

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

**PATRONES DE REGENERACIÓN NATURAL ESTABLECIDA DE ESPECIES
LEÑOSAS Y SU RELACIÓN CON ASPECTOS ESTRUCTURALES, FUNCIONALES
Y DE MANEJO EN UN AGROPAISAJE MESOAMERICANO**

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

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Por


Carolina Alcázar Caicedo

Turrialba, Costa Rica, 2007


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

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


FIRMANTES:



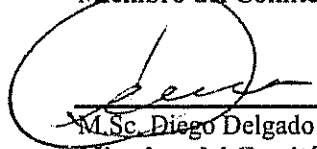
Ph.D. Bryan Finegan
Consejero Principal



Ph.D. Muhammad Ibrahim
Miembro del Comité Consejero



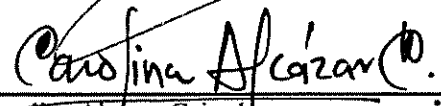
Ph.D. Fernando Casanoves
Miembro del Comité Consejero



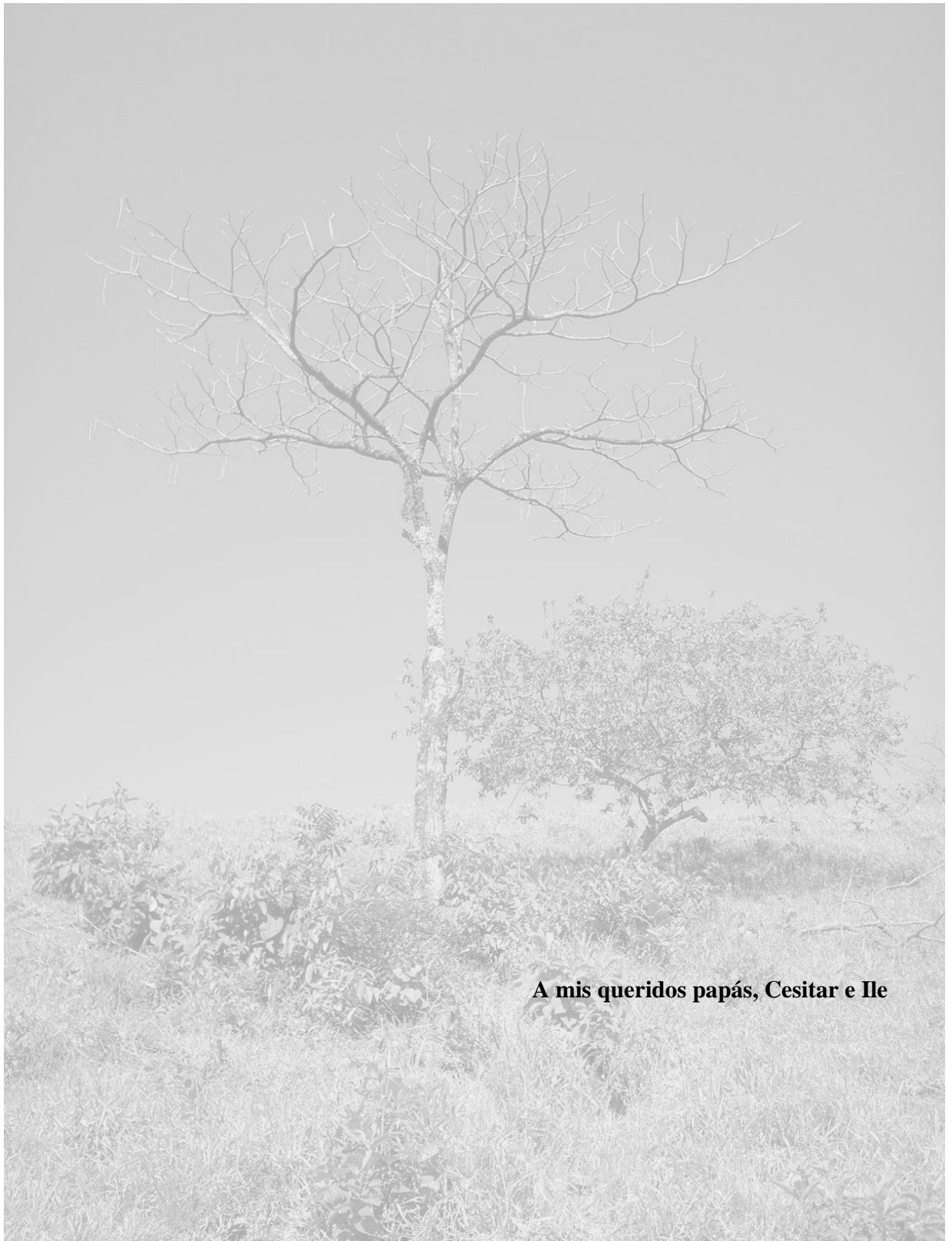
M.Sc. Diego Delgado
Miembro del Comité Consejero



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



Carolina Alcazar Caicedo
Candidato



A mis queridos papás, Cesitar e Ile

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor principal, el profesor **Bryan Finegan**, por ser un científico integral, paciente, seguro y muy humano, que con sus ideas brillantes, casi instantáneas y horas de discusión genial, compartió conmigo la idea de esta investigación desde el inicio con mis dibujos de árboles encerrados en un círculo (hechos n veces) hasta el final con la emoción de encontrar cosas nuevas que no se pensaron dentro de esos mismos círculos en un paisaje real: *Serendipity*.

Al profesor **Muhammad Ibrahim**, por su apoyo incondicional desde mi llegada al CATIE y por ser una persona visionaria que cree en la investigación biológica en áreas de producción ganadera y silvopastoril como medio para promover la conservación de los recursos naturales. En su nombre agradezco al Proyecto “Enfoques Silvopastoriles Integrados para el Manejo de Ecosistemas”, promovido e implementado por el CATIE - CIPAV y NITLAPAN con el financiamiento del Banco Mundial, el cual otorgó el apoyo logístico y financiero para esta investigación en la zona de Esparza, Costa Rica.

Al profesor **Fernando Casanoves**, por sus importantes aportes a esta investigación, por creer en mí y lograr esa unión entre la ecología y la estadística. Gracias por su espíritu emprendedor, hiperactivo e inteligente y por los momentos mágicos cerca de la ventana donde parece que la inspiración baja para usted desde el cielo en medio del caos de una oficina atiborrada de mas ideas!

Al profesor **Diego Delgado**, por sus contribuciones claves en el planteamiento metodológico inicial y por sus correcciones justamente hechas con lupa para alcanzar algo de la perfección que siempre pretende en la redacción y análisis.

A la **ITTO** (Internacional Tropical Timber Organization) y al **CATIE**, por su apoyo económico para el desarrollo de mi Maestría.

Al profesor **Gustavo López**, por su amabilidad, pedagogía y constante apoyo en la parte estadística de este trabajo.

A **Don Huguito Brenes**, por que con su paciencia, voluntad y organización transforma ideas en cuadros y bases de datos perfectas para ir a cualquier programa y lograr lo esperado. Sin su apoyo este trabajo no hubiera tenido fluidez.

A **Don Jorge Cervantes**, mi asistente y compañero de las largas jornadas de campo, por que sin duda es un señor, siempre listo para el trabajo y cualquier eventualidad (incluso garrapatas), y por que llegó a querer esas matías pequeñitas tanto o más que yo. Gracias por su gran apoyo.

A los **finqueros de Esparza**, por recibirme siempre con amabilidad y atención en sus fincas. Agradezco especialmente a Don Félix Quirós Pineda, Osvaldo Córdoba Soto y Rolando Ramírez Gitgens, por que conmigo recorrieron toda el área de sus fincas, y me hicieron disfrutar en medio del calor achicharrante la pasión que sienten por la naturaleza, la conservación y las propiedades de las plantas.

A **Christian Francisco Brenes Pérez**, por su valiosa amistad y por la entrega indiscutible con su trabajo. Gracias por sus aportes en la puesta en escena de la metodología, sin eso no habría podido hallar los sitios de muestreo y ver los árboles dispersos en las pasturas tal como los observé en campo; y sobretodo por su paciencia para soportarme horas (así tuviera asuntos varios que atender) en su oficina congelada y lograr detrás de ese computador y en SIG lo que yo imaginé.

A **Nelson Zamora**, Director del herbario INBio-Costa Rica, por su conocimiento magnífico sobre las plantas de este país y en especial del bosque seco tropical. Gracias por que su labor como taxónomo era indispensable en el cuello de botella de este trabajo: la identificación y determinación de plántulas.

A **Beatriz Eugenia Salgado Negret**, por que es la hermana que no tengo, y por que sus palabras e ideas siempre serán importantes para mí, en la vida diaria y en el trabajo como biólogas que hemos compartido desde hace muchos años.

A **las brujas bellas**, Adriana Cárdenas Herrera, Olga Lucía Caro Jácome, Carolina “*María*” Useche y Sonia Ospina, por ser mi familia en CATIE, y por enseñarme cada una algo de su encantadora personalidad e inteligencia estupenda, en el trabajo y en la vida misma.

A mis **compañeros de Maestría** (Promoción 2005-2006), por su multiculturalidad, amistad, unión y afecto en estos años de estudio en CATIE. Por ustedes me llevo pizcas de América Latina en el corazón.

A **Rosita Jara**, por ser una mujer linda, fuerte y amorosa, gracias por su amistad y apoyo sin tiempo y condición.

