÓREAS DESDE UN ENFOQUE DE MODELAJE EN EL CORREDOR BIOLÓGICO SAN JUAN LA SELVA.

1. RESUMEN

El objetivo principal de la presente investigación fue modelar la predicción de seis especies arbóreas: *D. panamensis*, *L. ampla*, *S. costaricense*, *H. mesoamericanum*, *P. guatemalensis* y *C. macrocarpa* en el Corredor Biológico San Juan La Selva (CBLS). Mediante la utilización de Sistema de Información Geográfica (SIG) y fuentes secundarias, se sistematizó la presencia y ausencia de la especie a lo largo del área de estudio, lo que sirvió de base para el análisis de la modelación.

El análisis consistió en una regresión logística. Las variables de predicción utilizadas fueron: precipitación y temperatura (Instituto Meteorológico Nacional), pendiente y elevación sobre el nivel del mar (MED), distancia a cuerpos de agua y suelos (Atlas de Costa Rica 2000), ubicación geográfica y variables de fragmentación.

Los resultados obtenidos mostraron modelos espaciales significativos para las seis especies de estudio. Las variables que mejor predijeron la distribución fueron la precipitación, temperatura y la ubicación geográfica.

A esta escala tres especies se caracterizan por tener amplia distribución: *H. mesoamericanum*, *L. ampla* y *S. costaricense* y las tres restantes demuestran patrones restringidos de distribución en ciertas áreas de la zona de estudio.

Finalmente con este estudio se pretende contribuir al mayor conocimiento de estas especies en el área de estudio sirviendo como base metodológica para su aplicación en otras especies escasas y en peligro.

Palabras claves: SIG, regresión logística, distribución, escasas, paisaje.

2. INTRODUCCIÓN

La gran riqueza y diversidad de los bosques tropicales trae como consecuencia de que muchas especies sean escasas (Valencia et al. 1994). La escasez de especies es un fenómeno muy cuestionado y poco estudiado hasta el momento en los bosques neotropicales (Clark et al. 1996).

El conocimiento acerca de la distribución de estas especies es un desafío para la conservación y manejo de estos ecosistemas debido a la gran abundancia de especies con estas características (Hubbell y Foster 1986). El estudio de la distribución a escala de paisaje ayuda a comprender mejor la escasez de las especies, que a escalas menores no son evidentes. En este aspecto es importante mencionar que las plantas son muy sensibles a las variaciones ambientales por lo que el uso de variables como el clima (precipitación y temperatura), variables fisiográficas y topográficas y de fragmentación son factores principales para predecir la ocurrencia de las especies a gran escala (Peralta et al. 1987, Johnson et al. 1998 citado por Turner et al. 2003) siempre y cuando el área presente gradientes respecto a estos factores.

En el bosque tropical lluvioso costarricense existe en promedio de 80 a 300 especies > 10 cm de dap por ha de las cuales aproximadamente un 80% tienen densidades menores a 1 individuo por hectárea (Lieberman et al. 1985, Valencia et al. 1994), lo que las clasifica como raras (Pitman et al. 1999, Hubbell y Foster 1986). Este fenómeno evidencia que este ecosistema es uno de los más diversos del planeta florísticamente (Berry 2002, CCT 2002).

En Costa Rica, las áreas que no se encuentran bajo protección, han sufrido en los últimos 50 años, un fuerte proceso de deforestación, la mayoría de los bosques primarios se eliminaron con el fin de ganar nuevos terrenos para la producción agropecuaria (Muller y Solís 1997), por lo que nuevas estrategias de conservación surgieron a partir de este fenómeno, entre ellas los corredores biológicos que cumplen la función de conectar hábitats para mantener la dispersión de las especies (Beier y Noss 1998).

El CBLS, se extiende sobre una gran proporción de estos ecosistemas, siendo el último hábitat de conexión viable de tierras boscosas que permite mantener la continuidad del Corredor Biológico Mesoamericano entre Nicaragua y Costa Rica (Chassot y Monge 2001). Esta región se encuentra fragmentada en parches de bosques sometidos en su mayoría al aprovechamiento de madera intercalados por una considerable extensión de potreros con árboles remanentes del bosque original (Chassot y Monge 2001, Gallego 2002). Esta situación pone en riesgo la viabilidad de las poblaciones de muchas especies que por su vulnerabilidad están expuestas a la extinción de sus poblaciones (Jiménez 1999). En este sentido, Gallego (2002) analiza la sensibilidad potencial de cuatro especies susceptibles al declive de sus poblaciones, señalando que *S. costaricense* es una de las especies más vulnerables a la extinción local. Por lo antes expuesto, este trabajo se propuso

estudiar la distribución de seis especies escasas y amenazadas en dicha zona: *Dipteryx panamensis* (parcialmente vedada) (Jiménez 2002), *Lecythis ampla* (amenazada) (Jiménez 1999), *Sclerolobium costaricense* (vedada) (Jiménez 1999), *Hymenolobium mesoamericanum* (vedada) (Jiménez 1999), *Podocarpus guatemalensis* (vedada) (Jiménez 1999) y *Couma macrocarpa* considerada en este estudio debido a la particularidad de su distribución, ya que el centro de sus poblaciones se encuentra en Suramérica entre Perú, Venezuela y Ecuador (MOBOT 2004). Es interesante mencionar que la zona que abarca el CBLs es muy estudiada por lo que alberga una riqueza de información sobre bosques tropicales como pocas en el mundo, este factor es muy importante para un estudio a escala de paisaje. Por otra parte el uso del SIG permitió aprovechar estos datos y realizar análisis espaciales generando modelos matemáticos para predecir la ocurrencia de dichas especies. En este mismo contexto, varios estudios similares en la Ecología de la Conservación dieron resultados exitosos en Suiza (Engler et al. 2004) con especies en peligro comparando dos técnicas estadísticas para aumentar precisión en la modelación, Estados Unidos (Aspinall 1993) en tres especies de *Populus* spp. En Nueva Zelanda Leathwick et al. (1998) encontraron que la ausencia de *Nothofagus* sp. en ciertos sitios no estaba relacionada a factores ambientales sino a perturbaciones naturales que tuvieron lugar hace cientos de años, como erupciones volcánicas y movimientos tectónicos. Sin embargo no se encontraron antecedentes de modelos predictivos para plantas individuales en los trópicos.

Este estudio se propuso los siguientes objetivos: 1) determinar la distribución geográfica y hábitat de las seis especies arbóreas en el CBLs; 2) determinar la relación de la distribución geográfica con respecto a variables climáticas, edáficas, fisiográficas, y la fragmentación a escala de paisaje; 3) identificar hábitats potenciales de distribución de las especies estudiadas teniendo en consideración las variables descritas en el objetivo 2.

Con la consecución de dichos objetivos se pretende contribuir al mayor conocimiento sobre la distribución potencial de dichas especies y colaborar así con la conservación de las mismas en un área tan importante como el CBLs. Asimismo este trabajo debe considerarse como un aporte al conocimiento en el estudio de la distribución de especies escasas y en peligro de extinción en los trópicos.

3. METODOLOGÍA

3.1. Descripción de la zona de estudio

La investigación se llevó a cabo en el área que comprende el Corredor Biológico San Juan La Selva (CBLS), que abarca una superficie aproximada de 240.000 hectáreas, ubicado entre las provincias de Heredia y Alajuela, limitando al norte con Nicaragua y al sur con el Parque Nacional Braulio Carrillo y la Estación Biológica La Selva (Figura 1).

Esta zona corresponde a bosque muy húmedo tropical, según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1978), siendo influenciada sus condiciones climatológicas por el régimen de precipitación del Atlántico costero (Forero 2001). Se presenta en el área un gradiente de precipitación, esta disminuye de este a oeste, y de sur a norte, las máximas registradas alcanzan 5500 mm y las mínimas 2900 mm (Instituto Meteorológico Nacional 1975). Las elevaciones del área oscilan entre los 37 y 400 msnm, disminuye al norte y aumenta al sur del área de estudio (Atlas de Costa Rica 2000).

Los suelos de la zona son derivados de la actividad volcánica y procesos aluviales (Mc Dade et al. 1994) y varían desde suelos relativamente fértiles (Entisoles e Inceptisoles) a suelos infértiles (Ultisoles) (Sollins et al. 1994, citados por Clark et al. 1996). En las partes bajas e inundables se encuentran los suelos Histosoles y Entisoles, en las zonas bien drenadas los Inceptisoles y, en casi todo el territorio, excepto las zonas altas, los Ultisoles entremezclados con los Inceptisoles (Sánchez 1981; Calvo 1997; Mc Dade et al. 1994). El área presenta una importante red hídrica que riega toda su extensión. Los ríos principales son el Sarapiquí, Puerto Viejo, San Carlos y Toro donde desembocan otros ríos secundarios (Atlas de Costa Rica 2000).

De acuerdo a Ramos (2004) en el CBLS se diferencian tres tipos de bosques: 1) bosque de *Pentaclethra macroloba*-palmas; 2) bosque de *Qualea paraensis*-*Vochysia ferruginea*- *Couma macrocarpa* ambos en suelos del orden Ultisol y 3) *Pentaclethra macroloba*- *Carapa guianensis* en suelos Inceptisoles. El sector sur del corredor se caracteriza por ser un paisaje fragmentado, con una matriz mixta compuesta por bosques y usos agrícolas, principalmente para ganado vacuno. En este sector se puede encontrar de los dos tipos de bosques dominados por *Pentaclethra macroloba*, mientras que el sector norte es un paisaje dominado por paisajes naturales, donde aún existen grandes áreas de bosque continuo, aquí se encuentran de los tres tipos de bosques siendo el de *Qualea paraensis*-*Vochysia ferruginea*- *Couma macrocarpa* el más característico.

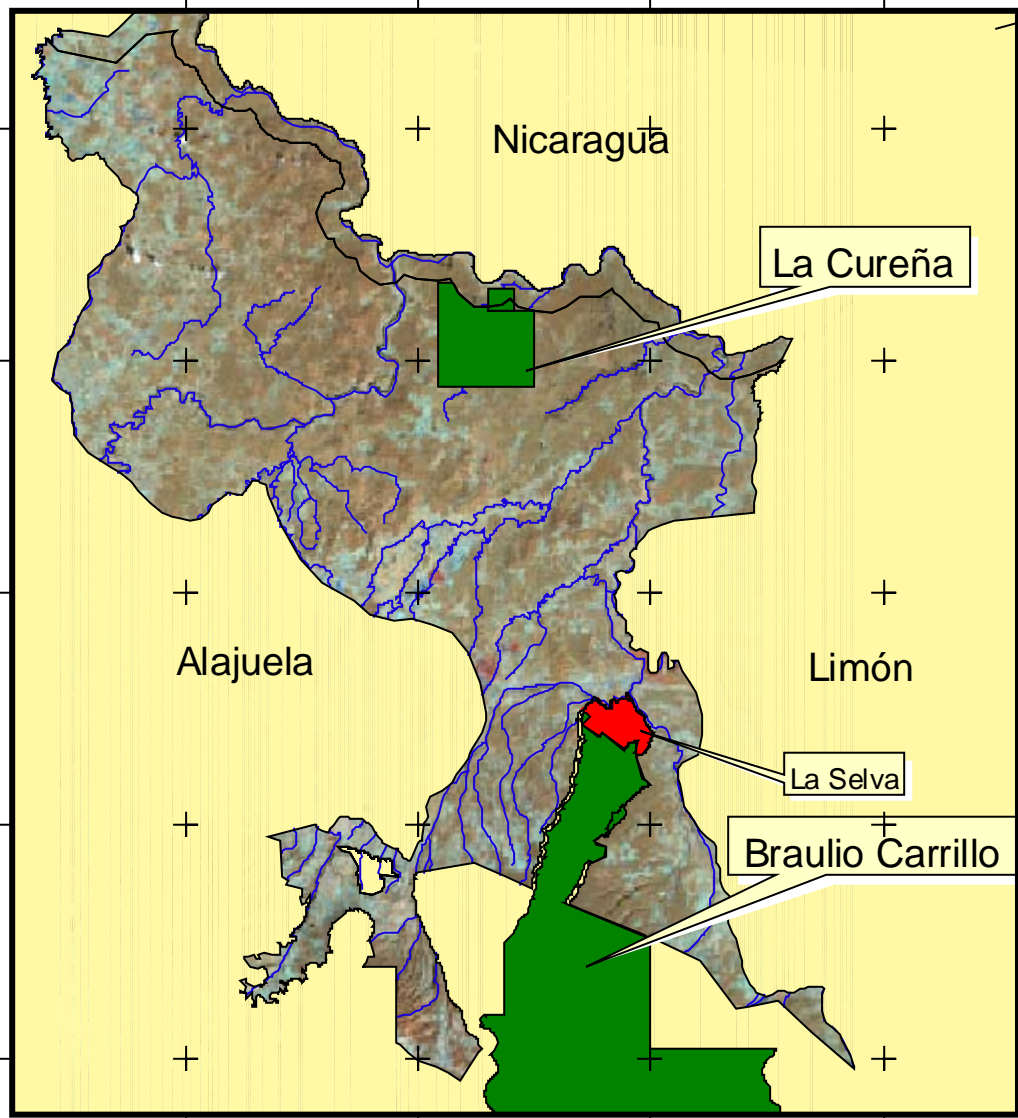


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio. La línea negra representa el límite del CBL. Las áreas verdes representan las áreas protegidas dentro y anexas al CBL. En rojo La Estación Biológica La Selva. En líneas azules los ríos que riegan la zona. Fuente Atlas de Costa Rica 2000, Imagen Satelital Landsat 2001.

3.2. Fases metodológicas

3.2.1. Caracterización de la distribución geográfica de las especies de interés

A. Sistematización de información existente

Se recopiló información de trabajos anteriores que se han realizado en la zona, con el objeto de integrar bases de datos sobre georreferenciación de las especies de interés. Las fuentes de información provinieron de organizaciones o instituciones que tienen vasta experiencia de trabajo en la zona y con autoridad en el tema. A continuación se detallan algunas de ellas: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio); Organización para Estudios Tropicales (OET), Missouri Botanical Garden (MOBOT), Fundación para la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos CODEFORSA, Centro Científico Tropical (CCT), bases de datos del Departamento de Recursos Naturales del CATIE provenientes de los trabajos de: Forero (2001); Gallego (2002), Steven Sesnie (en preparación), Hernandez (2003) y Ramos (2004) y otras investigaciones realizadas por esta institución en bosques primarios y secundarios, Herbario Nacional de Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Debido a que estos registros fueron colectados de diferentes fuentes, fue preciso discriminar la escala de la cual fueron extraídos los datos, así se diferenciaron cuatro categorías: árbol individual, parcela experimental, finca y localidad. Esta información sirvió para elaborar un mapa preliminar de distribución.

B. Construcción de un mapa preliminar de distribución geográfica en un SIG de acuerdo a los datos existentes

El mapa se elaboró con el programa Arc View 3.3. En un nuevo proyecto se creó un tema para cada especie de interés, donde se registraron las coordenadas de las fuentes enumeradas en el inciso anterior, las cuales estaban en formato Excel, para ser integradas al Arc View se transformaron al formato txt, ingresando la información con la opción “Add table”, luego se aplicó la opción “Add event theme” del menú View para poder ser proyectadas en la vista. Se utilizó la proyección Lambert Norte.