A **mi adorada familia**, mis papás y mis hermanos Paulo César y Francisco Javier por estar a mi lado siempre!!!! y apoyarme en todo lo que emprendo. **Gracias a Dios** por la vida junto a ustedes.

A toda la gente linda que no he nombrado aquí pero que de alguna manera estuvieron cerca de mi y de mi trabajo en estos años de CATIE. Los llevo en mi mente y en el corazón.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	VI
RESUMEN	IX
SUMMARY	XI
ÍNDICE DE CUADROS	XIII
ÍNDICE DE FIGURAS	XV
ÍNDICE DE FIGURAS	XV
1 INTRODUCCIÓN.....	19
1.1 Objetivos del estudio	22
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	22
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	22
1.2 Hipótesis	22
1.3 Bibliografía.....	23
2 MARCO CONCEPTUAL.....	24
2.1 La regeneración natural	24
2.1.1 <i>Las semillas: germinación, dispersión y establecimiento</i>	25
2.2 Los remanentes de bosque natural y la regeneración natural de paisajes fragmentados	30
2.3 Los árboles dispersos en poteros y la regeneración natural	31
2.4 El manejo de pastizales y la regeneración natural.....	37
2.5 Bibliografía.....	39
3 ARTÍCULO I	43
3.1 Introducción.....	44
3.2 Materiales y métodos.....	45
3.2.1 <i>Área de estudio</i>	45
3.2.2 <i>Diseño de muestreo</i>	48
3.2.3 <i>Análisis de datos</i>	51
3.2.3.1 Análisis del cambio de la composición florística con la distancia.....	52
3.3 Resultados	55

3.3.1	<i>Composición florística de la Regeneración natural</i>	55
3.3.2	<i>Definición y distribución de grupos florísticos y paisajes</i>	58
3.3.3	<i>Abundancia y riqueza de plántulas y juveniles establecidos bosque-pastura: relaciones con las variables del paisaje y de manejo</i>	63
3.3.4	<i>Covariables y su relación con la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles</i>	64
3.3.5	<i>Abundancia de plántulas y juveniles y su relación con factores estructurales del paisaje y de manejo</i>	66
3.3.6	<i>Riqueza de plántulas y juveniles y su relación con factores estructurales del paisaje y de manejo</i> 73	
3.3.7	<i>Índices de diversidad</i>	77
3.3.8	<i>Variación de la composición florística regional: Patrón florístico limitado por factores bio-espaciales</i>	79
3.4	Discusión	84
3.4.1	<i>El bosque como fuente de propagulos</i>	84
3.4.2	<i>Relaciones de la diversidad y abundancia de plántulas y juveniles: factores bióticos y variables estructurales de hábitat</i>	88
3.5	Conclusiones	95
3.6	Recomendaciones	96
3.7	Bibliografía.....	98
4	ARTÍCULO II	103
4.1	Introducción.....	104
4.2	Materiales y métodos.....	105
4.2.1	<i>Área de estudio</i>	105
4.2.2	<i>Diseño general de muestreo</i>	109
4.2.3	<i>Muestreo y caracterización de las comunidades de plántulas y juveniles bajo el dosel de árboles dispersos y especies arbóreas acompañantes</i>	110
4.2.4	<i>Rasgos Funcionales: Mecanismos de dispersión, tipo de fruto y tipo de crecimiento</i>	113
4.2.5	<i>Capacidad de Regeneración Coespecífica</i>	114
4.2.6	<i>Modelo estadístico y análisis de datos</i>	115
4.3	Resultados	117
4.3.1	<i>Composición florística de la regeneración natural y especies arbóreas acompañantes</i> 117	
4.3.1.1	<i>Composición florística bajo el dosel de Tabebuia rosea y Cordia alliodora: Dispersión por viento</i>	118
4.3.1.2	<i>Composición florística bajo el dosel de Acrocomia aculeata y Enterolobium cyclocarpum: Dispersión por vertebrados no voladores</i>	119
4.3.1.3	<i>Composición florística bajo el dosel de Andira inermis: Dispersión por murciélagos</i> 120	
4.3.1.4	<i>Composición florística de las Especies Arbóreas Acompañantes (EAA)</i>	121

4.3.2	<i>Patrones de distribución florística de la regeneración natural bajo el dosel de árboles dispersos</i>	122
4.3.3	<i>Capacidad de Regeneración Coespecífica (CRC)</i>	131
4.3.4	<i>Rasgos funcionales: relaciones entre el árbol disperso y las especies regeneradas bajo su dosel</i> 133	
4.3.4.1	Mecanismos de dispersión.....	133
4.3.4.2	Tipo de fruto	135
4.3.4.3	Tipo de crecimiento.....	137
4.3.5	<i>Relaciones estructurales de los árboles dispersos en pasturas y la regeneración natural bajo su dosel</i>	139
4.3.5.1	Efecto de las variables ambientales y estructurales de las especies arbóreas dispersadas por el viento (W: <i>Cordia alliodora</i> y <i>Tabebuia rosea</i>) sobre la regeneración natural bajo su dosel.....	139
4.3.5.2	Efecto de las variables ambientales y estructurales las especies arbóreas dispersadas por vertebrados no voladores (Vnv) sobre la regeneración natural bajo su dosel.....	141
4.3.5.3	Efecto de las variables ambientales y estructurales de la especie <i>Andira inermis</i> (Vv*: Dispersión por murciélagos) sobre la regeneración natural bajo su dosel	143
4.4	Discusión	144
4.5	Conclusiones	152
4.6	Recomendaciones.....	153
4.7	Bibliografía.....	154

RESUMEN

La regeneración natural de plantas es un proceso clave en la recuperación y conservación de agropaisajes, ya que está ligado al éxito de la sucesión secundaria y al mantenimiento de las comunidades florísticas en el tiempo. Sin embargo, a pesar de la relevancia de este evento en la colonización de áreas abiertas, poco se conoce sobre los factores estructurales, biofísicos, y de manejo del agropaisaje que pueden estar mediando este proceso, tanto en áreas abiertas como bajo el dosel de árboles dispersos en las pasturas. Esta investigación se planteó tres preguntas: **1.** ¿Cuál es el papel que desempeñan algunas variables estructurales del paisaje, en las áreas de pasturas activas, en el estableciendo de especies de plantas leñosas?; **2.** ¿Está la regeneración natural de especies leñosas en el agropaisaje limitada por factores geográficos o ambientales? y **3.** ¿Está la regeneración natural bajo el dosel de los árboles dispersos en pasturas vinculada a algún patrón taxonómico, estructural o funcional del árbol disperso?. Se realizó un muestreo en zonas de ganadería activa durante la época seca de Enero a Mayo en la zona de Esparza, Costa Rica, bajo un diseño basado en la diferenciación y selección de áreas en el paisaje con Alta y baja densidad de árboles dispersos en pasturas (No. árboles /ha), como variable de la estructura del paisaje y cargas animales altas o bajas (No. animales/ha) como indicador de la intensidad de pastoreo. Se realizaron 16 parcelas circulares en el paisaje con 400 m de radio (50 ha) y se establecieron en su interior 3 transectos de 250 m bosque-pastura, con 5 subparcelas de 4m² cada 50 m para el registro de individuos plántulas (10-30 cm) y juveniles (30-150 cm). Se muestreó también bajo un total de 137 árboles dispersos en pasturas pertenecientes a cinco especies, las cuales se agruparon según sus mecanismos de dispersión (viento, vertebrados no voladores y murciélagos). Se evaluó la capacidad de regeneración coespecífica y las asociaciones con tres rasgos reproductivos (mecanismo de dispersión, tipo de fruto y tipo de crecimiento) de las especies regeneradas bajo su dosel: Se comprueba que la regeneración natural está influenciada por factores estructurales, biofísicos y de manejo. Las zonas de Baja densidad de árboles presentaron mayor abundancia y riqueza de plántulas y juveniles; y la distancia bosque-pastura definió un patrón. Los patrones de regeneración y variabilidad florística están limitados por las distancias geográficas, y también por las

condiciones ambientales de sitio. Por otro lado, bajo los árboles dispersos en pasturas la regeneración natural esta mediada por los rasgos reproductivos y estructurales del árbol disperso. La capacidad de regeneración coespecífica es un caso aislado en medio de una regeneración multiespecífica ligada a aspectos funcionales. Este estudio es una contribución al conocimiento de la variabilidad florística y patrones de distribución de plántulas de especies leñosas en áreas abiertas, así como también, una evidencia de la importancia de los árboles dispersos en procesos de regeneración natural, en especial por su vínculo con funciones ecosistémicas relacionadas con el mantenimiento de la biodiversidad en agropaisajes.

SUMMARY

Natural plant regeneration is a key process to recover and preserve agro-landscapes as it is linked to successful secondary succession and floristic communities' maintenance through time. However, in spite the relevance of this process to colonizing open areas, little is known about structural, biophysical and landscape factors that could be influencing it, both in open and under canopy of isolated trees in pastures. This research established three questions: **1.**What is the role that some landscape structural variables play in active pasture areas to establish woody species?; **2.** Is natural woody species regeneration limited by geographic or environmental factors? and **3.** Is natural regeneration under canopy of isolated trees in pastures linked to some taxonomic, structural or functional attribute of the isolated tree? Sampling was conducted in active livestock zones during the dry season from January to May in the area of Esparza, Costa Rica, using a design based on differentiation and selection of landscape areas with high and low density of isolated trees in pastures (No. trees/ha), as landscape structure variable and high or low animal (No. animals/ha) load as grazing intensity indicator. Sixteen circular plots with a radius 400 m (50 ha) were arranged in the landscape. In their interior, three 250 m forest-pasture transects were established with 5 subplots of 4m² every 50 m to record seedlings (10-30 cm height) and sapling (30-150 cm height). A total of 137 isolated trees in pastures belonging to five species were also sampled and grouped according to their dispersion mechanisms (wind, non flying vertebrates and bats). Co-specific regeneration capacity was evaluated as well as associations with three reproductive characteristics (dispersal mechanisms, fruit type and growth type) of species regenerated under their canopy. Results indicated that natural regeneration is influenced by structural, biophysical and management factors. Low tree density areas showed higher seedling and sapling abundance and richness, and forest-pasture distance defined a pattern. Regeneration patterns and floristic variability are limited by geographic distances and also by site environmental conditions. On the other hand, under isolated trees in pastures, natural regeneration is influenced by isolated trees reproductive and structural characteristics. High co-specific regeneration capacity is rare in the midst of multi-specific regeneration linked to functional aspects. This study is a

contribution of floristic variability and dispersal patterns of woody species in open areas and an evidence of the importance of isolated trees to natural regeneration processes, due mainly to their link with ecosystem functions related to biodiversity maintenance in agro-landscapes.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características Generales del paisaje de los cuadrantes seleccionados	48
Cuadro 2. Especies arbóreas con el mayor IVI en fragmentos de bosque y áreas de potrero ...	48
Cuadro 3. Especies de plántulas y juveniles con la mayor abundancia en áreas de pastura.....	57
Cuadro 4. Especies indicadoras para los grupos de plántulas en las parcelas principales ($p \leq 0.05$)	59
Cuadro 5. Especies indicadoras para los grupos de juveniles en las parcelas principales ($p \leq 0.05$)	62
Cuadro 6. Análisis de Varianza para las variables estructurales en relación a las variables respuesta abundancia y riqueza de plántulas y juveniles	64
Cuadro 7. Correlación entre las variables biofísicas (elevación (msnm) y pendiente (°)) y la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles.	64
Variables Biofísicas	64
Cuadro 8. Número de individuos plántulas regenerados establecidos por tratamiento en el paisaje de Esparza, Costa Rica	66
Cuadro 9 Estadística descriptiva del número de individuos Juveniles regenerados establecidos por en el paisaje de Esparza, Costa Rica.	67
Cuadro 10. Medias del número de especies leñosas de plántulas regeneradas establecidas bosque –pastura por tratamiento en el paisaje de Esparza, Costa Rica.	75
Cuadro 11. Medias del número de especies de juveniles regeneradas establecidas Bosque- pastura por tratamiento en el paisaje de Esparza, Costa Rica	76
Cuadro 12. Número esperado de especies de plántulas y juveniles según estimadores de riqueza y promedio del número estimado de especies y esfuerzo de muestreo.	77
Cuadro 13. Variables estructurales de hábitat y su relación con los índices de diversidad para Plántulas y juveniles.	78
Cuadro 14. Índices de Diversidad evaluados para los diferentes tratamientos para plántulas y juveniles.	78

Cuadro 14. Correlaciones de la prueba de Mantel de la composición florística de plántulas y juveniles de especies leñosas en relación a la distancia geográfica y ambiental.	80
Cuadro 15. Valores de los índices de Moran y Geary para el correlograma Composición florística en relación a la distancia geográfica ($p < 0.05$).	80
Cuadro 16. Prueba parcial de Mantel para las matrices de distancia geográfica y distancia ambiental ($p < 0.05$)	82
Cuadro 18. Especies arbóreas con el mayor IVI en fragmentos de bosque y áreas de potrero	107
Cuadro 19. Descripción general del tipo de mecanismos de dispersión, tipo de crecimiento y tipo de fruto.	114
Cuadro 20. Número esperado de especies de plántulas y juveniles según estimadores de riqueza y promedio del número estimado de especies y esfuerzo de muestreo.	118
Cuadro 21. Especies indicadoras para los grupos de plántulas bajo el dosel de las especies arbóreas dispersas en potreros ($p \leq 0.05$).	127
Cuadro 22. Especies indicadoras para los grupos de juveniles bajo el dosel de las especies arbóreas dispersas en potreros ($p \leq 0.05$).	131
Cuadro 23. Rasgos estructurales con efecto sobre el establecimiento de especies y número de individuos de plántulas y juveniles de especies leñosas bajo el dosel de <i>C. alliodora</i> y <i>T. rosea</i> , especies dispersadas por el viento.	141
Cuadro 24. Rasgos estructurales con efecto sobre el establecimiento de especies e individuos de plántulas y juveniles de especies leñosas bajo el dosel de <i>A. aculeata</i> y <i>E. cyclocarpum</i> , especies dispersadas por vertebrados no voladores, incluyendo ganado.	143
Cuadro 25. Rasgos estructurales con efecto sobre el establecimiento de especies e individuos de plántulas y juveniles de especies leñosas bajo el dosel de <i>A. aculeata</i> y <i>E. cyclocarpum</i> , especies dispersadas por vertebrados no voladores, incluyendo ganado	144

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio y cuadrantes de muestreo (C1, C2, C3, C4).....	47
Figura 2. Distribución altitudinal de las parcelas principales en los tratamientos en estudio en la región de Esparza, Costa Rica. Los cuadros pertenecen a las parcelas de Alta densidad de árboles y los triángulos a las parcelas de Baja densidad de árboles.....	49
Figura 3. Diseño de muestreo en campo para el registro de plántulas y juveniles Bosque-Pastura.	50
Figura 4. Porcentaje de especies únicas y compartidas por estado de crecimiento de los individuos regenerados establecidos bosque – pastura.	55
Figura 5. Porcentaje de familias de plántulas y juveniles establecidas Boque-potrero según el número de especies.....	56
Figura 6. Dendrograma (Análisis de conglomerados) obtenido mediante el Método de Ward y Distancia de Bray-curtis para las parcelas y especies de plántulas en el área de estudio. Aa, Ab, Ba, Bb: Tratamientos; P: Parcelas circulares.....	58
Figura 7. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las 16 PC y las especies indicadoras más importantes de las tres comunidades de plántulas. Las PC están representadas por los triángulos con el código del tratamiento y el número de PC; las especies son las y invertidas.	60
Figura 8. Dendrograma (Análisis de conglomerados) obtenido mediante el Método de Ward y Distancia de Bray-curtis para las parcelas y especies de juveniles en el área de estudio. Aa, Ab, Ba, Bb: Tratamientos; P: Parcelas circulares.....	61
Figura 9. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las 16 PC y las especies indicadoras más importantes de las tres comunidades de juveniles. Las PC están representadas por los triángulos con el código del tratamiento y el número de PC; las especies son las y invertidas.	63
Figura 10. Usos del suelo actuales dentro de cada tratamiento.	65
Figura 11. Similitud de las especies de plántulas y juveniles por tratamiento con respecto a las especies leñosas encontradas en las áreas de bosque, pastura y tacotal del área de estudio.	66

Figura 12. Abundancia de plántulas y juveniles de árboles y arbustos regenerados establecidos en los tratamientos evaluados en las áreas de pastura de la región de Esparza, Costa Rica.....	67
Figura 13. Distribución de la abundancia de individuos plántulas y juveniles regenerados establecidos en las diferentes distancias del Borde del bosque al interior de la pastura en la región de Esparza.....	68
Figura 14. Variación de la abundancia de individuos plántulas entre tratamientos y Distancias Bosque –Pastura.	69
Figura 15. Patrón de Distribución de la abundancia de los individuos plántulas y juveniles en pasturas con Alta densidad de árboles (<250 msnm).....	70
Figura 16. Distribución de la abundancia de los individuos plántulas y juveniles en pasturas con Baja densidad de árboles (>250 msnm).....	71
Figura 17. Variación de la abundancia de individuos Juveniles entre tratamientos y entre distancias borde de Bosque –Pastura.....	72
Figura 18. Categorías de abundancia de las especies leñosas plántulas y juveniles por tratamiento.....	73
Figura 19. Diferencia de la riqueza de plántulas y juveniles de árboles y arbustos regenerados establecidos en los tratamientos evaluados en las áreas de pastura de la región de Esparza, Costa Rica.....	75
Figura 20. Distribución de la riqueza de individuos plántulas y juveniles regenerados establecidos en las diferentes distancias del Borde del bosque al interior de la pastura en la región de Esparza, Costa Rica	76
Figura 21. Curvas de acumulación de especies/área para plántulas y juveniles por tratamiento en la zona de estudio	77
Figura 22. Correlación entre las matrices de distancia florística de las comunidades de plántulas y juveniles de especies leñosas regeneradas.	79
Figura 23. Relación entre la distancia geográfica y ambiental en Esparza. a. Diagrama de dispersión que muestra la alta correlación espacial entre la distancia ambiental y la distancia geográfica mediante r_M ; b. Correlograma con los coeficientes de autocorrelación de Moran (c) y Geary para las variables ambientales como un promedio en relación a la distancia geográfica.	81