3.2.2. Análisis de la distribución de las especies

Las variables que se estudiaron para describir y predecir el hábitat potencial de las especies fueron: el orden de los suelos de acuerdo a la taxonomía de “Soil Taxonomy”(USDA 2002), clima (promedios anuales de precipitación y temperatura) elevación sobre el nivel del mar, pendiente y fragmentación: tamaño promedio de parche, densidad de borde e índice de forma.

Además también se consideró la ubicación geográfica, definidas por las coordenadas x; y de los registros, las mismas fueron proyectadas en Lambert Norte.

La variable suelo se analizó con base a la categoría del orden, sobreponiendo el mapa de distribución geográfica final sobre el mapa de suelos del Atlas de Costa Rica (2000), el cual se convirtió a formato grid y con la ayuda del SIG se obtuvo la correspondencia de suelos para cada especie.

Para evaluar las variables de clima se utilizaron 17 registros de precipitación y temperatura promedio anual provenientes de las estaciones meteorológicas más cercanas a la zona de estudio (Anexo1). Primeramente se tuvo en cuenta que el patrón de distribución de la precipitación y temperatura en cada estación sean similares para cada mes del año, para poder emplear los datos de cada estación en la interpolación. Luego, se convirtieron los temas de precipitación y temperatura a “3D shapefile” y se creó un mapa de contornos con la misma opción “create contour” del menú “Surface”, se eligió el método de “IDW”, debido a la escasez de estaciones en ciertas áreas del corredor y luego se realizó una interpolación empleando la opción “Interpolate grid/IDW”, resultando así un mapa de precipitación promedio anual y otro de temperatura promedio anual para el CBL.

Las variables pendiente y elevación se derivaron a partir del modelo de elevación digital con una resolución de 90 m (Sesnie 2003), con el cual se obtuvieron los valores correspondientes por cada punto de ocurrencia de las especies.

Para el análisis del patrón de paisaje y fragmentación, se consiguió un grid de usos de la tierra previamente elaborado por Ramos (2004). Como la escala empleada fue muy gruesa, se reclasificó para analizar con mejor detalle la fragmentación empleando el programa “Fragstats 3.3” (McGarigal et al. 1995). Debido a que el programa trabaja en interfase con el Arc View, el archivo de entrada consistió en un grid, con una definición de píxel de 50 m. Las variables de fragmentación fueron:

- el tamaño que se refiere al área total que ocupa un determinado fragmento y fue considerado en hectáreas.
- la forma que se refiere a la figura de un área bi-dimensional y esta determinada por la variación de sus márgenes o bordes, esta se calculó a través del índice de forma que es la relación entre el perímetro y el área del polígono, cuando el índice da un valor igual a uno indica que el polígono es circular y a medida que aumenta su valor aumenta la

complejidad de la forma del polígono (ver Perdomo 2001) y su ecuación es $F = P / (2 \pi * \sqrt{A / \pi})$, donde P = al perímetro y A = al área del parche (Forman 1995).

- el borde es considerado como la porción más externa del parche afectada por los cambios microclimáticos y físicos, debido al aumento de la penetración de luz y viento, lo que determina diferente composición y abundancia de especies (Bennett 1999; Saunders et al. 1991; Murcia 1995). Se consideró como borde los primeros 100 m de la orilla del fragmento hacia el interior (Laurance et al. 1997).

El supuesto que asume el modelo, en este caso, es que a mayor fragmentación, menor probabilidad de ocurrencia de la especie.

Para estimar la distancia promedio de los registros de presencia de especies al río más cercano, se empleó el “shape” de ríos del Atlas de Costa Rica (2000). Del análisis sólo se consideraron los ríos localizados dentro y en los límites del polígono del CBLS. A partir del mapa de ríos, usando la opción “find distance” de la extensión “Spatial Analyst”, se derivó el grid distancia a ríos (disrios), el cual se interceptó con el mapa de localizaciones de las especies para obtener la distancia promedio de ríos asociada a los registros de presencia de cada especie.

La ubicación geográfica fue introducida como una variable adicional para mejorar la precisión de los modelos. Esta variable fue representada con las coordenadas x y de los registros de presencia y ausencia.

Cada variable de paisaje estaba representada por un mapa temático con formato “grid”, donde cada punto de presencia de la especie tenía un valor dado por el grid. Para analizar los datos se tuvo que tomar el valor de cada grid en el punto de ocurrencia de la especie en cada mapa temático. Esta operación se realizó con la ayuda de la opción “sumarize zone” de la extensión “Spatial Analysis”.

Como en el modelo logístico, la variable dependiente es de naturaleza binaria (presencia/ausencia), no fue suficiente solo contar con datos de presencia, sino también establecer puntos que representen la ausencia de la especie en fincas donde no se reporte su presencia. Para ello se sistematizaron los planes de manejo de FUNDECOR, MINAE y CODEFORSA, donde se registra la lista de especies del inventario y el censo, a fin de establecer fincas donde se ausenten las especies y se pudieran ubicar dichos puntos. Los puntos fueron generados con la opción del modulo de Arc View llamada “random points”.

3.4. Análisis de datos y modelación de la distribución potencial en SIG

Para iniciar el análisis de los datos se aseguró la independencia de los registros mediante el análisis de autocorrelación espacial calculado mediante el Índice de Moran a través de la extensión “Spatial Statistics 1” del Arc View. Debido a la alta autocorrelación que arrojaron los análisis en todas las especies, fue preciso realizar un “buffer” de 1 Km de radio, medida arbitraria para suponer la independencia de los datos, se eliminó así toda superposición de datos que implique autocorrelación, con esto también se pudo eliminar errores normales de georeferenciación. Los registros resultantes se introdujeron en los análisis de regresión.

También se verificó la multicolinealidad del conjunto de variables independientes, al identificarla se eliminaron las variables colineales, dejando en el modelo las de mayor variabilidad. Se emplearon modelos logísticos para determinar la relación entre la presencia/ausencia de las especies y las variables de análisis. Se corrieron varios modelos para cada especie empleando el procedimiento “Stepwise” con alfa = 0.05, hasta encontrar el que mejor ajuste otorgaba. Las variables independientes más significativas fueron analizadas con la prueba de Chi cuadrado con el objeto de saber si la distribución de la presencia de las especies varió con relación a lo esperado por rangos en las variables independientes.

La validación del modelo se realizó aplicando las pruebas de “likelihood ratio”, o máxima verosimilitud con alfa 0.05, también se empleó el porcentaje de concordancia para demostrar la coherencia entre los registros utilizados y el mapa de predicción resultante.

Para obtener los mapas finales de distribución, cada modelo logístico fue introducido en el programa Arc View, en la opción “Map calculator” del menú de “Spatial Analyst”.

La expresión matemática del modelo logístico es la siguiente:

$$P = \frac{e^{\text{logit}(p)}}{1 + e^{\text{logit}(p)}} \quad (\text{SAS Institute 1999})$$

Donde p , es la probabilidad de ocurrencia de la especie y e el exponente natural. La función logit (p) se sintetiza como:

$$\text{Logit}(p) = b_0 + b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_nX_n \quad (\text{SAS Institute 1999})$$

Una vez elaborados los mapas, se procedió a reclasificarlos en cuatro categorías de presencia expresadas porcentaje (%): 0-25%, 25-50%, 50-75% y >75%. La validación de los modelos se

realizó con base al porcentaje de concordancia de los registros de presencia y ausencia de la especie.

4. RESULTADOS

4.1. Caracterización de la distribución geográfica de las especies

La sistematización de las bases de datos de las diferentes instituciones mencionadas arrojó como resultados los registros presentados en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Datos de presencia de las especies provenientes de diferentes fuentes. En el cuadro se especifica el número total de individuos por especie y por la escala utilizada.

Especie	Escala				N Total de Registros	N de registros finales(*)
	Individuo	Parcela	Finca	Localidad		
<i>D. panamensis</i>	405	92	118	3	618	155
<i>L. ampla</i>	244	70	52	1	367	82
<i>S.costaricense</i>	25	35	51	4	115	53
<i>H. mesoamericanum</i>	19	15	26	4	64	58
<i>P.guatemalensis</i>	24	2	8	8	42	33
<i>C. macrocarpa</i>	68	12	29	3	112	59

* registros sin autocorrelación espacial (ANEXO 2)

El número total de registros fue utilizado para la elaboración del mapa preliminar de distribución (Figura 2) que fue la base para desarrollar los modelos logísticos.

Como se puede observar las especies con menos registros fueron *P. guatemalensis* y *H. mesoamericanum*, ello debido no solo al poco estudio realizado sobre dichas especies sino también a la escasez natural con que se las encuentra en el paisaje. Por otra parte la especie con mayor abundancia de registros fue *D. panamensis*, la cual está muy estudiada y presenta buena densidad en la zona.

El número de registros finales se obtuvo al eliminar registros debido a posibles errores espaciales de georeferenciación y para reducir autocorrelación.

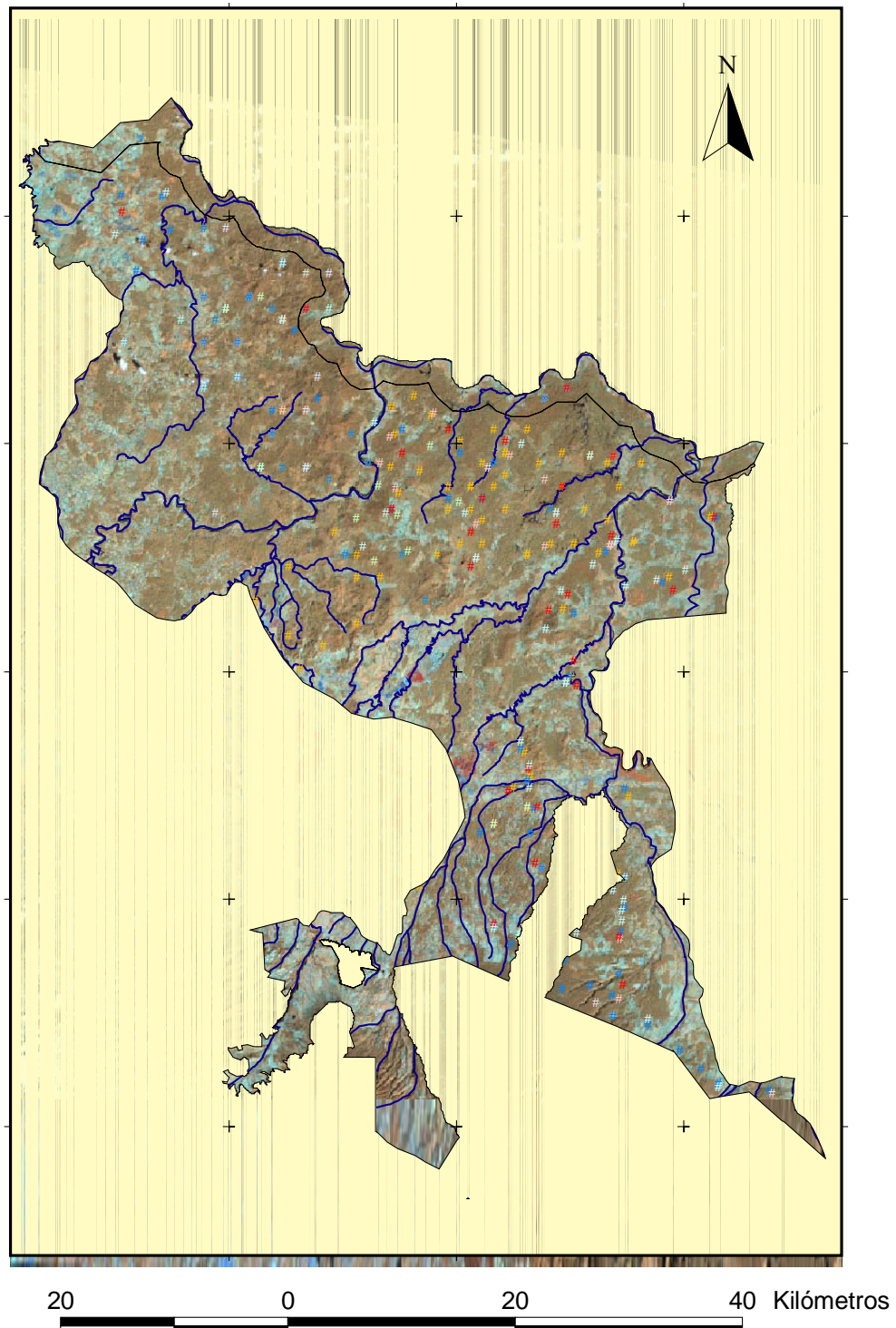


Figura 2. Mapa de distribución preliminar. En puntos naranja: *D. panamensis*; azules: *L. ampla*; celestes: *S. costaricense*; rojo: *H. mesoamericanum*; rosa: *C. macrocarpa*, verde: *P. guatemalensis*. En líneas azul oscuro los ríos. Fuente: Atlas de Costa Rica 2000, CATIE, INBio, MOBOT, FUNDECOR, CODEFORSA, MINAE, ITCR, Herbario Nacional. Imagen Satelital Lansat 2001

4.2. Modelos de distribución potencial

En las primeras corridas de regresión, las especies *D. panamensis*, *L. ampla* y *S. costaricense* presentaron modelos muy complejos, con casi la totalidad de variables analizadas, esto aumenta la posibilidad de error en la modelación espacial (Engler et al. 2004). Por esto, a fin de obtener modelos más sencillos, se redujo el alfa a 0.01 para estas tres especies.

Cuadro 2. Modelos logísticos y exploratorios de la distribución potencial de las seis especies de interés. (*) Prueba de “Likelihood ratio”.

<i>Especie</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Coficiente</i>	<i>Pr>Chi Cuad.</i>	<i>Pr>Chi Cuad. (*)</i>	<i>% de Concord.</i>
<i>D.panamensis</i>	Intercepto	137.1	0.0001	0.0001	94.2
	Precipitación	-0.0437	0.0001		
	Temperatura	2.0441	0.0014		
	Elevación	-0.0369	0.0001		
<i>L.ampla</i>	Intercepto	18.1151	0.0001	0.0001	84.1
	Precipitación	-0.00402	0.0001		
	Disrios	-0.00058	0.0001		
	Pendiente	0.36	0.0007		
	Elevación	-0.00409	0.0001		
<i>S.costaricense</i>	Intercepto	80.9726	0.0001	0.001	90.8
	Temperatura	-3.2684	0.0001		
	Disrios	-0.00062	0.0031		
	Elevación	0.0329	0.0001		
<i>P.guatemalensis</i>	Intercepto	-1.1385	0.0154	0.0002	67.5
	Altura	0.0133	0.0163		
<i>H.mesoamericanum</i>	Intercepto	7.656	0.0051	0.003	68.7
	Precipitación	-0.00192	0.0038		
	Elevación	0.00239	0.0759		
<i>C. macrocarpa</i>	Intercepto	84.7845	0.0001	0.0001	94.9
	Precipitación	-0.0209	0.0001		

Los modelos fueron verificados a través de la prueba de “Likelihood ratio”. Esta prueba revela que todos los modelos son altamente significativos ($p < 0.01$). Además se empleó el porcentaje de concordancia para demostrar la coherencia entre los registros analizados y el mapa de predicción resultante. No todos los modelos alcanzaron a explicar eficientemente la distribución de las especies, sin embargo cuatro de seis especies obtuvieron porcentajes altos de concordancia. Los modelos que presentaron los mejores porcentajes de concordancia fueron los de las siguientes especies: *D. panamensis*, *L. ampla*, *S. costaricense* y *C. macrocarpa*, mientras que los modelos

de *H. mesoamericanum* y *P. guatemalensis* arrojaron los más bajos porcentajes, aunque estos sean aceptados estadísticamente, en los mapas reflejan muy poca credibilidad, observándose las desviaciones de probabilidades en los registros de la presencia para *H. mesoamericanum* mientras que para *P. guatemalensis* en presencia y ausencia. La razón por la cual estas especies no alcanzaron buena concordancia en la modelación se puede deber a la poca eficiencia de las variables componentes de dichos modelos, a la falta de otras variables no contempladas en este estudio que complementen su efecto en el modelo, o bien a la naturaleza misma de la especie.