Figura 24. Autocorrelación entre las distancias florísticas de las especies regeneradas y las distancias geográficas y ambientales en el agropaisaje de Esparza.	82
Figura 25. Correlogramas con los coeficientes de autocorrelación de Moran (c) y Geary para la composición florística en relación a la distancia geográfica p (< 0.05). a. Plántulas; b. Juveniles.	83
Cuadro 17. Características Generales del paisaje de los cuadrantes seleccionados	107
Figura 26. Localización del área de estudio y cuadrantes de muestreo (C1, C2, C3, C4).....	108
Figura 27. Distribución altitudinal de las parcelas principales en los tratamientos en estudio en la región de Esparza, Costa Rica. Los cuadros pertenecen a las parcelas de Alta densidad de árboles y los triángulos a las parcelas de Baja densidad de árboles.....	109
Figura 28. Porcentaje de individuos arbóreos dispersos con DAP> 10 cm muestreados en las áreas de pastura.	111
Figura 29. Rasgos estructurales (DAP, altura total y Cobertura de copa) de los árboles dispersos en pasturas seleccionados.	111
Figura 30. Esquema de muestreo al interior de la Parcela Circular PC: Selección de Árboles dispersos en la pastura y muestreo de la regeneración natural bajo su dosel (Parcela 4m ²) y Especies Abóreas acompañantes (10 m ²).	113
Figura 31. Curva de rarefacción para la especies regeneradas bajo el dosel de 5 especies de árboles dispersos en pastura.	118
Figura 32. Abundancia de Especies Arbóreas Acompañantes para las especies de árboles dispersos seleccionadas.	122
Figura 33. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las especies arbóreas dispersas en pasturas y las especies de plántulas regeneradas bajo su dosel en el paisaje al interior de las diferentes PC y tratamientos establecidos.	124
Figura 34. Análisis de Conglomerados realizado para las especies de plántulas en relación a las especies arbóreas dispersas en pasturas en las diferentes parcelas circulares de muestreo.	125
Figura 35. Criterios de selección para el agrupamiento de plántulas bajo el dosel de las especies de árboles dispersos en pasturas. a . Número de indicadores significativos; b , Promedio de los valores de p.....	126

Figura 36. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las especies arbóreas dispersas en pasturas y las especies de Juveniles regeneradas bajo su dosel en el paisaje al interior de las diferentes PC y tratamientos establecidos.....	128
Figura 37. Análisis de Conglomerados realizado para las especies de juveniles en relación a las especies arbóreas dispersas en pasturas en las diferentes parcelas circulares de muestreo	129
Figura 38. Criterios de selección para el agrupamiento de juveniles bajo el dosel de las especies de árboles dispersos en pasturas. a. Número de indicadores significativos; b. Promedio de los valores de p.	130
Figura 39. Regeneración natural coespecífica para cada una de las especies de árboles dispersos seleccionadas	132
Figura 40. Biplots correspondientes al ACM entre los tipos de Mecanismos de dispersión de los árboles dispersos (W: viento; Vnv: vertebrados no voladores; Vv*: Murciélagos) en pasturas y los Mecanismos de dispersión de las especies de plántulas y juveniles regeneradas bajo su propio dosel en los diferentes tratamientos evaluados.....	134
Figura 41. Biplots correspondientes al ACM entre los tipos de Mecanismos de dispersión de los árboles dispersos (W: viento; Vnv: vertebrados no voladores; Vv*: Murciélagos) en pasturas y los Mecanismos de dispersión de las especies de plántulas y juveniles regeneradas bajo su propio dosel en los diferentes tratamientos evaluados.....	136
Figura 42. Biplots correspondientes al ACM entre los tipos de Mecanismos de dispersión de los árboles dispersos (W: viento; Vnv: vertebrados no voladores; Vv*: Murciélagos) en pasturas y el tipo de crecimiento de las especies de plántulas y juveniles regeneradas bajo su propio dosel en los diferentes tratamientos evaluados.	138
Figura 43. Efecto de los tratamientos (Carga animal y Densidad de árboles) sobre la regeneración natural de plántulas y juveniles bajo la sombra de <i>C. alliodora</i> y <i>T. rosea</i> .	140
Figura 44. Efecto independiente de los factores de los tratamientos (Carga animal y Densidad de árboles) y de su interacción sobre la regeneración natural de plántulas y juveniles bajo la sombra de <i>A. aculeata</i> y <i>E. cyclocarpum</i>	142
Figura 45. Regeneración de especies leñosas bajo el dosel de <i>Tabebuia rosea</i>	146
Figura 46. Regeneración natural de <i>Tabebuia rosea</i> fuera del dosel de su misma especie	150

1 INTRODUCCIÓN

Las áreas de bosque de América Latina han sido deforestadas intensamente (17 millones ha/año, FAO 1996) en las últimas décadas con el fin de promover la ganadería extensiva (Kaimowitz 1996), y su avance se ha enfrentado a la baja calidad de las pasturas, ya que más del 40% de éstas han sido calificadas como degradadas debido al manejo inadecuado (Szott *et al.* 2000). Lo anterior, ha originado cambios de uso del suelo, que resultan en la pérdida de la cobertura del bosque, disminución en tamaño de fragmentos y aislamiento; impactos que se reflejan en la pérdida de la diversidad genética y en la homogenización del paisaje, entre otros efectos negativos de las pasturas degradadas en el Neotrópico (Amelung y Diehl 1992, Corlett 2001, Gascon *et al.* 2004).

Como consecuencia de estos cambios de uso y también el caso de abandono de pasturas en Centro América debido a su insostenibilidad, los paisajes han sido transformados en agropaisajes, dominados por una matriz de potreros y pasturas que aún retienen alguna cobertura arbórea dispersa en forma de pequeños parches remanentes de bosques, franjas angostas de bosques ribereños y árboles dispersos (Gascon *et al.* 2004, Sánchez 2005).

De esta manera, en la actualidad la conversión de las áreas de bosque y los problemas de pérdida de la biodiversidad asociados a este proceso, además del crecimiento en áreas de pasturas degradadas que generan un desequilibrio a nivel económico y ecológico, son objeto de prioridad de conservación a nivel internacional (Serrao y Toledo 1990, Szott *et al.* 2000). Así, surge el proyecto CATIE-GEF-Banco Mundial “Enfoques Silvopastoriles para el Manejo Integrado de Ecosistemas”, cuyo propósito es generar mediante el pago de servicios ambientales el cambio de pasturas degradadas a otros usos del suelo por medio de la adopción y potencialización de sistemas silvopastoriles.

El proyecto se desarrolla bajo la hipótesis de que un indicador de la existencia de biodiversidad a nivel regional es el mejoramiento y complejidad estructural y composicional de los hábitats, en especial el aumento de la cobertura, donde las áreas de bosque presentes en el agropaisaje se conserven debido a la existencia de otras alternativas (Sistemas silvopastoriles) o bien mediante la liberación de áreas de potrero que permitan el desarrollo de regeneración natural en pasturas naturales degradadas (Cárdenas *et al.* 2000). En esta transformación, la presencia de árboles dispersos en potreros ha sido una gran opción, ya sea

por sus utilidades a nivel de finca como por el papel que desempeñan en la conservación de la biodiversidad (Harvey y Haber 1999, Beer *et al.* 2000).

Por otro lado, en estos procesos de conversión del paisaje y liberación de áreas, inician en el agropaisaje eventos ecológicos tendientes a buscar un estado estable, es decir, el estado en el cual el ecosistema tiende a recuperarse en si mismo e inicia el desarrollo de la sucesión secundaria, en la cual las primeras fases de la regeneración natural (germinación, establecimiento de plántulas) son procesos cruciales, ya que definen en gran medida el futuro del paisaje, su estructura, composición y función. La regeneración natural es un proceso que puede ser predecido y no es necesariamente aleatorio, de tal manera que se sugiere que el estudio de las características de las semillas, su germinación, dispersión y acumulación en el suelo, así como el establecimiento de plántulas de las especies son de relevancia para predecir hasta cierto punto el rumbo que pueda tomar determinada sucesión secundaria (Gómez-Pompa y Ludlow-Wiechers 1979).

En áreas perturbadas, la regeneración natural y el potencial de colonización se han vinculado con aspectos como la dispersión de semillas, los tamaños de los fragmentos de bosque y la distancia entre ellos (Sothwood y Kennedy 1983). Sin embargo pueden existir otros factores estructurales y funcionales del paisaje, como los mecanismos de dispersión, el tipo de dispersores, los árboles dispersos en áreas abiertas, entre otras cosas. Estos últimos, además de ser relevantes dentro de los sistemas silvopastoriles, son considerados como focos de reclutamiento y biodiversidad (Janzen 1988, Guevara *et al.* 1992, Guevara y Laborde 1993, Viera *et al.* 1994, Dunn 2000) y han sido involucrados en procesos de restauración (Robinson y Handel 1993). Sin embargo, a pesar de estas razones es poco lo que se conoce acerca de cuales características de los árboles y del paisaje son realmente importantes para los procesos de regeneración natural, entre ellas las posibles relaciones existentes entre la estructura del árbol, el tipo de mecanismos de dispersión y las distancias a las áreas de bosque y en conjunto su arreglo estructural en el paisaje. Varios autores (Guevara *et al.* 1986, Janzen 1988, Slocum y Horvit 2000) confirman que este conocimiento es más significativo si se estudia a nivel de sitio y a nivel de especies de árboles, con el fin de ser determinantes y revelar estrategias de conservación puntuales que permitan el desarrollo de la regeneración natural y que al mismo tiempo permitan predecir su composición, estructura y función y los factores asociados a su permanencia.

Además, los estudios de regeneración se hacen urgentes, sobre todo en los agropaisajes, donde es poco lo que se conoce sobre las especies arbóreas, y donde la falta de regeneración y establecimiento en áreas de potreros de especies típicas de los bosques regionales sugieren que la riqueza de especies puede declinar a mediano plazo, en especial cuando los árboles remanentes dispersos mueran o sean aprovechados para reemplazar a los árboles remanentes en el futuro (Gordon *et al.* 2004, Sánchez *et al.* 2005).

La presencia o ausencia de plántulas y juveniles en la pastura y bajo el dosel de las especies de árboles que allí se encuentran y otros aspectos sobre sus patrones estructurales y funcionales proveen un acercamiento inicial al conocimiento de la pérdida de biodiversidad del paisaje actual (Chapman y Chapman 1995) y constituye al mismo tiempo una estrategia para futuras acciones de restauración regional. De esta manera a partir de los resultados de este trabajo con relación a aspectos estructurales, de composición y distribución espacial de plántulas y juveniles se espera realizar una categorización que permita predecir de forma cercana el potencial regenerativo de las especies arbóreas.

Con estos lineamientos, esta investigación pretende conocer los patrones de regeneración actual en la región de Esparza, centro de operaciones del proyecto GEF-silvopastoril en Costa Rica, cuyas necesidades actuales son tener conocimiento sobre el desarrollo de la regeneración natural de áreas en potreros, en especial sobre áreas de pasturas naturales degradadas y en relación a elementos estructurales del paisaje regional que se han venido implementando en los últimos años del proyecto como lo son los árboles dispersos en potreros. De esta manera, el estudio pretende brindar información sobre los actuales patrones de regeneración de los árboles nativos en relación a aspectos estructurales y funcionales del paisaje, como la estructura actual, la distancia a las áreas de bosque y el papel determinante de las especies arbóreas remanentes en los potreros y los tipos de dispersión de la flora local, como indicador de la funcionalidad del ecosistema.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de los patrones de establecimiento de la regeneración natural de especies leñosas en áreas de pasturas activas con relación a aspectos estructurales, funcionales y de manejo de un paisaje ganadero fragmentado como estrategia para la conservación de la flora arbórea regional.

1.1.2 Objetivos específicos

Determinar la influencia de variables biofísicas, estructurales y de manejo (carga animal) del paisaje ganadero sobre la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles establecidos en áreas de pasturas.

Establecer el efecto y relación de aspectos estructurales y funcionales de diferentes especies de árboles dispersos en áreas de pasturas sobre la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles de árboles regenerados bajo su respectivo dosel.

1.2 Hipótesis

Los patrones de regeneración natural en áreas de pastura presentan influencia de la estructura del paisaje y de la composición y mecanismos de dispersión tanto a nivel de individuos arbóreos dispersos como de la vegetación presente en las áreas de bosque fragmentado.

Las variables estructurales, biofísicas y de manejo del paisaje en las áreas de pasturas activas inciden en la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles de plantas leñosas establecidas.

Existe influencia de la estructura morfológica (vertical y horizontal), distribución espacial y aspectos funcionales de las especies de árboles dispersos en áreas de pasturas sobre la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles de especies leñosas regeneradas bajo su propio dosel.

1.3 Bibliografía

- Amelung, T; Diehl, M. 1992. Deforestation of tropical rainforests: economic causes and impact on development. Mohr, Tübingen, Germany.
- Beer, J.; Ibrahim, M. & A. Schlonvoigt. 2000. Timber production in tropical agroforestry systems of Central America.
- Cárdenas, G; Cardozo, A; Castro, G; Comiskey, J; Estela, F; Greenberg, R; Ibrahim, M; Molina, E.J; Murgueitio, E; Naranjo, L.G. 2000. ReCovering Paradise: Making Pasturelands Productive for People and Biodiversity. Proceedings of the First International Workshop on Bird Conservation in Livestock Production Systems. Airlie Conference Center, Virginia, April 13, 2000. American bird conservancy and CIPAV.
- Chapman, C.A; Chapman, L.J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. Research notes. Conservation Biology 9(3):675-678
- Corlett, R.T. 2001. Pollination in a degraded tropical landscape: A Hong Kong case study. Journal of tropical ecology 17: 155-161
- Dunn, R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. Biological Conservation 95 (2000) 317-321
- FAO. 1996. Forest Resources Assessment 1990. Survey of Tropical Forest Cover and Study of Change Processes. FAO Forestry Paper 130. Rome, Italy.
- Gascon, C; Da Fonseca, G.A.B; Secherest, W; Billmark, K.C; Sanderson. 2004. Biodiversity conservation in deforested and fragmented tropical landscapes: An overview. In Schroth G; Da Fonseca, GAB; Harvey, C; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Izac AM N. Agroforestry and Biodiversity conservation in tropical landscapes. Island press, Washington. Pp 15-32
- Gómez-Pompa, A; Ludlow-Wiechers, B. 1979. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. In Gómez-Pompa, A; Vásquez-Nañez, C; Del Almo, S; Butanda, A. (eds) Regeneración de selvas. Instituto de investigaciones sobre recursos bióticos. Xalapa, Veracruz, México. Pp. 11-31
- Gordon, J.E., Hawthorne, D, Garcia-Reyes, Sandoval, G, Barrance, A. 2004. Assessing landscapes: a case study of tree and shrub diversity in the seasonally dry tropical forest of Oaxaca, México and Southern Honduras. Biol. Conserv. 117: 429-442.
- Guevara, S; Purata, S.E; Van de Maarel, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. Vegetatio 66:77-84
- _____; Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Vegetatio 107/108: 319-338.
- Harvey, C; Harber, W. A. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. Agroforestry systems 44: 37-68.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. Ann. Missouri Bot. Gard. 75:105-116
- Kaimowitz, D. 1996. Livestock and deforestation. Central America in the 1980s and 1990s: A Policy Perspective. CIFOR, Jakarta, Indonesia. 88 p.
- Robinson, G.R; Handel, S.N. 1993. Forest Restoration on a Closed Landfill: Rapid Addition of New Species by Bird Dispersal. Conservation Biology, 7 (2) : 271-278
- Szott, L; Ibrahim, M; Beer, J. 2000. The hamburger connection hangover: cattle, pasture land degradation and alternative land use in Central America, CATIE, Costa Rica.
- Slocum, M.G; Horvitz, C.C. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. Plant Ecology 149:51-62
- Sothwood, T.R.E; Kennedy, C.E.J. 1983. Trees as islands. Oikos 41: 359-371
- Vieira, I.C.G; Uhl, C; Nepstad, D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. As a succession facilitator in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. Vegetatio 115:91-99.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 La regeneración natural

El proceso de regeneración natural de árboles puede dividirse en varias etapas biológicas: lluvia de semillas, semillas dispersadas, banco de semillas, banco de plántulas, juveniles y adultos. La dispersión y post-dispersión de semillas, su germinación, el establecimiento de plántulas y su crecimiento definitivo son eventos que unidos a la herbivoría y la predación articulan la dinámica de la regeneración (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Hladik y Miquel 1990; Terborgh 1990; Esquivel 2005).

La germinación de la semilla y el establecimiento de la plántula son dos estadios críticos en el ciclo de vida de las plantas y es la etapa más importante desde el punto de vista de supervivencia (Howe 1990; Terborgh 1990), ya que la población de plántulas establecidas depende de la cantidad de semillas dispersadas y de la frecuencia de aparición de sitios adecuados para el establecimiento como lo aseguran Harper (1977) y Córdova (1985), el número de plántulas en el suelo es una función de la cantidad de sitios seguros, es decir aquellos lugares convenientes para la germinación y establecimiento de plántulas donde los factores bióticos y abióticos no alcanzan a entorpecer la respuesta de germinación de la semilla (Chambers y MacMahon 1994)

La plántula se define como el estadio comprendido entre la emergencia de la radícula y el agotamiento completo de las reservas en la semilla. Es seguida por la fase juvenil que inicia cuando ya no existen reservas. Hladick y Miquel (1990) y Terborgh (1990) afirman que en los trópicos la selección natural ha favorecido a las semillas y plántulas grandes, con germinación rápida y epigea, en especial para aquellas especies que carecen de mecanismos de dispersión eficientes (el cual depende del comportamiento de forrajeo de los animales, disponibilidad, atributos morfológicos y localización de las semillas, entre otros factores) de semillas y cuyas plántulas se establecen cerca del progenitor en condiciones de baja luminosidad.

El tamaño de la semilla es uno de los factores más importantes en la determinación de la distancia de dispersión, crecimiento y supervivencia de la plántula (Foster 1986). Ganeshaiah y Uma Shaanker (1991) señalan que existe una relación entre el tamaño de la semilla y la distancia de dispersión, siendo las semillas pequeñas las que son capaces de

desplazarse mayores distancias, pero que al mismo tiempo exhiben plántulas de bajo vigor. En contraste, las semillas grandes, determinadas en un rango entre 2 y 4 centímetros de largo tienden a depender de dispersores especializados (Harper *et al.* 1970, Hladick y Miquel 1990) y tienen mayores probabilidades de supervivencia (Amstrong y Westoby 1993). Sin embargo, Mulari (1997) señala que la mayoría de especies arbóreas tropicales han adoptado la estrategia de disminuir el tamaño de la semilla, para incrementar el número de propágulos y mayores posibilidades de regeneración en ambientes hostiles, con bajas posibilidades de dispersión.

2.1.1 Las semillas: germinación, dispersión y establecimiento.

Las semillas son el principal medio de dispersión de las plantas superiores y su movimiento es de gran interés debido a dos razones: i) las semillas pueden fortalecer o declinar una población local, afectando su tamaño y ii) un número pequeño de semillas dispersadas puede actuar como fundadores de nuevas poblaciones (Silvertown 1987).