Las variables más comunes en los modelos fueron la precipitación, temperatura, elevación y distancia a ríos.

Las únicas variables que no integraron ningún modelo fueron las de fragmentación y el tipo de suelos. Sin embargo este hecho no significa necesariamente que dichas variables no puedan explicar la distribución de estas especies, sino que la escala de clasificación de las mismas es muy gruesa y las variables muy homogéneas para predecir la distribución de las especies a esta escala. También se debe considerar que los suelos tropicales son muy variables (Sancho y Mata 1987) y un estudio complementario de campo es esencial para enriquecer la clasificación de este factor.

La precipitación discrimina la distribución de cuatro de las seis especies en estudio: *D. panamensis* ($P < 0.0001$), *L. ampla* ($P < 0.002$), *H. mesoamericanum* ($P < 0.02$) y *C. macrocarpa* ($P < 0.0001$). El rango de precipitación con mayor probabilidad para todas las especies fue de 3500 a 4000 mm. La probabilidad de ocurrencia disminuye cuando la precipitación excede este rango. Los valores de precipitación para la zona llegan a un máximo de 4500 mm.

Otro parámetro que explicó la distribución de varias especies es la elevación sobre el nivel del mar, en este sentido, *D. panamensis* y *L. ampla* aumentan la probabilidad de ocurrencia en función de la disminución de este factor, sin embargo, *S. costaricense*, *P. guatemalensis* y *H. mesoamericanum* demostraron un comportamiento opuesto, ya que sus probabilidades aumentan con el aumento de la elevación sobre el nivel del mar. En la Figura 3 se observa el porcentaje de presencia por rango altitudinal.

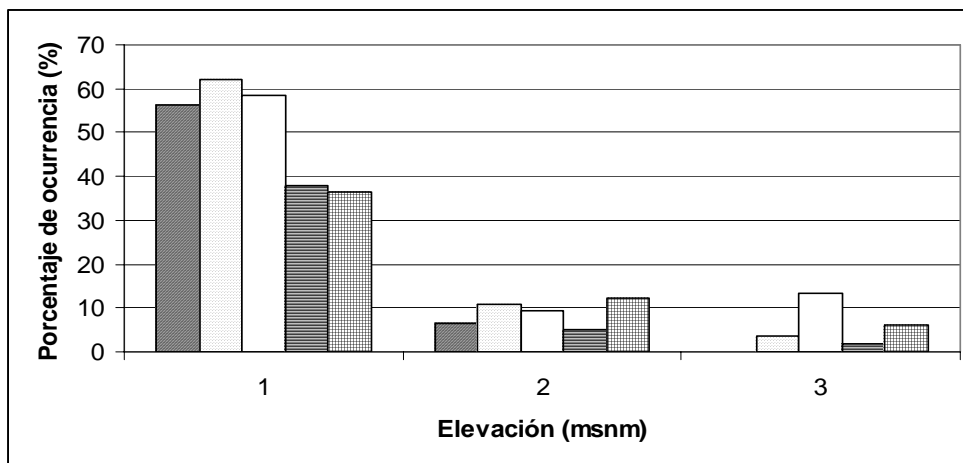


Figura 3. Porcentaje de registros de presencia de las especies por categorías de elevación. En las abcisas las categorías de elevación son 1) 0-150 msnm; 2) 150-200 msnm; 3) >200 msnm. En barras diagonales: *D. panamensis* (N= 155); barras con puntos: *L. ampla* (N= 82); barras blancas: *S. costaricense* (N=53); barras horizontales *H. mesoamericanum* (N=58) y barras con cuadros *P. guatemalensis* (N=33).

Para las cinco especies presentadas la distribución observada de presencia difirió significativamente de la esperada (X^2 , $p < 0.05$). *C. macrocarpa* no presentó diferencia significativa en cuanto a este factor en los modelos logísticos ni en la prueba de Chi cuadrado. El mayor porcentaje de ocurrencia para estas especies se puede observar en el rango 0 y 150 msnm, que corresponde a la zona norte del CBLS, la cual se caracteriza por ser la zona de menor elevación del área de estudio. Es importante destacar que dicha variable es muy homogénea en un 85% del área del corredor, percibiendo alta variabilidad de este atributo en el porcentaje restante ubicado al sur del área de estudio, esto explica que un buen porcentaje de las especies se distribuyan mayormente en un solo rango altitudinal. Sin embargo, esta variable discrimina la ocurrencia de *D. panamensis* a elevaciones mayores a 300 msnm, donde la especie tiende a ser más escasa, pero no se puede afirmar con certidumbre si el efecto de esta variable ambiental es la verdadera causante de la ausencia de dicha especie en la zona sur del corredor, ya que existen otros factores como posibles barreras naturales, en este caso particular los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo, que merecen ser considerados al valorar estos atributos, también la formación geológica podría influir en la ocurrencia de la especie, pues la zona norte se caracteriza por pertenecer a la edad terciaria y la sur a la cuaternaria (Atlas de Costa Rica 2000).

Por otra parte, la temperatura explicó parte de la distribución de *D. panamensis* y *S. costaricense*; en el primer caso la relación es positiva, esto demuestra que la probabilidad de ocurrencia de la especie es mayor en zonas de temperaturas más altas que oscilan entre 25 a 27°C (X^2 , gl 2, $P < 0.05$), en cambio, *S. costaricense* aumenta a medida que la temperatura disminuye, su presencia es mayor en el rango de 20 a 22°C (X^2 , gl 2, $P < 0.0001$). Este factor también es muy poco variable no solo a lo

largo del corredor, sino de toda Costa Rica (Flores Silva 2001), el promedio para toda el área en estudio se aproxima a 22 °C, con un gradiente que aumenta hacia el norte con el promedio más alto (28°C) y disminuye al sur llegando hasta los 16 °C. Esto debido a que la temperatura disminuye con la elevación (gradiente vertical térmico) (Flores Silva 2001); así se puede observar que en el corredor existen tres gradientes bien diferenciados: el de mayores temperaturas, al oeste hacia la costa Atlántica; va disminuyendo paulatinamente al este y al sur se registran las menores temperaturas.

La distancia a ríos fue significativa para *L. ampla* y *S. costaricense*, ambas especies presentaron relación negativa con dicha variable, por lo que se puede decir que su ocurrencia es mayor a menor distancia de las quebradas y cuerpos de agua a escala de paisaje. En este sentido, estudios de campo revelaron que a escala local *L. ampla* tiene mayor presencia en zonas bajas, cercanas a cuerpos de agua (Vidal en prensa), lo cual coincide con lo analizado a escala espacial referente a esta variable. La relación con este atributo sugiere que los cuerpos de agua pueden influir indirectamente con la dispersión de dichas especies, ya sea atrayendo a los animales, principales predadores y diseminadores de semillas de *L. ampla* (Jiménez et al. 2002), o bien sirviendo de vector para *S. costaricense*, el cual tiene frutos alados y puede ser fácilmente arrastrado por el viento hasta las proximidades de las redes hídricas donde la iluminación es mayor que en el interior del bosque, creando un ambiente favorable para que la especie regenere. Sin embargo, ambas especies son de escasa regeneración, por lo que es necesario profundizar aún más en este aspecto para llegar a conclusiones más acertadas.

Por último la pendiente del terreno, discriminó sólo para *L. ampla*, el modelo sugiere que la presencia de la especie es mayor en sitios con mayor pendiente. En la Figura 4 se observa la frecuencia de ocurrencia por porcentaje de pendiente.

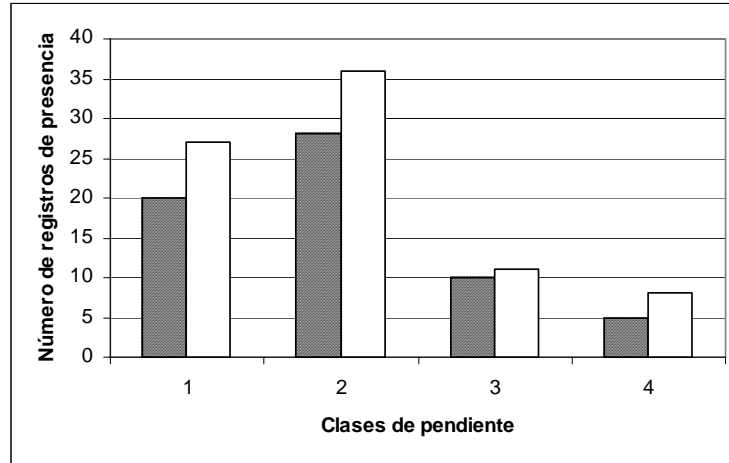


Figura 4. Valores de registros observados para *L. ampla* (en barras diagonales) y esperados (número total de registros) (barras blancas) por clase de pendiente. 1) 0-2 %; 2) 2-15%; 3) 15-30% 4) 30-60% (X^2 ; gl: 3; $P= 0.05$).

Conforme a las características topográficas del área de estudio, se aprecia un gradiente que oscila entre 2% y 60%, el mayor porcentaje de ocurrencia con relación a lo esperado (90.9%) entre categorías se aprecia en la clase 3, por lo que la prueba sugiere que la especie está presente en zonas onduladas a planas entre 15% y 30% de pendiente. Debido a que esta variable fue derivada de un Modelo de Elevación Digital, la escala de medición no es muy precisa, pues en el proceso de derivación el análisis espacial no contempla las variaciones topográficas por lo que mejores observaciones de este atributo se hicieron en campo, midiendo la pendiente real en cada parcela (Vidal en prensa), los resultados de las observaciones de campo arrojaron un promedio similar, entre 15 y 30%, lo cual coincide con la escala de paisaje.

4.2.1. Modelos de distribución potencial teniendo en cuenta la ubicación geográfica.

Con el propósito de mejorar los porcentajes de concordancia en los modelos presentados en el Cuadro 2, se introdujo la ubicación geográfica en el análisis de regresión, esto con el fin de mejorar la precisión en la variable respuesta. La inclusión de la ubicación geográfica como variable independiente se ha realizado a través de las coordenadas x; y obtenidas de los registros de presencia y ausencia.

Cuadro 3. Modelos logísticos y exploratorios de la distribución potencial de las seis especies de interés teniendo en cuenta la ubicación geográfica (coordenadas x;y). (*) Prueba de “Likelihood ratio”.

<i>Especie</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Coficiente</i>	<i>Pr>Chi Cuad.</i>	<i>Pr>Chi Cuad. (*)</i>	<i>% de Concord.</i>
<i>D.panamensis</i>	Intercepto	-854.1	0.0001	0.0001	99.7
	Precipitación	0.0212	0.0001		
	Temperatura	-8.4347	0.0014		
	X_coord	0.000686	0.0001		
	Y_coord	0.00231	0.0001		
<i>L.ampla</i>	Intercepto	-66.0824	0.0001	0.0001	85.6
	Disrios	-0.00075	0.0001		
	Pendiente	0.3641	0.0001		
	X_coord	0.000076	0.0007		
	Y_coord	0.0001	0.0001		
<i>S.costaricense</i>	Intercepto	488.8	0.0001	0.0001	97
	Precipitación	0.0193	0.0001		
	Temperatura	-7.5836	0.0031		
	X_coord	0.0007	0.0001		
<i>P.guatemalensis</i>	Intercepto	142.1	0.0104	0.0001	99.1
	Precipitación	-0.0125	0.0164		
	Elevación	0.0473	0.0141		
	X_coord	-0.00019	0.049		
<i>H.mesoamericanum</i>	Intercepto	-113.1	0.0001	0.007	76.7
	Precipitación	-0.00345	0.0172		
	Temperatura	1.6406	0.0073		
	Disrios	-0.00052	0.0114		
	Elevación	0.0249	0.0005		
	X_coord	0.0001	0.0004		
	Y_coord	0.000111	0.0001		
<i>C. macrocarpa</i>	Intercepto	84.7845	0.0001	0.0001	94.9
	Precipitación	-0.0209	0.0001		

Como se puede observar en el Cuadro 3 todos los modelos excepto el de *C. macrocarpa*, que no presentó cambio alguno, incluyen ambas variables o bien una de las dos. También es interesante mencionar que las demás variables varían muy poco por modelo, en algunos modelos como en el *P. guatemalensis* y *H. mesoamericanum* han aumentado y en otras han disminuido como en *D. panamensis* y *L. ampla*. Por otra parte, el porcentaje de concordancia arroja cifras mayores que el modelo anterior destacables en *P. guatemalensis*, *D. panamensis*, *S. costaricense* y *H. mesoamericanum* por lo que la predicción es más precisa.

El modelo matemático mejoró significativamente, en cambio con fines de modelación espacial las coordenadas geográficas cortan los efectos de las demás variables por aportar mayor variabilidad al modelo, debido a esto se resolvió aceptar el primer modelo propuesto en el Cuadro 2 para introducir al SIG.

4.4. Predicciones de los modelos de distribución

El modelo de distribución para *D. panamensis* (Figura 5) describe su presencia a lo largo del CBL, el modelo sugiere que una gran superficie del área (85%) clasifica con alta probabilidad de ocurrencia (> 75%). En cambio, los registros encontrados sugieren que la especie está presente con mayor probabilidad de ocurrencia en la zona norte y al este del corredor. Esta especie tiende a disminuir hacia el sur del área de estudio, los modelos logísticos indican que se debe a los efectos interdependientes de la temperatura, precipitación y la elevación, aunque probablemente existan otros factores que incidan en su distribución natural como los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo, que posiblemente hagan de barrera para la dispersión de dicha especie al oeste del corredor, pero este es solo una hipótesis que debiera ser validada.

C. macrocarpa es una especie asociada a *D. panamensis* muy frecuente en bosques de tierras bajas y suelos inundables (Gallo 1999; Flores et al. 2003). Según el modelo de distribución resultante ilustrado en la Figura 6, se la puede encontrar especialmente al norte del área de estudio, su presencia comienza a disminuir a medida que se avanza hacia el centro del corredor, donde los registros fueron nulos, y nuevamente se presenta al sur pero con menores menores probabilidades (0-25%) que hacia el norte. Sin embargo esta última parte del modelo debe validarse en campo, ya que probablemente su ocurrencia sea mayor en esta zona, y la variable modeladora no sea la más adecuada ó bien, no sea suficiente para poder estimar la probabilidad de esta especie. No obstante, los resultados aquí presentados coinciden con Gallo (1999) que también propone que el tipo de bosque donde se encuentra esta especie podría estar relacionado a la menor pluviosidad, ó a una mayor duración de la época en que la precipitación es relativamente menor.