En el caso de poblaciones arbóreas, existe un periodo de indeterminada duración entre la liberación de las semillas y su emergencia como plántulas, donde éstas pueden ser un conjunto de individuos emergentes que no fueron producidos al mismo tiempo. Así, diferentes genotipos parentales pueden contribuir en diferentes cantidades de semillas al banco de semillas en diferentes años, de tal forma que cuando un nuevo cohorte de plántulas nace contendrá genotipos derivados de distintos periodos de tiempo. Esto resulta muy relevante si existen diferencias de genotipos entre las semillas y la selección natural está actuando sobre la población, ya que el conjunto de semillas amortigua cambios genéticos en las poblaciones arbóreas (Harper 1977, Silvertown 1987).

De acuerdo con Silvertown (1987), en hábitats perturbados, existe un reclutamiento frecuente desde el pool de semillas y la variación genética puede mantenerse en la población porque la perturbación reduce la competencia de otras plantas, disminuyendo la selección que tiende a reducir la variabilidad genética. Sin embargo, esta afirmación puede ser evaluada desde diferentes puntos de vista, especialmente en un agropaisaje neotropical, donde no sólo hay que tener en cuenta la pérdida de variabilidad genética por competencia con otras especies, sino por el hecho de supervivencia de una población arbórea a las características ambientales del paisaje, que hacen perder poco a poco variabilidad, como lo describe

concretamente Nason (2002), donde asegura que las especies arbóreas de pastizales pierden vigor y diversidad genética.

Es relevante destacar que el polen es un transportador significativo de genes entre las poblaciones arbóreas establecidas, de tal manera que del transporte de genes depende otra parte de la variabilidad genética de una población, la cual mantiene competitividad con respecto a otras poblaciones, en especial si ésta es una población pequeña calificada como rara — poblaciones de tamaño reducido, no viables y altamente vulnerables a las oscilaciones demográficas, perturbaciones ambientales y pérdida de variabilidad genética (Primack 2001) — ; aspecto importante en el caso de las poblaciones arbóreas capaces de establecerse en un agropaisaje (Nason 2002)

La presencia o ausencia y densidad de una población de plántulas no sólo depende de la disponibilidad de semillas sino de la presencia de lugares seguros que provean las condiciones requeridas por una semilla en particular. Según Harper (1977), debido a que el establecimiento de plántulas es la combinación de muchos factores entre ellos el tamaño, forma y dormancia de la semilla con la heterogeneidad ambiental, resulta totalmente difícil descubrir cuáles son las causas directas de los patrones de densidad y composición de una población vegetal.

Del gran número de semillas presentes en el suelo y de las que llegan a la superficie por dispersión, sólo una pequeña fracción de ellas germina para originar plántulas. Así, el número de plántulas que logran establecerse está en función del número de lugares seguros que ofrece el paisaje, los cuales son según Harper (1977), sitios que proveen i) la estimulación requerida para la apertura de la semilla y ii) las condiciones requeridas para el proceso de germinación como suficiente agua y oxígeno y iii) la ausencia de amenazas como predadores, patógenos y otras plantas que generen competitividad.

El tamaño potencial de una población está determinado por el flujo de semillas en el hábitat el cual comprende tres fases: i) maduración de la semilla, ii) traslado de éstas desde su progenitor hasta el área en donde caen y iii) movilidad en el reservorio de propágulos en el suelo (banco de semillas). Cada una de las etapas se ve afectada por diferentes factores y la interacción con ellos origina el patrón de dispersión de la población Willson (1983).

La depredación pre-dispersión en los frutos y semillas inmaduras es un fenómeno bastante común, pero el registro de este evento es muy difícil de llevar a cabo. Con el remanente de las semillas que escapan a la depredación los agentes de dispersión generan una sombra de semillas en los alrededores del progenitor. Poco se conoce acerca de los patrones de dispersión y depredación post-dispersión de los árboles tropicales (Burdon y Shattock 1980, Córdova 1985, Louda 1989, Chambers y MacMahon 1994).

La dispersión anemócora se presenta en árboles con diferentes estrategias de ciclos de vida dentro de la comunidad. El viento constituye con frecuencia uno de los agentes de dispersión dominante de los sitios perturbados, teniendo efectos de movimientos de la semilla en sentido vertical hacia el banco de semillas y desplazamientos horizontales (Chambers y MacMahon 1994). Dentro de las especies dispersadas por viento se destacan las adaptadas a la colonización de claros, caracterizados por ciclos de vida corto y rápido crecimiento. La sombra de semillas producida por la dispersión anemócora es más intensa bajo el progenitor, con la mayoría de las diásporas depositadas a unas docenas de m del árbol (Vásquez-Yanes 1980, Estrada *et al.* 1985).

Las semillas dispersadas por viento o dispersadas por hormigas tienden a ser más relevantes en hábitat secos en contraste con plantas con semillas dispersadas por vertebrados, que tienden a ser más comunes en hábitats húmedos (Wunderle 1997). De esta forma, a nivel general, la dispersión zoócora parece ser la más frecuente entre los árboles tropicales. Wunderle (1997), afirma que la dispersión de semillas por animales es con frecuencia una de las formas de diseminación de propágulos más importantes, teniendo en cuenta que más de la mitad de las especies de árboles presenta semillas dispersadas por ellos más que por viento, agua y otras formas de dispersión.

La distancia a que han sido dispersadas las semillas puede ser vital para su sobrevivencia. Los depredadores sensibles a las distancias o a la densidad tendrán un gran impacto en las altas densidades cercanas al progenitor, de tal modo que al incrementarse la misma a partir del árbol productor, las probabilidades de reclutamiento aumentarán (Janzen 1971). Así, la hipótesis de Janzen-Connell, explica el mantenimiento de la diversidad tropical a través de la interacción de efectos de patrones de dispersión centrados en el árbol parental y la distancia, así como la denso-dependencia para la supervivencia de los propágulos. Una de las predicciones de esta hipótesis es que la supervivencia de semillas y plántulas incrementa en

la medida que se alejan del árbol parental (Janzen 1970, Connell 1971). Hyatt *et al.* (2003) encontraron que la distancia del parental reduce la supervivencia de semillas y plántulas en países templados, mientras que en los trópicos, se sostiene más la hipótesis con las plántulas que con las semillas. El fenómeno de supervivencia de propágulos con la distancia al parental puede llegar a ser importante para la biología de poblaciones de algunas especies, pero no es un fenómeno generalizable.

Varios estudios señalan que el desarrollo de plántulas bajo el dosel de los árboles parentales es muy bajo o nulo (Augspurger 1984, Howe *et al.* 1985, Chapman y Chapman 1995) y donde la supervivencia de los individuos juveniles es más evidente al distanciarse más o menos 5 m del árbol (Schupp 1988). Sin embargo, se presentan casos opuestos, donde la probabilidad de supervivencia de las semillas tanto bajo el parental como en las áreas abiertas es casi la misma.

Chapman y Chapman (1995) encontraron que dentro de 25 especies seleccionadas, un 56% presentaron un bajo potencial de establecimiento de plántulas tanto bajo los respectivos parentales como fuera de sus copas. Las especies arbóreas bajo estos parámetros son al mismo tiempo incapaces de reclutar individuos dentro de la población en la ausencia de dispersores. De esta manera, los autores identifican que las especies que combinan la ausencia de individuos tanto fuera como dentro del área de dosel del parental, pueden perderse del paisaje si sus frugívoros dispersores fueran removidos o eliminados del paisaje. Sin embargo, aquellas que presentan un número pequeño de plántulas en las mismas locaciones, son especies capaces de reclutar individuos en la población sin la presencia de dispersores, debido a que hay semillas que tienen la capacidad de germinar y sobrevivir bajo el dosel.

La forma en que las especies del bosque dispersan sus semillas es crítica, así como los agentes que intervienen en este proceso como viento, animales, agua, etc. De la influencia y fuerza de estos factores dependerá la cantidad de árboles –según la especie- que pueden dejarse en una determinada área (Wunderle 1997). Janzen (1988) señala que el predominio de un tipo de dispersión en un sitio (anemócora - zoócora) tiene efectos sustanciales sobre la composición de las comunidades vegetales que formen parte del proceso de regeneración.

Aspectos reproductivos de los árboles de los bosques neotropicales influyen de manera crítica los procesos a nivel poblacional como la diversidad genérica y la interacción entre las especies. La interacción de aspectos reproductivos con los patrones de abundancia de

las especies en diferentes estadios de sucesión provee un conocimiento fundamental base para el entendimiento de los procesos de regeneración de los árboles y el papel esencial que los animales juegan como polinizadores y agentes dispersores (Wunderle 1997).

Según Gorchov *et al.* (1993), la regeneración natural en bosques y áreas fragmentadas depende sustancialmente de poblaciones de insectos y vertebrados requeridos para la polinización y dispersión de semillas. Slocum y Horvitz (2000) demuestran que en las pasturas degradadas del noreste de Costa Rica la dispersión de semillas por animales fue mucho más abundante que aquellas dispersadas por viento o semillas con dehiscencia explosiva. Sin embargo, varios autores (Hammond y Brown 1995, Ibarra-Martínez *et al.* 2001, Paz *et al.* 1999) afirman que la dispersión de las semillas depende grandemente de aspectos como el tamaño y morfología de la semilla y la supervivencia de las plántulas en sombra o fuera de ella.

En La Selva, Costa Rica, un estudio comprobó que cerca del 100% de todas las plantas que se establecen en las primeras etapas de sucesión en áreas fuera del bosque son plantas dispersadas por el viento, sin embargo, con el tiempo esta proporción disminuye mientras que el porcentaje de especies que dispersan frutos en baya y frutos carnosos incrementa asintóticamente, alcanzando en un periodo de tres años cerca de un 80% en la frecuencia de semillas dispersadas por animales, con valores muy similares a los del bosque natural (Chazdon *et al.* 2003)

De igual manera, Chazon *et al.* (2003) aseguran que el incremento de la abundancia relativa de especies de plántulas dispersadas por animales y el evento contrario de disminución de aquellas dispersadas por viento es una ventaja evolutiva de las semillas dispersadas por animales en áreas abiertas.

La abundancia y riqueza de especies asociados con la sucesión y procesos de perturbación otorgan información sobre la futura regeneración arbórea. Según Chazon *et al.* (2003), las plántulas e individuos juveniles de las áreas abiertas y en bosque secundario presentan un patrón de aspectos reproductivos similares a los de las plantas del bosque primario, indicando de esta manera seguridad en que la recuperación del paisaje a largo plazo tendrá especies y características reproductivas del bosque original.

Primack y Miao (1992) demostraron que la dispersión puede limitar la distribución de las especies a escala local, en bosques relictuales deciduos en la región de Massachussets. Aún esas especies que producen individuos abundantes no fueron capaces de buscar un sitio potencialmente apto a no más de 100 m de las poblaciones vegetales naturales. Haas (1995) afirma que acciones de movimiento de aves ocurren mayoritariamente dentro de los fragmentos de vegetación y que sus movimientos fuera de los parches indican un efecto “stepping stone” tanto en las áreas de bosque como en las áreas de potrero en distancias realmente cortas entre 200 y 500 m. De tal forma que los corredores estructurales en el paisaje no llegan a ser tan útiles para las aves como un paisaje compuesto de sitios de percheo y alimentación dispersos que califican como “stepping stones”, caso de los árboles dispersos. Holl (1999) y Otero-Arnaíz (1999) presentan una distancia de 250 m como distancia hasta donde se desplazan los dispersores y hasta donde se presenta lluvia de semillas. Silva *et al.* (1996) encontraron que la máxima distancia de movimiento de tres aves frugívoras desde el borde de un bosque secundario a una pastura abandonada no superó los 254 m y la mayoría de movimientos los realizan en un intervalo entre 1 y 80 m.

2.2 Los remanentes de bosque natural y la regeneración natural de paisajes fragmentados

Las principales fuentes de semillas en los paisajes fragmentados son los remanentes primarios y relictos secundarios de bosque; e igualmente estos últimos son producto de la alta variabilidad de la dispersión de las semillas que causan la recuperación en parches de la mayoría de las áreas con sucesión temprana (Cardoso da silva 1996, Holl 1999).

Los remanentes de bosque son elementos clave en el mantenimiento de la diversidad de especies locales y su conservación a través de corredores que generen unión tanto a nivel físico como funcional permite la dispersión de sus especies y proporcionar un área útil para el desarrollo de nuevos hábitats, esenciales para futuras restauraciones de los paisajes tropicales (Panetta y Hopkins 1991, Schelhas y Greenberg 1996).

Al respecto, es de destacar que en la mayoría de áreas fragmentadas, la riqueza de especies arbóreas de cada remanente de bosque está influenciada en un alto porcentaje por especies raras a la vez no compartidas, las cuales son calificadas como especies endémicas

localizadas (Whitmore 1997) y las áreas donde éstas se encuentran corresponden a *hotspots* regionales (Andersen *et al.* 1997).

Las poblaciones de especies raras en áreas fragmentadas son muy vulnerables a la extinción y su supervivencia en los fragmentos a largo plazo es crítica, sobre todo por su distribución geográfica limitada, baja densidad y posiblemente pobres habilidades de dispersión, baja fecundidad y especialización de hábitats (Meffe y Carroll 1997). Por lo tanto, los esfuerzos de conservación *in situ* de la diversidad florística regional deben centrarse en éstas especies y en las áreas que las albergan (Hubbell y Foster 1986), más aún en agropaisajes donde las amenazas de perturbación son continuas.

El grado de fragmentación del paisaje es uno de los factores que se involucran directamente con la velocidad de recuperación de la vegetación leñosa nativa de las áreas clareadas en agropaisajes, y los parches de bosques se convierten en una reserva potencial de especies e individuos para la recuperación de las áreas aledañas (Nepstad *et al.* 1996). Laurance (2004) considera que la conservación de los parches de vegetación y la recuperación de áreas degradadas depende en gran medida del tipo de hábitats que los rodeen dentro de los agropaisajes. De esta manera, los hábitats más parecidos en estructura y composición a las áreas naturales y que desempeñan importantes roles en su conservación son las tierras con desarrollo agroforestal.

2.3 Los árboles dispersos en potreros y la regeneración natural

Dentro de los sistemas agroforestales más importantes para la conservación de la biodiversidad están los árboles dispersos en potreros agrícolas, proporcionando importantes hábitats y recursos alimenticios para animales y plantas del bosque dentro del agropaisaje (Galindo y Murgueitio 2003). Los árboles son sitios de anidación, alimentación y descanso de aves, tanto residentes como migratorias (Harvey *et al.* 1999). Además, favorecen la conservación y multiplicación de las plantas debido a que varios animales los visitan regurgitando y defecando semillas, aumentando así las posibilidades de dispersión desde los bosques fragmentados a los campos agrícolas (Guevara *et al.* 1986).

En los agropaisajes, la mayor proporción de cobertura arbórea natural está presente como árboles dentro de los potreros. Varios autores afirman que estos árboles contribuyen a la

restauración de pasturas degradadas como sumideros de Carbono y como alternativa estratégica para reducir la presión sobre los bosques (Harvey y Harber 1999, Villanueva *et al.* 2003). También, ha sido reportado su papel facilitador en el movimiento de flujo genético de poblaciones arbóreas y su capacidad para ser un puente de conexión entre el bosque y el agropaisaje (Dunn 2000).

Según Uhl *et al.* (1988) y Guevara y Laborde (1994), factores como el uso anterior de la tierra, la fertilidad del suelo, la presencia de áreas de relictos de bosque y la existencia de especies arbóreas capaces de atraer dispersores son relevantes en la recuperación de un sitio para iniciar procesos de regeneración natural, donde las semillas y las plántulas son el potencial regenerativo de las comunidades arbóreas tanto al interior del bosque como en áreas intervenidas (Denslow 1987). La regeneración inicial de un área es un reflejo del estado actual de conectividad estructural y funcional del ecosistema (Holl 1999, Bennett 1999).

Pocos estudios en los últimos años han investigado los factores que limitan la recuperación del bosque tropical en pastizales o áreas fragmentadas, pero se ha determinado de manera general que aspectos como la carencia de nutrientes del suelo, la compactación del suelo, la competencia y agresividad con pasturas no nativas, periodos de sequía, bajas tasas de colonización de semillas y predación de semillas y plántulas, serían los más relevantes en impedir dicha recuperación.

De manera general, las condiciones de estrés microclimático afectan la germinación de las semillas en las pasturas durante periodos de estación seca (Uhl 1987). Sin embargo, un estudio realizado por Holl (1999) indica que las plántulas en las pasturas no resultaron tener la disponibilidad de agua como un limitante, y por el contrario demuestra en sus resultados que algunas especies tienen mayores tasas de germinación en áreas con pastizales que en áreas totalmente clareadas, lo que indica que las gramíneas pueden facilitar la germinación mediante la reducción de las altas temperaturas del suelo, opuesto a lo que se asegura normalmente frente a la competitividad de estas monocotiledóneas respecto al crecimiento y germinación de semillas.

Según varios autores, los árboles dispersos en pasturas abandonadas parecen contribuir a superar las condiciones adversas para el reclutamiento de plántulas, especialmente por el microambiente bajo sus copas, que reduce la radiación solar, proporciona bajas tasas de transpiración, alta humedad del suelo y fertilidad (Campbell y Hatton 1990; Belsky *et al.*

1993; Guevara *et al.* 1993; Holl y Lulow 1997), que en conjunto permiten establecer procesos ecológicos funcionales distintos a los de áreas abiertas (Benítez 1998), convirtiéndose de alguna manera en centros de reclutamiento de plántulas de otras especies de la flora local (Guevara *et al.* 1986, 1992, Toh *et al.* 1999, Esquivel 2005). Esquivel y Calle (2002), por ejemplo, confirmaron que la regeneración en fincas ganaderas de los paisajes andinos es mucho mayor en áreas de potreros con árboles que aquellas áreas de potreros abiertos.

Respecto a los factores limitantes de la regeneración, es de relevancia citar que varios trabajos coinciden en afirmar que el principal factor limitante tanto en áreas abiertas como bajo el dosel de árboles dispersos en potreros es la falta de dispersión de semillas (pérdida de potencial de polinizadores y dispersores) y la pérdida rápida de su viabilidad (Clark 1990, Vásquez -Yanes y Orozco Segovia 1993, Benítez 1998, Holl 1999).

Pocos estudios existen sobre la relación distancia-dispersión, especialmente por los costos si estos se hacen a nivel de marcadores moleculares, sin embargo datos como los de Wilson y Crome (1989) y Holl (1999) afirman que el número de semillas dispersadas por animales decrece agudamente desde el borde del bosque hacia la pastura, de tal manera que pocas especies caen más allá de 5 m desde el borde a la pastura. Según Holl (1999), el número de semillas dispersadas por el viento registradas en las pasturas del área de su trabajo de campo, fue cerca de la mitad de la cantidad de las registradas en el bosque, de tal manera que tanto las semillas dispersadas por animales como las dispersadas por el viento están significativamente relacionadas con las distancia del borde, tanto hacia el bosque como hacia la pastura. Esto, concuerda con que la mayoría de semillas de los bosques tropicales están adaptadas a la dispersión por aves y mamíferos, los cuales rara vez se aventuran dentro de áreas abiertas y si lo hacen depende de la presencia de árboles que estructural y funcionalmente les sean útiles para su supervivencia y desarrollo (Cardoso da Silva 1996, Holl 1998, 1999).