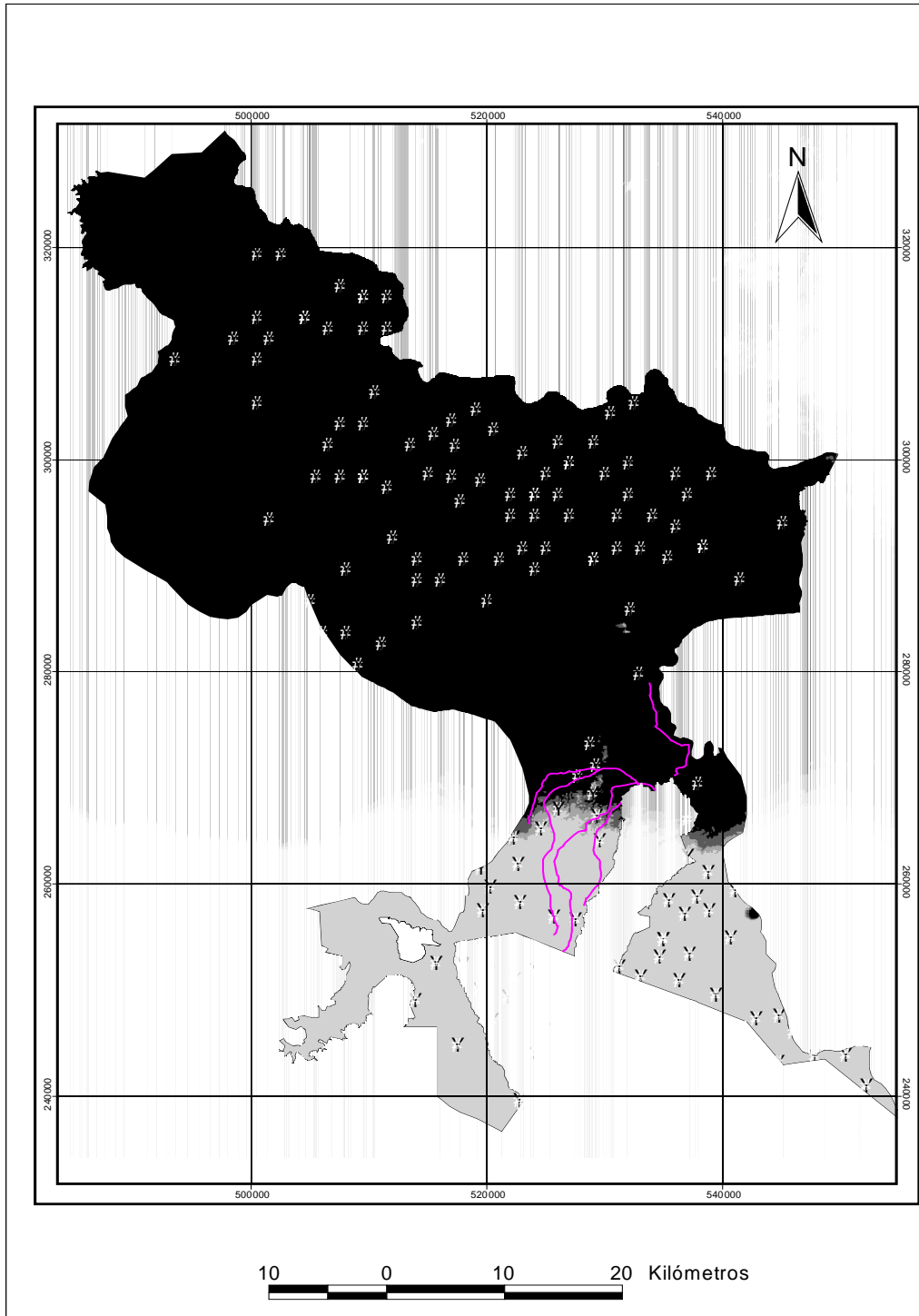


Figura 5. Mapa de distribución potencial de *D. panamensis*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%. La línea fucsia representa el Río Sarapiquí.

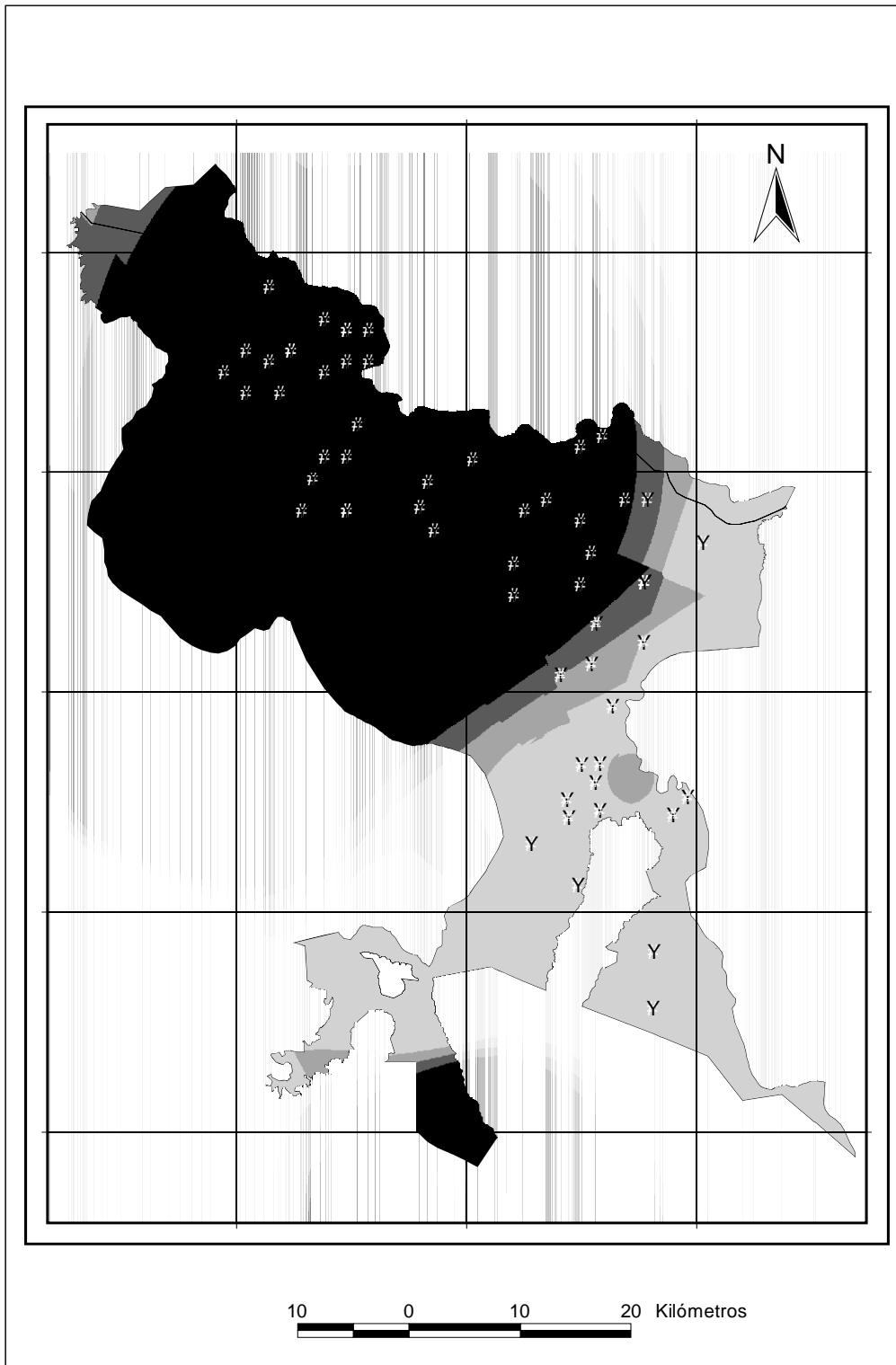


Figura 6. Mapa de distribución potencial de *C. macrocarpa*. (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro

L. ampla (Figura 7), es una especie con distribución proyectada, bastante amplia en todo el corredor, ya que un 90 % del área de estudio está en la categoría de >75% de probabilidad, lo que la describe como generalista en el área de estudio. De acuerdo al mapa de distribución potencial, la mayor probabilidad de ocurrencia es al norte y tiende a disminuir hacia el sur del corredor, es muy difícil establecer áreas donde la especie esté ausente, para modelar la distribución se tuvo que considerar las fincas que no reportaban dicha especie, como sitios de ausencia, pues no había otra evidencia más fidedigna para sostener el hecho, sin embargo al ser fragmentos aprovechados, no se sabe con exactitud si alguna vez existieron en esos bosques.

La distribución modelada de *S. costaricense* también es muy amplia en toda el área de estudio. La mayor proporción (80%) arroja una probabilidad alta de presencia (Figura 8). El gradiente característico para esta especie es de oeste a este, el modelo muestra espacialmente que la probabilidad es mayor al oeste y va descendiendo al este. Esta especie es muy similar a *L. ampla* por la gran dispersión que presenta lo que las caracterizan como generalistas, y por tanto las áreas de ausencia del modelo no deben tomarse con mucha consideración, por la dificultad de predecir una ausencia absoluta. Por otro lado, *P. guatemalensis*, es una especie muy escasa en el CBL, hallándose especialmente en la zona de Boca Tapada de Pital; un estudio minucioso de dicha especie en esta área fue realizado por Olivas (2000), quien halló solo 46 ejemplares de la especie en 500 ha, también algunos registros del INBio detallan que se la encuentra al sur del área de estudio hacia la zona de Horquetas y La Virgen. Sin embargo el mapa de distribución (Figura 9) para esta especie describe que las probabilidades son menores al norte y mayores al sur del corredor lo cual no coincide con los registros de la base de datos, por lo que es necesario relacionar con otras variables que puedan ser más precisas, para mejorar el nivel de predicción de este modelo.

En cuanto a *H. mesoamericanum* especie vedada para Costa Rica (Jiménez 1999), presenta una distribución bien amplia, pues no posee un patrón característico de distribución; en la Figura 10 se aprecia que su probabilidad de ocurrencia es mayor al norte del corredor que al sur y en el centro del mismo, se recomienda que este modelo se tome con cierta discreción debido a que los errores de predicción son muy altos, en este caso, al igual que con *P. guatemalensis*, sería aconsejable introducir otras variables que expliquen con mayor eficiencia este modelo.

A pesar de algunas limitaciones técnicas y de diseño, todos los modelos a excepción de los dos últimos presentan buena coherencia con los registros de las bases de datos, sin embargo esto es una aproximación que debe ser más afinada y mejorada en campo y en laboratorio de SIG.

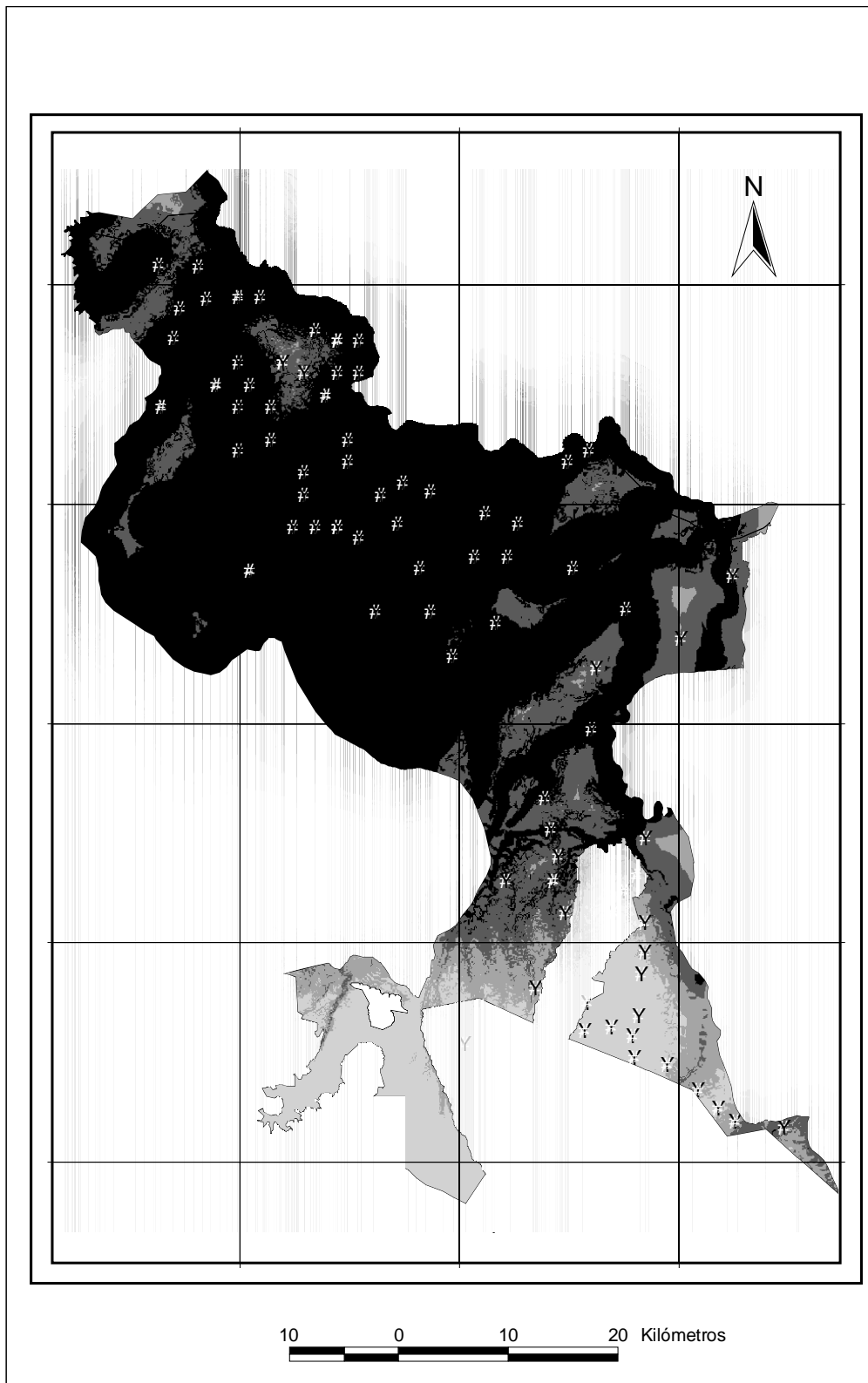


Figura 7. Mapa de distribución potencial de *L. ampla* (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.

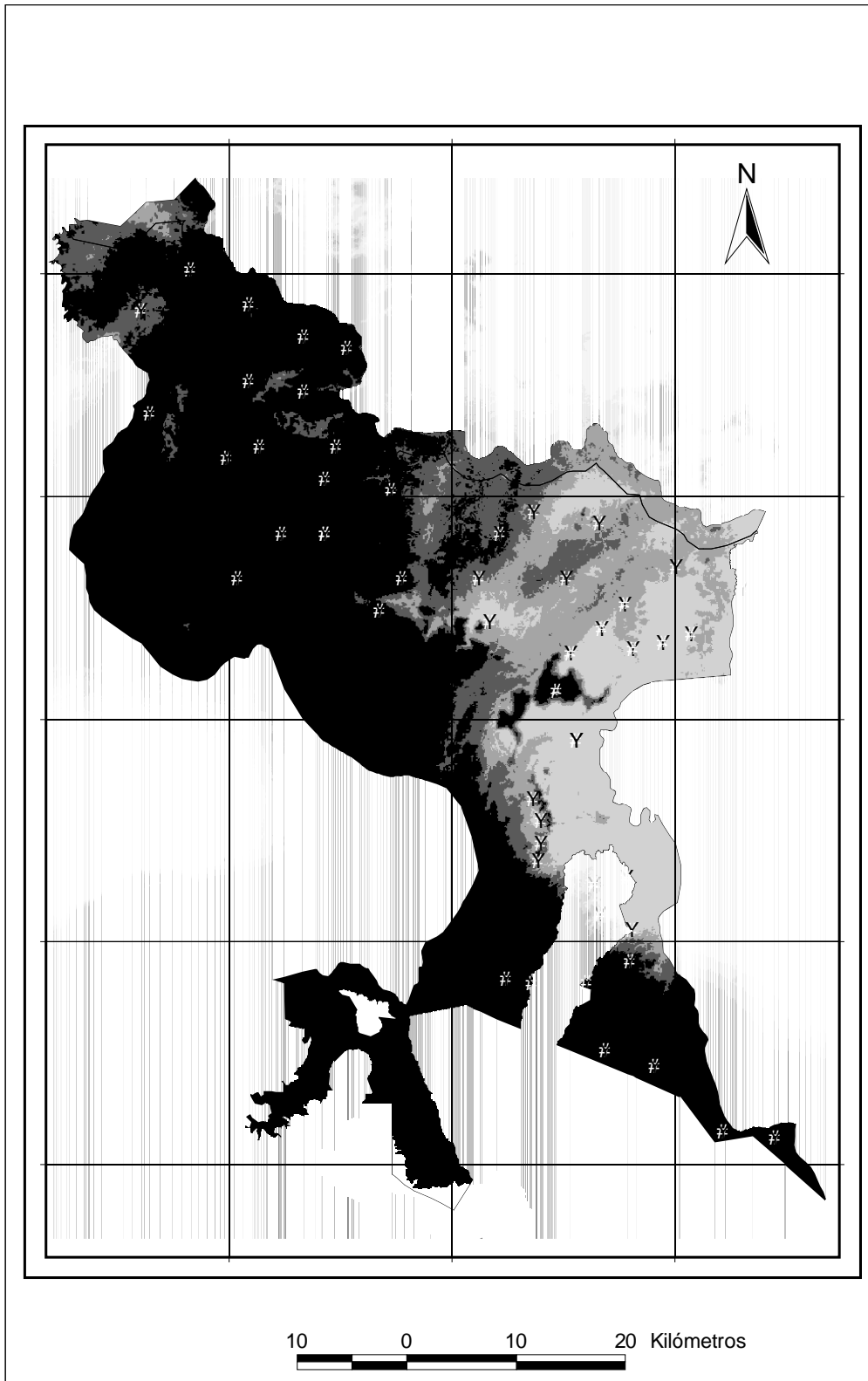


Figura 8. Mapa de distribución potencial de *S. costaricensis* (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.

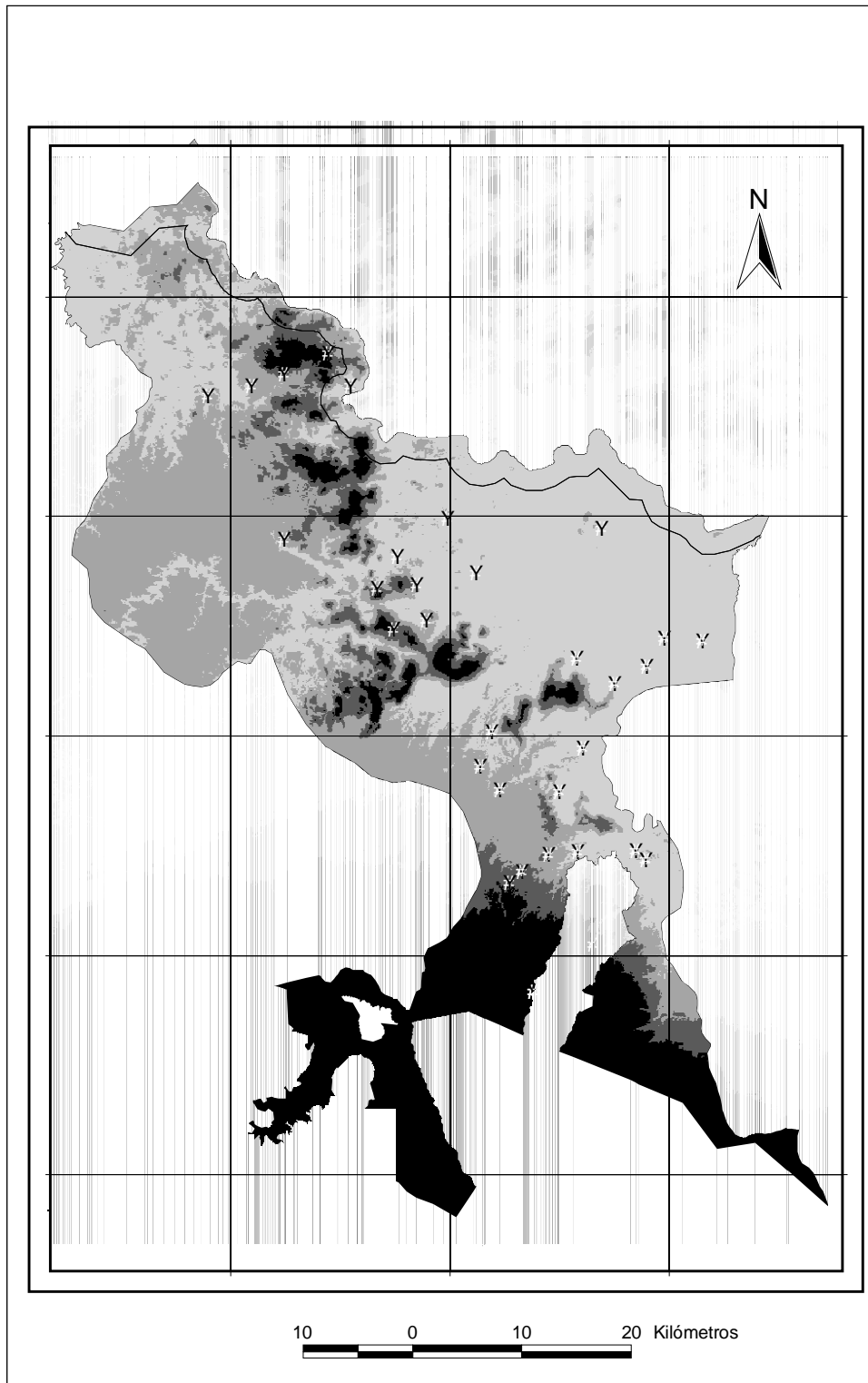


Figura 9. Mapa de distribución potencial de *P. guatemalensis* (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.

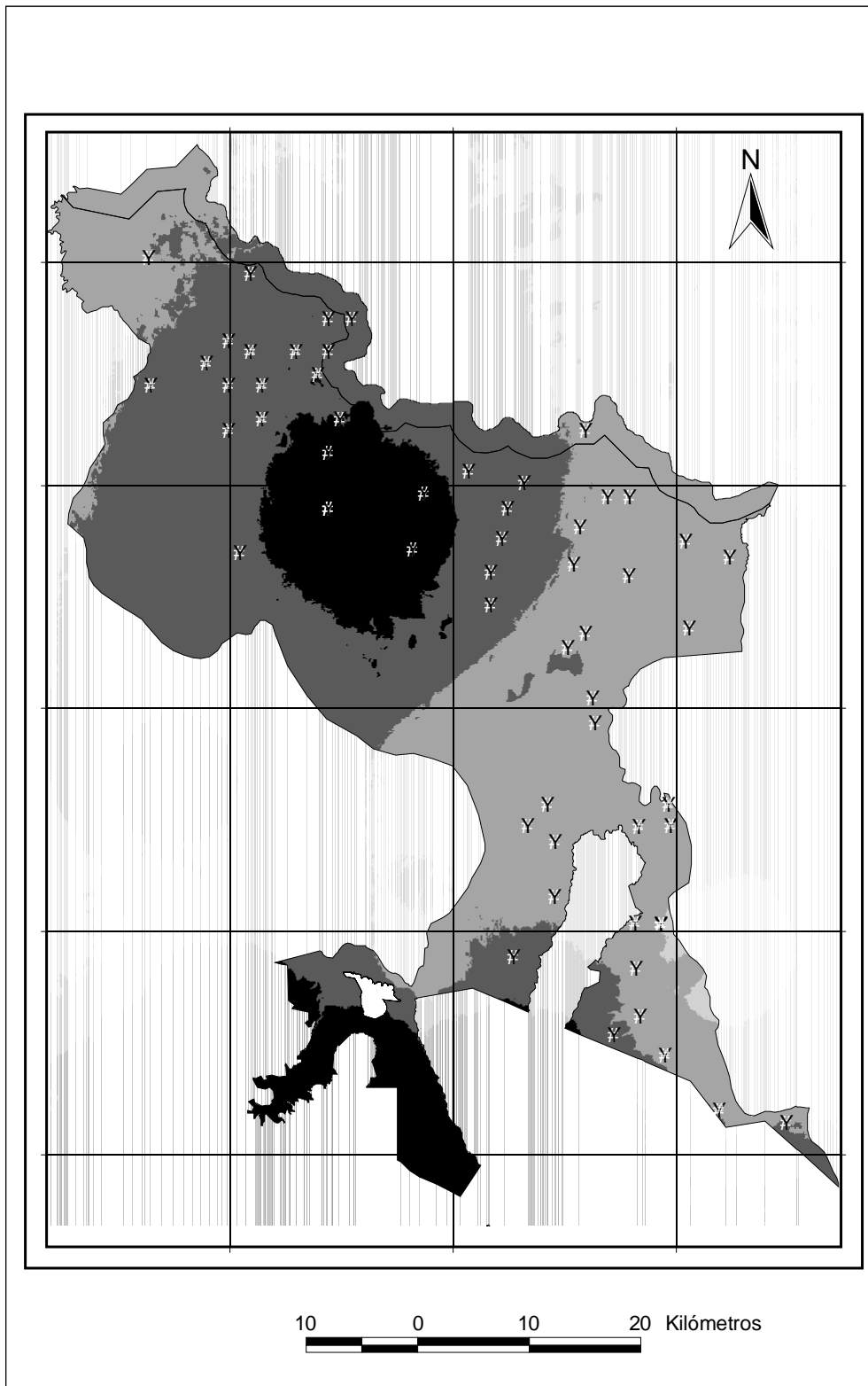


Figura 10. Mapa de distribución potencial de *H. mesoamericanum* (en círculos con puntos se simboliza la presencia; en círculos vacíos la ausencia). La probabilidad está expresada en % e ilustrada en escala de grises con gradiente decreciente, el color negro simboliza > 75% de probabilidad; gris oscuro 50-75%, gris claro 25-50%; gris muy claro 0-25%.

5. DISCUSIÓN

5.1. Variables que modelan la distribución potencial de las especies

Los modelos logísticos ayudaron a interpretar las variables que mejor explican la ocurrencia de las especies en el CBL. En este sentido, la fragmentación no ha sido una variable discriminante en la distribución de las seis especies, sin embargo, este hecho no significa que sea irrelevante para definir la distribución potencial, sino a que i) la escala de medición, en particular el tamaño del grano o unidad mínima mapeable pudo representar un filtro demasiado grueso para medir la fragmentación; ii) análisis previos realizados muestran que muchas de las métricas e índices del paisaje poseen una baja variabilidad y están altamente correlacionadas entre sí. Por lo cual, es posible que la alta homogeneidad presentada por los parámetros del paisaje haya influenciado su eliminación cuando se analizaron en conjunto con las demás variables de paisaje.

La precipitación y la temperatura, resultaron variables muy eficientes a escala de paisaje para modelar la distribución de varias de las especies de interés. Estudios anteriores (Wright 1992; Guisan et al. 2000; Austin 2002) ya demostraron buen desempeño de estos parámetros especialmente en relación a la vegetación. La elevación también fue una variable relevante en los modelos, en cambio la naturaleza de dicha variable en la zona es muy homogénea en un 80% del CBL por lo que en modelos sencillos de una sola variable fue ineficiente para demostrar buena concordancia, este es el caso del modelo de *P. guatemalensis*.

H. mesoamericanum y *P. guatemalensis*, son especies muy difíciles de modelar debido a que la primera posee una amplia distribución y la segunda muy pocos registros de presencia por lo que, estos modelos demostraron los porcentajes más bajos de concordancia, probablemente por la naturaleza de las variables independientes que integraron estos modelos logísticos, las cuales no pudieron ser suficientemente efectivas para explicar por sí solas las respectivas distribuciones. En este sentido se propone que para estudios posteriores se tenga en cuenta variables históricas, como el nivel de impacto ó aprovechamiento de las especies a través de los años, las características biogeográficas del área de estudio como ríos, montañas u otras barreras naturales, la dispersión de las especies y la competencia.

5.2. Modelos de distribución geográfica de las especies estudiadas

El acceso a diferentes fuentes de información secundaria propició obtener un escenario adecuado para realizar inferencias sobre la distribución de las especies.

D. panamensis se puede considerar especie poco frecuente en algunos sectores del corredor, especialmente en Sarapiquí y con menor presencia en la zona de Horquetas y la Virgen, su

abundancia aumenta a medida que se avanza hacia el norte del corredor, en la región Huertar Norte es una especie bastante frecuente, esto coincide con estudios de población de la especie realizado por Chaverri (1998), Ramos (2004) y Gallo (1999) quienes encontraron predominancia de la especie en esta zona del corredor.

Contrariamente a lo expuesto para *D. panamensis*, *L. ampla*, *H. mesoamericanum* y *S. costaricense* muestran una distribución muy amplia a lo largo del corredor pero con escasos individuos por unidad de área, esta característica incrementa la dificultad de la modelación, pues, es muy complejo establecer áreas donde estas especies no sean encontradas (Engler et al. 2004). Por lo cual se considera que dichas especies son generalistas a escala del corredor.

C. macrocarpa presenta un gradiente de norte a sur, la probabilidad de ocurrencia aumenta en el norte y disminuye a medida que se avanza al centro, donde se vuelve escasa o casi ausente, y vuelve a aparecer al sur del corredor, pero en menor abundancia, en cambio al observar el mapa de probabilidades se puede ver que el modelo predice áreas de poca probabilidad de presencia en la zona sur, por lo que es probable que además de la precipitación que demostró ser una variable bien consistente con la presencia de la especie, exista algún factor biogeográfico que influya en su distribución y pueda corregir el efecto de esta variable.

Se observó que *P. guatemalensis* presenta una distribución en agregados, ósea en pequeños grupos fuertemente vinculados y en pocas áreas específicas del corredor, esto concuerda con lo encontrado por Olivas (2000), esta característica le atribuye cierta desventaja, como el aislamiento a otros grupos, que aunado a la fragmentación, ocasiona que el flujo genético entre poblaciones sea muy bajo.

5.3. El uso de SIG en el modelaje de la distribución

El estudio de la distribución depende sustancialmente del uso de diferentes escalas (Jonsson 1993), una especie puede ser pobremente caracterizable a una escala local mientras que a escalas mayores su distribución es más clara (Gaston 1994). Este es el caso de *H. mesoamericanum*, que no reveló patrones de distribución a escala media y pequeña en cambio a escala de paisaje presentó resultados significativos. De allí la importancia del uso de diferentes escalas, por más distintos que sean los factores a considerar, ciertas especies son más predecibles a escala pequeña y otras a una escala mayor. En este sentido, los sistemas de información georeferenciada (SIG), se han convertido en herramientas esenciales en la investigación de temas ecológicos a distintas escalas espaciales (Chuvieco 1990).

Una limitación del uso de esta tecnología es que se requiere del uso de buena información secundaria, la cual muchas veces es difícil de acceder ó inexistente, sobretodo para especies escasas

ó en peligro de extinción (Engler et al. 2004; Jennings 2000). En este caso el área de estudio fue propicia para desarrollar este tipo de investigaciones, ya que en ella se realizaron varios estudios anteriores que posibilitan tener información fidedigna para su análisis. En esto, la utilización del SIG es fundamental pues ayuda a integrar gran cantidad de información, cubrir vacíos a través de las interpolaciones espaciales y a analizarla espacialmente (Grainger et al. 1995).

5.4. Consideraciones metodológicas en el modelaje espacial de la distribución

El presente trabajo expone modelos de distribución espacial de especies que son clasificadas como raras para muchos ecólogos (Rabinowitz et al. 1996, Gaston 1994, Pitman et al. 1999, Hubbell y Foster 1986). En la literatura existen varios ejemplos exitosos de modelación espacial de especies vegetales, sin embargo muy pocos se han enfocado a especies escasas y en peligro (Miller 1986, Myatt 1987, Carey y Brown 1995, Godown y Peterson 2000, Elith et al. 2002) a pesar de su gran importancia y utilidad para la Biología de la Conservación (Engler et al. 2004).

La presente investigación enfrentó dos desafíos, en primer lugar la falta de datos por el hecho de la escasez de estas especies y por otro lado la designación de sitios donde se ausentan las mismas. El primero está asociado a la recopilación de datos de diferentes fuentes, con distintas fuentes y niveles de precisión y escalas, lo que indirectamente puede adicionar cierto margen de error en la toma de datos espaciales por más confiable que fueran las fuentes y por más que se haya utilizado GPS. El hecho que exista una variación de aparatos ya es una fuente de error (Engler et al. 2004), por otra parte también se tomaron los registros de herbarios y colecciones de museos los que por lo general carecen de precisión, en el mejor de los casos la escala utilizada es la localidad, lo que resta precisión en la toma de datos, por lo cual algunos autores (Elith et al. 2002) prefieren descartarlos del análisis espacial.

El problema de la ausencia no es menos importante, en este trabajo se contó con registros de planes de manejo para justificar áreas de poca ocurrencia o ausencia, aún así se encontraron que especies como *L. ampla*, *S. costaricense* y *H. mesoamericanum* tienen características de muy amplia distribución, por lo que la ausencia encontrada en los planes de manejo quizás no se deba a que estas áreas no sean hábitat propicio para estas especies, sino que simplemente por factores históricos (aprovechamiento y consecuente fragmentación), ó factores biogeográficos como barreras naturales (Leathwick et al. 1998; Birks 1996) hayan desaparecido de los lugares donde no se reportaron presencia. En este sentido, la influencia de factores biogeográficos e históricos en la distribución actual de las especies puede ser una limitación restrictiva en la predicción de modelos espaciales (Guisan et al. 2000).

Otras limitaciones que pudieron acarrear errores en el modelaje espacial es la obtención de mapas climáticos y mapas derivados del MDE. En el caso de los mapas climáticos se debe considerar que fueron desarrollados a través de la interpolación de estaciones meteorológicas, esto introduce algunas incertidumbres como i) errores de interpolación, ii) falta de estaciones meteorológicas en el área de estudio iii) el uso de datos no actualizados en algunos casos, debido a que muchas estaciones fueron cerradas años anteriores. Los mapas provenientes de derivaciones del MDE como el de pendientes, no reflejan con vasta precisión esta variable, debido a que al derivar no se tiene en cuenta la curvatura del terreno por lo que puede subestimar la el valor real de esta variable (Neilson 1995).

A pesar de todas estas limitaciones, y los posibles errores espaciales que pudieron cometerse en el procesamiento de la información, se considera que los resultados aquí expuestos arrojan buenas predicciones en cuatro de las seis especies estudiadas, ya que el porcentaje de concordancia en todas ellas fue mayor a 50%. Sin embargo, no se descarta que la incorporación de otras variables o el empleo de otras técnicas estadísticas mejore sustancialmente los dos modelos menos precisos (*P. guatemalensis* y *H. mesoamericanum*).

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El presente estudio constituye un primer esfuerzo en la contribución al conocimiento que se tiene sobre la distribución espacial de seis especies arbóreas escasas, esto basado en el análisis de variables ambientales a escala de paisaje, donde las especies actualmente se distribuyen. Sin embargo, considerando las limitantes de los datos espaciales aquí utilizados (mapa de tipo de suelos, mapa de fragmentación), los resultados arrojados por esta investigación deben tomarse con ciertas reservas y considerarse como un aproximado a la distribución actual de las especies en el CBLS.

Este trabajo demostró que las seis especies propuestas de estudio revelaron patrones de distribución a escala de paisaje. Las variables más significativas fueron la precipitación y temperatura, la elevación, distancia a ríos, pendiente y la ubicación geográfica. Esta última variable ha demostrado mejorar la precisión de los modelos logísticos, sin embargo para la modelación espacial demostró ser poco efectiva ya que corta el efecto de las demás variables componentes del modelo.

La fragmentación y los tipos de suelos son variables que pueden predecir parámetros interesantes de distribución, en cambio en este estudio no revelaron ningún patrón debido probablemente al filtro grueso de análisis utilizado.

Las especies con patrones de distribución más amplio son: *L. ampla*, *S. costaricense* y *H. mesoamericanum*, mientras que *D. panamensis*, *P. guatemalensis* y *C. macrocarpa* presentan una distribución restringida a ciertas áreas en el CBLA.

Es posible obtener modelos de distribución espacial de especies escasas. Aquí se demuestra que la modelación se puede realizar a partir de datos secundarios e información de campo utilizando SIG. Los resultados de este estudio contribuyen al mayor conocimiento de estas especies en el área de estudio y puede constituirse como una base metodológica para su aplicación en especies escasas y en peligro.

Se recomienda probar y comparar diferentes metodologías en la elaboración de modelos de distribución para obtener una mayor precisión. También es importante realizar la validación en campo de los modelos expuestos en el presente trabajo y mejorar la modelación incluyendo variables históricas como el grado de aprovechamiento del bosque, y biogeográficas como ríos y montañas.

Un aspecto que aún queda por investigar en la modelación espacial es la inclusión de la dispersión y la competencia como variables independientes en el análisis logístico.

El éxito de la modelación espacial no sólo depende de la técnica estadística utilizada y la calidad de los datos, sino también de la naturaleza de la especie y las variables empleadas para su predicción.

7. LITERATURA CITADA

- Aspinall, R., Veitch, N., 1993. Habitat mapping from satellite imagery and wildlife survey data using a Bayesian modelling procedure in a GIS. *P E & R S* 59: 537-543.
- Atlas de Costa Rica. 2000. Instituto Tecnológico de Costa Rica. San José, CR. Consultado 22 feb.2004: Disponible en <http://www.esri.com/software/arcexplorer/aedown/oaad.html>
- Austin, M.P. 2002 Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Beier, P; Noss, RF. 1998. Do habitat corridors provide connectivity?. *Conservation Biology* 12(6): 1241-1252.
- Bennett, AF. 1999. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN, Suiza. 254 p.
- Berry 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. EULAC/GTZ. Primera edición. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. Pp 83-96.
- Birks, H.J.B., 1996. Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora. *Ecography* 19: 332-340.
- Calvo A, J C. 1997. Notas para el curso de Manejo de Cuencas hidrógraficas. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Departamento de Ingeniería Forestal. Serie Apoyo académico # 25. San José, Costa Rica. Pp 27-70.
- Carey, P.D. & Brown, N.J. 1995. The use of GIS to identify sites that will become suitable for a rare orchid, *Himantoglossum hircinum* L., in future changed climate. *Biodiversity Letters*, 2, 117-123.
- CCT. 2002. Proyecto de Investigación y Conservación de la Lapa Verde. Disponible en línea 25/02/04: <http://www.cct.or.cr/lapa/summarysp.htm>
- Chassot, O.; Monge, G. 2001. Corredor Biológico San Juan-La Selva para proteger la lapa verde. *Ambien-Tico* 95.
- Chaverri, I.F. 1998. Aplicación de un Sistema de Información Geográfica en la elaboración de los mapas preliminares de densidad de almendro y titor en el área del corredor biológico Río San Juan-Estación Biológica La Selva. Puerto Viejo, CR., Asociación de Bienestar Ambiental de Sarapiquí. 59p.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1996. Edaphic variation and mesoscale distribution of tree sepecies in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Chuvieco, E. 1990. Fundamentos de la teledetección espacial. Madrid, España. Rialp. 453p.
- Elith, J., Burgman, M.A. & Regan, H.M. 2002. Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecological Modelling* 157: 313- 330.

- Engler, R.; Guisan, A.; Rechsteiner, L. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41 (2):1-38.
- Flores Silva, E. 2001. Geografía de Costa Rica. San José, Costa Rica. Editorial Estatal a Distancia. 369p.
- Flores Vindas, E; Obando, G. 2003. Árboles del trópico Húmedo: Importancia socioeconómica. Cartago, Costa Rica. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 920p.
- Forero, L.A. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical Región Huetaar Norte, Costa Rica. Tesis Mg. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 89 p.
- Forman, R. T. T. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University. Great Britain. 632 p.
- Gallego C, B. 2002. Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de bosque muy húmedo tropical, Costa Rica. Tesis Mg. Sc., Turrialba, Costa Rica. CATIE. 104 p.
- Gallo, M. 1999. Identificación de tipos de bosques primarios en la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Mg. Sc., Turrialba, Costa Rica. CATIE. 65 p.
- Gaston, K.J. 1994. *Rarity*. London, Chapman & Hall. (population and community biology series 13). 204p.
- Godown, M. E. & Peterson, A.T. 2000. Preliminary distributional analysis of US endangered bird species. *Biodiversity and Conservation* 9: 1313-1322.
- Grainger, A; Rose A; Trisurat Y; Brockelman W. 1995. A GIS approach to mapping spatial variation in tropical region. In: Churchill, SP; Balselv H; Forero E; Luteyn JL. eds. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden. p. 295-300.
- Guisan, A. Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Herbario Nacional 2004. Colecciones de inventario. San José, Costa Rica.
- Holdridge, L R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de ciencias agrícolas, San José, Costa Rica. Ed. IICA, Serie libros y materiales educativos No. 34. 159 p.
- Hubbell, S.P. ; Foster, R.B. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En M. E. Soule, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. USA, Sinauer Associates. Pp 205-231.
- Instituto de Biodiversidad (INBio). 2004. Unidades Básicas de Información (en línea). Heredia, CR. Consultado 10 oct.2004 : Disponible en <http://darnis.INBio.ac.cr/ubis/default.htm>
- Instituto Meteorológico Nacional. 1975. Mapa de Isoyetas Anuales. Ministerio de Ambiente y Energía, San José, CR. Esc. 1:50.000.

- Jennings, M.D. 2000. Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology* 15:5-20.
- Jiménez, Q. 1999. Árboles Maderables en peligro de Extinción en Costa Rica. 2da ED. Revisada y ampliada. Heredia, CR, Instituto Nacional de Biodiversidad. 186p.
- Jiménez, Q; Rojas, R; Rojas, V; Rodríguez, L. 2002. Árboles Maderables de Costa Rica. Heredia, CR, Instituto Nacional de Biodiversidad. 361 p.
- Jonsson, L. 1993. Ecological analyses using geographic information systems. In: McLaren, S; Braun, J. eds. GIS applications in mammalogy. Oklahoma Museum of Natural History, USA. p.27-30.
- Laurance, W.F.; Bierregaard Jr., R.O. 1997. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. The University of Chicago press. Chicago, United States of America. 616 p.
- Leathwick, J.R.; Burns, B.R; Clarkson, B.D. 1998. Environmental correlates of tree alpha diversity in New Zealand primary forest. *Ecography* 21: 235-246.
- Lieberman, D.; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, G.S. 1985. Small scale altitudinal variation in lowland et tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Mc Dade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S. 1994. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 486p.
- Mc Garigal, K.; Marks, B.J. 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Portland, Or: U.S. department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 122 p.
- Miller, R.I. 1986. Predicting rare plant distribution patterns in the southern Appalachians of the southeastern U.S.A. *Journal of Biogeography*, 13: 293-311.
- MINAE 2004. Planes de manejo del 91 al 2004. San Carlos, Costa Rica.
- Missouri Botanical Garden 2004. Disponible en línea 10/03/04: (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>).
- Muller, E.F.; Solís, M. 1997. Estudio de caso: Los bosques secundarios en Costa Rica. In Taller Internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América latina (1997, Pucalpa, Perú). Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. CIFOR Occasional Paper n° 13p. 149-157.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10(2): 58-62.
- Myatt, M.M. 1987. Predicting the habitat geography of sensitive plants and community types. Conservation and management of rare and endangered plants (eds T.S. Elias), pp. 173-179. The California Native Plants Society, Sacramento.
- Neilson, R.P. 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecol. Appl.* 5: 362-385.

- Olivas, P. 2000. Estudio demográfico de *Podocarpus guatemalensis* Standl. en Boca Tapada de Pital, región Huetaar Norte de Costa Rica. Informe de Práctica de especialidad. Cartago, CR, Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 57p.
- Pitman, N.C.A.; Ternorh, J.; Silman, M.R.; Núñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80:2651-2661.
- Rabinowitz, D; Cairns, S; Dilon, T. 1986. En M. E. Soule, editor. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. USA, Sinauer Associates. Pp 182-203.
- Ramos, Z. 2004. Estructura y Composición de un Paisaje Boscoso Fragmentado: Herramienta para el Diseño de Estrategias de Conservación de la Biodiversidad. Tesis M.Sc. CATIE. Costa Rica.
- Sánchez, P A. 1981. Suelos del Trópico. Características y manejo. IICA, San José, Costa Rica.
- Sancho, F. y Mata, R. 1987. Estudio detallado de suelos: Estación Biológica La Selva. Organization for Tropical Studies. San José, Costa Rica.
- SAS Institute. 1999. Softwer version eight for windows. N.C. USA.
- Saunders, DA; Hobbs, RJ; Margules, CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Turner, W.; Spector, S.; Gardiner, N.; Fladeland, M.; Sterling, E.; Steininger, M. 2003. Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* (18) 6:306-314.
- USDA (United States Department of Agriculture). 2002. Soil Taxonomy, A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys (en línea). Washington, USA. Consultado 13 ago.2004. Disponible en <http://soils.usda.gov/technical/classification/taxonomy>
- Valencia, R.; Balslev, H.; Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha biodiversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3:21-28.
- Wright, S.J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 260-263.

8. ANEXOS

ANEXO 1

Estaciones Metereológicas

N°	ESTACIONES	X_COORD	Y_COORD	P TOTAL
1	Caribe	564950.8234	274462.2731	3736
2	Carolina tica	570442.2479	265625.0708	4365
3	Chilamate	529925.9722	268884.1718	4236
4	Guacimo	573774.3376	243512.2958	3124
5	Los cartago he	518995.6818	235696.9431	4123
6	Los llanos	494891.3416	273295.5607	3095
7	Nagsasay	543079.3704	256732.1838	4985
8	Puerto viejo	534302.0851	272206.2260	4063
9	Rio frio	560610.9281	252334.5533	4229
10	San miguel	516794.1942	255603.4186	4527
11	Santa clara	559517.4562	251226.6682	4300
12	Vara blanca	521186.1351	237910.1625	3315
13	La selva	538686.0291	267786.8812	4269
14	El Chato	459854.1213	267788.5476	6718
15	Barra del Colorado	582402.2195	301043.8174	6121
16	Ciudad Quesada	489412.6945	256706.9293	4550
17	Boca Tapada	512230.9600	295199.4100	2999

ANEXO 2

Base de datos de *D. panamensis*

N°	FUENTE	TIPODATO	X_COORD	Y_COORD
1	INBIO	Localidad	518981.70199	261134.48494
2	INBIO	Localidad	536502.09922	262254.54675
3	INBIO	Localidad	525548.19898	266668.66972
4	CATIE/ZR	Parcelas	532380.40000	279488.70000
5	CATIE/ZR	Parcelas	517173.30000	295665.60000
6	CATIE/ZR	Parcelas	516448.00000	298045.00000
7	CATIE/ZR	Parcelas	520030.00000	302532.00000
8	CATIE/ZR	Parcelas	516831.00000	300959.00000
9	FUNDECOR	Individuo	534800.23510	290423.12980
10	FUNDECOR	Individuo	537817.10000	291459.70000
11	FUNDECOR	Individuo	537817.10000	291459.70000
12	FUNDECOR	Individuo	544586.00000	293669.00000
13	FUNDECOR	Individuo	537381.50010	269041.09440
14	FUNDECOR	Individuo	527203.84540	269788.57040
15	FUNDECOR	Individuo	540935.25170	288344.10360
16	Chaverri Molina	Finca	515519.00000	288291.00000
17	Chaverri Molina	Finca	513516.00000	288291.00000
18	Chaverri Molina	Finca	513517.00000	290293.00000
19	Chaverri Molina	Finca	511513.00000	292295.00000
20	Chaverri Molina	Finca	524526.00000	291293.00000
21	Chaverri Molina	Finca	528531.00000	290293.00000
22	Chaverri Molina	Finca	520523.00000	290292.00000
23	Chaverri Molina	Finca	513516.00000	284283.00000
24	Chaverri Molina	Finca	510513.00000	282284.00000
25	Chaverri Molina	Finca	517519.00000	290293.00000
26	Chaverri Molina	Finca	523525.00000	289291.00000
27	Chaverri Molina	Finca	532533.00000	291293.00000
28	Chaverri Molina	Finca	519522.00000	286289.00000
29	Chaverri Molina	Finca	530532.00000	291293.00000
30	Chaverri Molina	Finca	508511.00000	280284.00000
31	Chaverri Molina	Finca	522525.00000	291293.00000
32	Chaverri Molina	Finca	528531.00000	290292.00000
33	Chaverri Molina	Finca	516519.00000	303305.00000
34	Chaverri Molina	Finca	518520.00000	304306.00000
35	Chaverri Molina	Finca	521524.00000	294297.00000
36	Chaverri Molina	Finca	523525.00000	294295.00000
37	Chaverri Molina	Finca	523526.00000	296298.00000
38	Chaverri Molina	Finca	525528.00000	296297.00000
39	Chaverri Molina	Finca	526530.00000	299302.00000
40	Chaverri Molina	Finca	526531.00000	299302.00000
41	Chaverri Molina	Finca	529532.00000	298301.00000

42	Chaverri Molina	Finca	531534.00000	299303.00000
43	Chaverri Molina	Finca	533535.00000	294298.00000
44	Chaverri Molina	Finca	522525.00000	300302.00000
45	Chaverri Molina	Finca	524526.00000	298301.00000
46	Chaverri Molina	Finca	528530.00000	301303.00000
47	Chaverri Molina	Finca	535537.00000	298300.00000
48	Chaverri Molina	Finca	514517.00000	298300.00000
49	Chaverri Molina	Finca	535536.00000	293295.00000
50	Chaverri Molina	Finca	530533.00000	294297.00000
51	Chaverri Molina	Finca	523525.00000	296299.00000
52	Chaverri Molina	Finca	526528.00000	294296.00000
53	Chaverri Molina	Finca	521524.00000	296298.00000
54	Chaverri Molina	Finca	525527.00000	301304.00000
55	Chaverri Molina	Finca	531533.00000	296298.00000
56	Chaverri Molina	Finca	507509.00000	289291.00000
57	Chaverri Molina	Finca	504507.00000	286288.00000
58	Chaverri Molina	Finca	507509.00000	283285.00000
59	Chaverri Molina	Finca	505508.00000	283285.00000
60	Chaverri Molina	Finca	536538.00000	296298.00000
61	Chaverri Molina	Finca	538540.00000	298301.00000
62	Herbario Nacion	Individuo	518961.00000	297632.00000
63	MINAE SC	Finca	501000.00000	294000.00000
64	MINAE SC	Finca	509000.00000	303000.00000
65	MINAE SC	Finca	511000.00000	297000.00000
66	MINAE SC	Finca	509000.00000	298000.00000
67	MINAE SC	Finca	511000.00000	312000.00000
68	MINAE SC	Finca	509000.00000	298000.00000
69	MINAE SC	Finca	507000.00000	316000.00000
70	MINAE SC	Finca	507000.00000	303000.00000
71	MINAE SC	Finca	507000.00000	298000.00000
72	MINAE SC	Finca	506000.00000	312000.00000
73	MINAE SC	Finca	500000.00000	319000.00000
74	MINAE SC	Finca	509000.00000	312000.00000
75	MINAE SC	Finca	515000.00000	302000.00000
76	MINAE SC	Finca	513000.00000	301000.00000
77	CODEFORSA	Finca	506000.00000	301000.00000
78	CODEFORSA	Finca	500000.00000	305000.00000
79	CODEFORSA	Finca	504000.00000	313000.00000
80	CODEFORSA	Finca	500000.00000	313000.00000
81	CODEFORSA	Finca	502000.00000	319000.00000
82	CODEFORSA	Finca	511000.00000	315000.00000
83	CODEFORSA	Finca	509000.00000	315000.00000
84	CODEFORSA	Finca	493000.00000	309000.00000
85	CODEFORSA	Finca	510000.00000	306000.00000
86	CODEFORSA	Finca	530000.00000	304000.00000

87	CODEFORSA	Finca	532000.00000	305000.00000
88	CODEFORSA	Finca	509000.00000	315000.00000
89	CODEFORSA	Finca	504000.00000	313000.00000
90	CODEFORSA	Finca	500000.00000	309000.00000
91	CODEFORSA	Finca	505000.00000	298000.00000
92	CODEFORSA	Finca	498000.00000	311000.00000
93	CODEFORSA	Finca	501000.00000	311000.00000
94	Campo	Parcela	528736.37500	270857.46874
95	Campo	Parcela	531666.68750	285521.34374
96	Campo	Parcela	528260.00000	272891.68749
97	Campo	Parcela	528467.93900	268110.25100
98	FUNDECOR	Ausencia	549905.80500	243504.58800
99	FUNDECOR	Ausencia	544262.70000	247234.91100
100	FUNDECOR	Ausencia	517434.61800	252011.10000
101	FUNDECOR	Ausencia	534935.31400	258006.15700
102	FUNDECOR	Ausencia	518803.67200	249733.58800
103	FUNDECOR	Ausencia	534453.03300	254400.67000
104	FUNDECOR	Ausencia	534141.88500	252708.01700
105	FUNDECOR	Ausencia	522483.71200	238965.29100
106	FUNDECOR	Ausencia	522275.80800	257889.18500
107	FUNDECOR	Ausencia	535752.78600	250533.71500
108	FUNDECOR	Ausencia	538316.93300	257046.79100
109	FUNDECOR	Ausencia	536253.45200	256777.46000
110	FUNDECOR	Ausencia	517390.77500	252062.21400
111	FUNDECOR	Ausencia	536669.26000	253015.68300
112	FUNDECOR	Ausencia	549362.70900	240619.60800
113	FUNDECOR	Ausencia	555589.92400	239805.71900
114	FUNDECOR	Ausencia	534453.03300	254382.97600
115	FUNDECOR	Ausencia	554475.44600	236543.28400
116	FUNDECOR	Ausencia	529053.19000	263665.04200
117	FUNDECOR	Ausencia	530727.73600	251837.11700
118	FUNDECOR	Ausencia	519126.13500	253445.23500
119	FUNDECOR	Ausencia	540574.17500	258960.60800
120	FUNDECOR	Ausencia	528798.61400	266067.39000
121	FUNDECOR	Ausencia	524067.74100	264811.17000
122	FUNDECOR	Ausencia	516925.46600	244436.43100
123	FUNDECOR	Ausencia	538888.31500	249177.23400
124	FUNDECOR	Ausencia	536482.57100	265705.66100
125	FUNDECOR	Ausencia	524172.40000	240515.41500
126	FUNDECOR	Ausencia	547324.68500	243371.88900
127	FUNDECOR	Ausencia	537308.52900	258431.77700
128	FUNDECOR	Ausencia	519915.32100	246732.62000
129	FUNDECOR	Ausencia	515105.24700	252182.13500
130	FUNDECOR	Ausencia	519597.10100	251174.60400
131	FUNDECOR	Ausencia	545467.69400	245687.73600

132	FUNDECOR	Ausencia	521731.29800	263993.35000
133	FUNDECOR	Ausencia	551692.08100	240609.77900
134	FUNDECOR	Ausencia	523913.58100	245861.71900
135	FUNDECOR	Ausencia	538311.27600	241351.91100
136	FUNDECOR	Ausencia	540138.56700	254525.50500
137	FUNDECOR	Ausencia	521834.54300	250671.32900
138	FUNDECOR	Ausencia	519137.45000	257103.80200
139	FUNDECOR	Ausencia	527003.85300	256290.89600
140	FUNDECOR	Ausencia	550953.81000	236575.72200
141	FUNDECOR	Ausencia	544208.95600	242836.17700
142	FUNDECOR	Ausencia	513392.51500	248660.19900
143	FUNDECOR	Ausencia	523360.58500	243724.77000
144	FUNDECOR	Ausencia	541417.10500	240788.67700
145	FUNDECOR	Ausencia	532497.04000	250859.07400
146	FUNDECOR	Ausencia	542327.92200	246933.14300
147	FUNDECOR	Ausencia	522217.82100	239225.77500
148	FUNDECOR	Ausencia	554382.10200	242268.02700
149	FUNDECOR	Ausencia	522101.84800	261501.55300
150	FUNDECOR	Ausencia	524368.99000	245788.98100
151	FUNDECOR	Ausencia	521246.18900	248968.84700
152	FUNDECOR	Ausencia	523659.00500	251438.03600
153	FUNDECOR	Ausencia	525165.24700	256493.38600
154	FUNDECOR	Ausencia	519748.43300	259301.69500
155	FUNDECOR	Ausencia	538287.23300	260735.82900

Base de datos de *L. ampla*

N°	FUENTE	TIPODATO	X_COORD	Y_COORD
1	CATIE/GH	Presencia	529099.92830	267962.83070
2	CATIE/GH	Presencia	528503.48610	270459.28570
3	CATIE/GH	Presencia	549738.81410	243270.16980
4	CATIE/GH	Presencia	524364.37430	265754.58590
5	CATIE/GH	Presencia	532573.29010	285134.29370
6	MOBOT	Presencia	536511.45030	253406.66210
7	FUNDECOR	Presencia	545075.00000	293528.00000
8	FUNDECOR	Presencia	537092.72930	269649.50810
9	FUNDECOR	Presencia	537046.73000	261913.50000
10	FUNDECOR	Presencia	535334.98180	290534.03090
11	FUNDECOR	Presencia	540377.07340	287786.08250
12	FUNDECOR	Presencia	537044.00000	259241.00000
13	Sesnie 2004	Presencia	527016.75000	255967.00000
14	MINAE SC	Presencia	511000.00000	297000.00000
15	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
16	MINAE SC	Presencia	511000.00000	312000.00000
17	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
18	MINAE SC	Presencia	507000.00000	316000.00000
19	MINAE SC	Presencia	506000.00000	303000.00000

20	MINAE SC	Presencia	507000.00000	298000.00000
21	MINAE SC	Presencia	506000.00000	312000.00000
22	MINAE SC	Presencia	510000.00000	304000.00000
23	MINAE SC	Presencia	509000.00000	312000.00000
24	MINAE SC	Presencia	515000.00000	302000.00000
25	MINAE SC	Presencia	513000.00000	301000.00000
26	CODEFORSA	Presencia	506000.00000	301000.00000
27	CODEFORSA	Presencia	500000.00000	305000.00000
28	CODEFORSA	Presencia	504000.00000	313000.00000
29	CODEFORSA	Presencia	500000.00000	313000.00000
30	CODEFORSA	Presencia	503000.00000	306000.00000
31	CODEFORSA	Presencia	502000.00000	319000.00000
32	CODEFORSA	Presencia	511000.00000	315000.00000
33	CODEFORSA	Presencia	509000.00000	315000.00000
34	CODEFORSA	Presencia	503000.00000	309000.00000
35	CODEFORSA	Presencia	510000.00000	306000.00000
36	CODEFORSA	Presencia	530000.00000	304000.00000
37	CODEFORSA	Presencia	532000.00000	305000.00000
38	CODEFORSA	Presencia	504000.00000	313000.00000
39	CODEFORSA	Presencia	500000.00000	309000.00000
40	CODEFORSA	Presencia	505000.00000	298000.00000
41	CODEFORSA	Presencia	501000.00000	311000.00000
42	Campo	Presencia	536757.37500	257169.32811
43	Campo	Presencia	532214.62500	279614.03124
44	Campo	Presencia	527891.37500	273250.49999
45	Campo	Presencia	512514.00000	290292.00000
46	Campo	Presencia	517519.00000	290293.00000
47	Campo	Presencia	523525.00000	289291.00000
48	Campo	Presencia	519522.00000	286289.00000
49	Campo	Presencia	517519.00000	301303.00000
50	Campo	Presencia	522526.00000	299302.00000
51	Campo	Presencia	525527.00000	298300.00000
52	Campo	Presencia	516519.00000	294295.00000
53	Campo	Presencia	514517.00000	298300.00000
54	Campo	Presencia	530533.00000	294297.00000
55	Campo	Presencia	524527.00000	295297.00000
56	Campo	Presencia	521523.00000	295298.00000
57	CODEFORSA	Presencia	497052.59300	318839.07000
58	CODEFORSA	Presencia	492702.44000	321865.91000
59	CODEFORSA	Presencia	496361.31800	321840.83800
60	CODEFORSA	Presencia	494107.30600	315263.94900
61	CODEFORSA	Presencia	494648.14800	317901.48300
62	FUNDECOR	Presencia	529795.45300	262761.04400
63	FUNDECOR	Presencia	520551.92809	250876.96044
64	CODEFORSA	Ausencia	536071.79400	249633.65800
65	CODEFORSA	Ausencia	528752.95500	265777.59100
66	CODEFORSA	Ausencia	535117.41200	264826.21100
67	CODEFORSA	Ausencia	531840.26000	254620.09800
68	CODEFORSA	Ausencia	535916.25700	251525.34600

69	CODEFORSA	Ausencia	543766.32500	245011.82600
70	CODEFORSA	Ausencia	531525.18200	252070.04600
71	CODEFORSA	Ausencia	536287.94600	266261.76900
72	CODEFORSA	Ausencia	533986.33400	252353.46700
73	CODEFORSA	Ausencia	539095.62600	248953.15200
74	CODEFORSA	Ausencia	534239.08200	262776.57500
75	CODEFORSA	Ausencia	545302.83000	243779.97800
76	CODEFORSA	Ausencia	541885.00800	246603.85600
77	CODEFORSA	Ausencia	501000.00000	294000.00000
78	CODEFORSA	Ausencia	508000.00000	310000.00000
79	CODEFORSA	Ausencia	500000.00000	319000.00000
80	CODEFORSA	Ausencia	493000.00000	309000.00000
81	CODEFORSA	Ausencia	509000.00000	315000.00000
82	CODEFORSA	Ausencia	498000.00000	311000.00000

Base de datos de *S. costaricense*

N°	FUENTE	TIPODATO	X_COORD	Y_COORD
1	INBIO	Presencia	504742.99441	278825.49734
2	FUNDECOR	Presencia	531920.80000	279097.70000
3	FUNDECOR	Presencia	547057.27750	293010.64120
4	FUNDECOR	Presencia	537029.21710	261882.11590
5	FUNDECOR	Presencia	531920.80000	279097.70000
6	Campo	Presencia	536818.87500	259022.26561
7	Campo	Presencia	528664.56250	271822.21874
8	Campo	Presencia	528471.87500	268172.06249
9	Campo	Presencia	528704.43750	269795.65624
10	Campo	Presencia	527943.93750	273791.59374
11	INBIO	Presencia	532857.00000	257089.00000
12	INBIO	Presencia	527868.00000	257024.00000
13	INBIO	Presencia	525555.00000	257391.00000
14	Herbario Nac	Presencia	545287.00000	243463.00000
15	MINAE SC	Presencia	501000.00000	294000.00000
16	MINAE SC	Presencia	509000.00000	303000.00000
17	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
18	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
19	MINAE SC	Presencia	507000.00000	316000.00000
20	MINAE SC	Presencia	515000.00000	302000.00000
21	CODEFORSA	Presencia	500000.00000	305000.00000
22	CODEFORSA	Presencia	507000.00000	311000.00000
23	CODEFORSA	Presencia	503000.00000	306000.00000
24	CODEFORSA	Presencia	502000.00000	319000.00000
25	CODEFORSA	Presencia	511000.00000	315000.00000
26	CODEFORSA	Presencia	493000.00000	309000.00000
27	CODEFORSA	Presencia	510000.00000	306000.00000
28	CODEFORSA	Presencia	505000.00000	298000.00000
29	CODEFORSA	Presencia	502000.00000	312000.00000

30	CODEFORSA	Presencia	514000.00000	291000.00000
31	CODEFORSA	Presencia	531000.00000	294000.00000
32	CODEFORSA	Presencia	516000.00000	294000.00000
33	CODEFORSA	Presencia	524000.00000	290000.00000
34	CODEFORSA	Presencia	528000.00000	300000.00000
35	CODEFORSA	Presencia	525000.00000	298000.00000
36	CODEFORSA	Presencia	523000.00000	294000.00000
37	CODEFORSA	Presencia	541000.00000	295000.00000
38	CODEFORSA	Presencia	534000.00000	299000.00000
39	CODEFORSA	Presencia	496683.95000	322146.11200
40	CODEFORSA	Presencia	492216.97800	318474.56000
41	FUNDECOR	Presencia	550037.00300	242930.88300
42	FUNDECOR	Presencia	534548.49500	250836.27275
43	FUNDECOR	Presencia	539105.51678	249412.20344
44	CODEFORSA	Ausencia	537107.48500	287484.11600
45	CODEFORSA	Ausencia	533548.78400	266048.74600
46	CODEFORSA	Ausencia	536524.48800	266568.77600
47	CODEFORSA	Ausencia	531443.11700	287126.99700
48	CODEFORSA	Ausencia	530102.18200	283710.44500
49	CODEFORSA	Ausencia	542362.52400	288884.05500
50	CODEFORSA	Ausencia	536369.50400	291575.32700
51	CODEFORSA	Ausencia	534078.28000	263261.75200
52	CODEFORSA	Ausencia	534243.88000	289411.44900
53	CODEFORSA	Ausencia	539831.39200	288097.10700

Base de datos de *H. mesoamericanum*

N°	FUENTE	TIPODATO	X_COORD	Y_COORD
1	MOBOT	Presencia	525554.74480	257820.76010
2	MOBOT	Presencia	536507.94370	256724.61360
3	FUNDECOR	Presencia	544971.00000	293597.00000
4	FUNDECOR	Presencia	535875.54000	291965.42000
5	FUNDECOR	Presencia	529324.12630	268147.13600
6	FUNDECOR	Presencia	526830.37310	269550.77780
7	FUNDECOR	Presencia	541289.33430	287225.66470
8	Campo	Presencia	528617.75000	271478.90624
9	Campo	Presencia	530402.21800	285479.77400
10	Campo	Presencia	532840.68900	278793.94500
11	Campo	Presencia	532603.31400	280976.46500
12	Campo	Presencia	532030.80500	286796.33600
13	MINAE SC	Presencia	501000.00000	294000.00000
14	MINAE SC	Presencia	509000.00000	303000.00000
15	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
16	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
17	MINAE SC	Presencia	509000.00000	312000.00000
18	CODEFORSA	Presencia	502000.00000	319000.00000

19	CODEFORSA	Presencia	511000.00000	315000.00000
20	CODEFORSA	Presencia	510000.00000	306000.00000
21	CODEFORSA	Presencia	532000.00000	305000.00000
22	CODEFORSA	Presencia	509000.00000	315000.00000
23	Chaverri Molin	Presencia	523525.00000	289291.00000
24	Chaverri Molin	Presencia	523525.00000	292294.00000
25	Chaverri Molin	Presencia	517519.00000	299300.00000
26	Chaverri Molin	Presencia	526530.00000	300303.00000
27	Chaverri Molin	Presencia	516519.00000	294295.00000
28	Chaverri Molin	Presencia	524527.00000	295297.00000
29	Chaverri Molin	Presencia	521524.00000	301303.00000
30	Chaverri Molin	Presencia	531533.00000	296298.00000
31	CODEFORSA	Presencia	531000.00000	293000.00000
32	CODEFORSA	Presencia	536000.00000	299000.00000
33	CODEFORSA	Presencia	525000.00000	298000.00000
34	CODEFORSA	Presencia	541000.00000	295000.00000
35	CODEFORSA	Presencia	534000.00000	299000.00000
36	CODEFORSA	Presencia	492826.14800	320493.00400
37	FINDECOR	Presencia	550037.00300	242930.88300
38	FUNDECOR	Presencia	529188.34459	263167.50126
39	FUNDECOR	Presencia	534548.49500	250836.27275
40	FUNDECOR	Presencia	536908.38128	252463.78053
41	CODEFORSA	Ausencia	539171.99000	248995.63900
42	CODEFORSA	Ausencia	536807.93100	269441.78300
43	CODEFORSA	Ausencia	539437.47100	271442.43500
44	CODEFORSA	Ausencia	538747.15300	260685.28300
45	CODEFORSA	Ausencia	539645.00400	269555.12500
46	CODEFORSA	Ausencia	544034.86900	244058.40900
47	CODEFORSA	Ausencia	536423.18600	260837.26400
48	CODEFORSA	Ausencia	538727.61300	260693.01100
49	CODEFORSA	Ausencia	506000.00000	312000.00000
50	CODEFORSA	Ausencia	508000.00000	310000.00000
51	CODEFORSA	Ausencia	500000.00000	305000.00000
52	CODEFORSA	Ausencia	500000.00000	313000.00000
53	CODEFORSA	Ausencia	503000.00000	306000.00000
54	CODEFORSA	Ausencia	493000.00000	309000.00000
55	CODEFORSA	Ausencia	503000.00000	309000.00000
56	CODEFORSA	Ausencia	500000.00000	309000.00000
57	CODEFORSA	Ausencia	498000.00000	311000.00000
58	CODEFORSA	Ausencia	502000.00000	312000.00000

Base de datos de *P. guatemalensis*

N°	FUENTE	TIPODATO	X_COORD	Y_COORD
1	INBIO	Localidad	525548.19898	266668.66972
2	Mobot	Localidad	527746.03940	256716.46460
3	Mobot	Localidad	533217.97500	261145.24280
4	Olivas	individuo	517999.00000	290633.00000

5	Olivas	individuo	515340.00000	296405.00000
6	Olivas	individuo	522514.55400	294904.14100
7	Olivas	individuo	515000.70400	289811.17500
8	Olivas	individuo	517055.04100	293846.61600
9	Olivas	individuo	519905.84200	299877.95900
10	Olivas	individuo	513421.43700	293491.83100
11	Herbario	individuo	527746.00000	256716.00000
12	MINAE San Carlos	Finca (PM)	511000.00000	312000.00000
13	MINAE San Carlos	Finca (PM)	505000.00000	313000.00000
14	CODEFORSA	Finca (PM)	509000.00000	315000.00000
15	CODEFORSA	Finca (PM)	505000.00000	298000.00000
16	CODEFORSA	Finca (PM)	498000.00000	311000.00000
17	CODEFORSA	Finca (PM)	502000.00000	312000.00000
18	CODEFORSA	Finca (PM)	534000.00000	299000.00000
19	CODEFORSA	Ausencia	529139.64400	269236.67500
20	CODEFORSA	Ausencia	532245.15800	278995.59600
21	CODEFORSA	Ausencia	539713.73000	288974.79700
22	CODEFORSA	Ausencia	523947.47900	280434.01000
23	CODEFORSA	Ausencia	538068.74000	286414.53900
24	CODEFORSA	Ausencia	531674.56900	287114.95000
25	FUNDECOR	Ausencia	530091.06700	275012.09400
26	FUNDECOR	Ausencia	531798.86900	269472.12400
27	FUNDECOR	Ausencia	543140.57300	288755.17600
28	FUNDECOR	Ausencia	537096.82100	269604.02800
29	FUNDECOR	Ausencia	538028.40900	268807.98700
30	FUNDECOR	Ausencia	522906.13700	277261.05800
31	FUNDECOR	Ausencia	535168.18900	284853.45500
32	FUNDECOR	Ausencia	526681.41500	267741.54300
33	FUNDECOR	Ausencia	524690.63400	275149.27400

Base de datos de *C. macrocarpa*

N°	FUENTE	TIPODATO	X_COORD	Y_COORD
1	INBIO	Presencia	536513.78810	251194.69790
2	INBIO	Presencia	525548.19898	266668.66972
3	CATIE/ZR	Presencia	515541.90000	298356.70000
4	CATIE/ZR	Presencia	516912.60000	296136.50000
5	CATIE/ZR	Presencia	520300.00000	302730.00000
6	CATIE/ZR	Presencia	516342.00000	300680.00000
7	individuo	Presencia	535770.42400	291158.63680
8	individuo	Presencia	535770.42400	291158.63680
9	MINAESC	Presencia	509000.00000	303000.00000
10	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
11	MINAE SC	Presencia	511000.00000	312000.00000
12	MINAE SC	Presencia	509000.00000	298000.00000
13	MINAE SC	Presencia	507000.00000	316000.00000
14	MINAE SC	Presencia	507000.00000	303000.00000
15	MINAE SC	Presencia	509000.00000	312000.00000

16	CODEFORSA	Presencia	506000.00000	301000.00000
17	CODEFORSA	Presencia	504000.00000	313000.00000
18	CODEFORSA	Presencia	500000.00000	313000.00000
19	CODEFORSA	Presencia	507000.00000	311000.00000
20	CODEFORSA	Presencia	502000.00000	319000.00000
21	CODEFORSA	Presencia	511000.00000	315000.00000
22	CODEFORSA	Presencia	509000.00000	315000.00000
23	CODEFORSA	Presencia	503000.00000	309000.00000
24	CODEFORSA	Presencia	510000.00000	306000.00000
25	CODEFORSA	Presencia	530000.00000	304000.00000
26	CODEFORSA	Presencia	532000.00000	305000.00000
27	CODEFORSA	Presencia	509000.00000	315000.00000
28	CODEFORSA	Presencia	504000.00000	313000.00000
29	CODEFORSA	Presencia	500000.00000	309000.00000
30	CODEFORSA	Presencia	505000.00000	298000.00000
31	CODEFORSA	Presencia	498000.00000	311000.00000
32	CODEFORSA	Presencia	502000.00000	312000.00000
33	CODEFORSA	Presencia	535770.42400	291158.63680
34	CODEFORSA	Presencia	535770.42400	291158.63680
35	CODEFORSA	Presencia	527000.00000	299000.00000
36	CODEFORSA	Presencia	531000.00000	294000.00000
37	CODEFORSA	Presencia	536000.00000	299000.00000
38	CODEFORSA	Presencia	524000.00000	293000.00000
39	CODEFORSA	Presencia	530000.00000	291000.00000
40	CODEFORSA	Presencia	524000.00000	290000.00000
41	CODEFORSA	Presencia	530000.00000	297000.00000
42	CODEFORSA	Presencia	525000.00000	298000.00000
43	CODEFORSA	Presencia	541000.00000	295000.00000
44	CODEFORSA	Presencia	534000.00000	299000.00000
45	FUNDECOR	Presencia	529795.45300	262761.04400
46	FUNDECOR	Presencia	536623.56742	256491.86228
47	FUNDECOR	Ausencia	530091.56800	274092.78400
48	FUNDECOR	Ausencia	539632.86700	271075.68200
49	FUNDECOR	Ausencia	528252.77200	282587.50100
50	FUNDECOR	Ausencia	538296.86000	269372.89600
51	FUNDECOR	Ausencia	531704.30400	269754.16100
52	FUNDECOR	Ausencia	531447.92900	287342.81300
53	FUNDECOR	Ausencia	531296.78900	272398.40300
54	FUNDECOR	Ausencia	530988.88000	283515.74700
55	FUNDECOR	Ausencia	528941.34600	269148.94000
56	FUNDECOR	Ausencia	532928.14700	279567.99700
57	FUNDECOR	Ausencia	531770.56300	274196.05600
58	FUNDECOR	Ausencia	528748.63200	270746.05200
59	FUNDECOR	Ausencia	535648.66500	285547.56300