A nivel estructural, Toh *et al.* (1999) resaltan que los árboles de tamaño alto son más importantes en la dispersión debido a que son más atractivos para la mayoría de animales dispersores, con relación a lo observado en sus investigaciones respecto a las especies arbustivas de menor tamaño.

Por otro lado, en áreas fragmentadas con presencia de árboles dispersos en el trópico, se presentan principalmente tres patrones acerca de la composición florística de las especies

establecidas en la regeneración natural de acuerdo posiblemente al estado de conservación del sitio o bien al grado de conectividad : i) áreas donde la mayor proporción de las plántulas corresponden a especies colonizadoras, ii) áreas en las cuales las especies en etapa de plántula corresponden a las especies arbóreas de los árboles dispersos y iii) aquellas áreas donde la regeneración natural está compuesta en un alto porcentaje por plántulas de las especies presentes en los remanentes de bosque (Holl 1998, 1999; Holl y Lulow 1999).

En el primer caso, Holl y Lulow (1999) aseguran que el establecimiento de las plántulas en los árboles dispersos en potreros está favorecido por la alta lluvia de semillas de ellos mismos. Esquivel (2005) encontró que tan solo el 46% de los árboles adultos regeneran activamente en potreros y que sus especies corresponden a especies colonizadoras de áreas abiertas y al mismo tiempo identificadas como útiles para los productores. En el área de este estudio (Bosque seco de tierras bajas, Matagalpa, Nicaragua), las especies con baja abundancia en la regeneración estuvieron representadas por árboles remanentes del bosque seco y especies dispersadas por animales silvestres.

Es relevante destacar que en este estudio, Esquivel (2005) indica que la riqueza de especies de plántulas fue mayor en potreros con *Brachiaria* e impacto reducido de quemas. Demostrando de alguna manera que la regeneración de las especies de árboles puede tener alguna asociación particular a las características ecológicas de las especies y sus respuestas a las pasturas manejadas en determinado sitio. De esta manera, la regeneración estaría influenciada por el tipo de manejo del área de potrero, así cómo lo aseguran Harvey y Harber (1999), donde las amenazas de las especies remanentes en potreros, en especial las bajas densidades de plántulas en regeneración, son la limpieza manual de potreros y el ramoneo o pisoteo del ganado.

Toh *et al.* (1999) realizaron un estudio sobre el banco de semillas bajo las copas de árboles dispersos y encontraron que este no es significativamente diferente al de banco de semillas encontrado en las pasturas, y que la presencia de plántulas se debe en gran porcentaje a la dispersión actual. Holl (1999) expresa que en pasturas se encuentran pocos individuos aislados de árboles comunes observados dentro del bosque, apoyado también por autores como Vásquez-Yanes y Orozco-Segovia (1993) que han reportado que las especies del bosque son rara vez encontradas en pasturas y las semillas de la mayoría de ellas pierden rápidamente la viabilidad, de tal manera que el conjunto de plántulas establecidas en una

sucesión en pastizales como los evaluados, depende mayoritariamente de las semillas dispersadas recientemente.

Sin embargo, tal vez debido a una mayor conectividad de algunos paisajes tropicales o al papel funcional clave de algunos árboles, se encuentran casos en los cuales sí existe intercambio de semillas entre bosques y el área de la pastura (Janzen 1988, Guevara y Laborde 1993, Otero-Arnaíz *et al.* 1999).

Harvey *et al.* (1999), en un estudio sobre árboles remanentes en potreros en Centro América, señalan que más de un 60% de éstos árboles pertenecían al bosque primario o secundario regional, eran poco comunes y presentaban bajo potencial regenerativo en los potreros; y apreciaron que la mayoría de finqueros los han dejado por su importancia económica como maderables. También, las encuestas realizadas por los autores indican que los campesinos dejan los árboles por que ofrecen una mayor productividad en las pasturas, ofrecen sombra y a nivel de conservación, destacan la importancia para las aves de la región.

Guevara y Laborde (1993) estudiaron la depositación de semillas por aves bajo el dosel de *Ficus yoponensis* y *F. aurea* en áreas de pasturas degradadas. Del número total de semillas registradas más del 80% correspondieron a especies dispersadas por vertebrados frugívoros y de éste porcentaje el 30% pertenecían a especies arbóreas.

De esta manera, y aunque aún no se han realizado estudios sobre la influencia de la aglomeración de árboles (los estudios de árboles dispersos generalmente proporcionan información sobre árboles completamente separados) tanto de diferentes especies como de la misma, en áreas de potreros en la regeneración de especies arbóreas, varios autores indican que los árboles así sea completamente aislados se convierten en centros potenciales de procesos de regeneración, especialmente de especies arbóreas del bosque primario remanente o de los relictos de bosque secundario de los agropaisajes (Wegner y Merriam 1979, Guevara *et al.* 1986, 1992, 1993, Stepler y Nair 1987, Nepstad *et al.* 1996, Otero-Arnaíz *et al.* 1999; Dunn 2000).

Según Guevara *et al.* (1994), las áreas de potrero presentan una vegetación de estructura compleja y una alta riqueza florística, con variedad de formas de vida y tipos de dispersión, estrechamente relacionada con la frecuencia y abundancia de árboles en ellos. Los autores afirman que los árboles abundantes en los potreros no son palatables por el ganado,

destacándose las familias como Solanaceae, Euphorbiace y Compositae. Sin embargo un factor importante del ganado en las zonas de potreros es que participan en procesos de dispersión tanto por el pelaje como por la ingestión de frutos que permiten la depositación posterior de semillas en sitios puntuales. La composición florística de los potreros, para el caso de la sierra de los Tuxtlas en México depende fuertemente del manejo, la acción del ganado y la palatabilidad de las especies, así como de las condiciones medioambientales (luz-sombra, entre otras).

Otero-Arnaíz *et al.* (1999) realizaron uno de los primeros trabajos que responden a preguntas más complejas que es el conocer la diversidad florística que pueden o no albergar los árboles dispersos en potreros bajo sus copas, ya que analizaron aspectos funcionales como el efecto del tipo de diáspora de varias especies en variables como la proporción de especies leñosas establecidas, de especies primarias y el tipo de fructificación de las especies encontradas. En general, las especies identificadas bajo el dosel de los árboles en este trabajo, corresponden a especies independientes de los árboles dispersos en las pasturas. Las especies arbóreas con diásporas carnosas fueron las más numerosas, y más de la mitad de las plántulas correspondieron a especies típicas de bosque primario, confirmando que los árboles en pasturas son elementos capaces de mantener una considerable fracción de la diversidad nativa regional. Otero-Arnaíz *et al.* (1999) determinaron también que el otro grupo que hace parte de la composición de la parte baja del dosel de los árboles dispersos estudiados es el correspondiente a especies de crecimiento secundario, principalmente hierbas con diásporas pesadas y expulsables.

Otero-Arnaíz *et al.* (1999) hacen una recomendación a la importancia de evaluar la influencia de la distancia del bosque o de los remanentes a los árboles dispersos, en la composición florística de las primeras etapas de la sucesión bajo el dosel de estos árboles y de las áreas abiertas, ya que según suponen, el bajo número de especies de bosque primario puede incrementar entre menor distancia exista, ya que se disminuye el movimiento de las semillas.

El incremento de productividad bajo los micro ambientes del dosel de los árboles dispersos, se expresa en un incremento en la fertilidad del suelo (Young 1989) y en la reducción de la temperatura y la evapotranspiración (Frost y Mc Dougald 1989), situación relevante y positiva en regiones áridas donde el agua se convierte en un limitante para el establecimiento de plantulas. Bajo el dosel, el agua es disponible de una mejor manera y usada

equitativamente por los individuos establecidos debido a la mayor fertilidad del suelo (Belsky *et al.* 1993).

2.4 El manejo de pastizales y la regeneración natural

Los pastizales son áreas en las que predominan las gramíneas (familia Poaceae a excepción del Bambu), con un componente leñoso menor al 26% de la cobertura. Cuando el origen de los pastizales no es natural se han determinado como sabanas secundarias, y son pastizales influidos o creados por el hombre, y mantenidos por su perturbación (Sala *et al.* 1986).

Los pastizales seminaturales han sido definidos como la vegetación que emerge luego de la deforestación o la que se deriva de la sucesión vegetal y son los ecosistemas donde habita la mitad de la población de las zonas tropicales y los usa como áreas de pastoreo (Solbrig 1996). Según Ospina (2005), en el trópico la ganadería ha priorizado el componente animal, mientras que los pastizales han sido poco valorados y manejados de forma extensiva.

El pastoreo es el proceso por el cual los animales consumen las plantas para adquirir energía y nutrientes y de manera conjunta, el régimen de pastoreo son acciones para optimizar la producción y la persistencia de la vegetación (Briske 1996).

Según Ortega (1995), la intensidad de pastoreo es el nivel de estrés a que el pastizal está sometido por la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces. Los indicadores de la intensidad de pastoreo más usados son la carga animal y las tasas de pastoreo, que de manera general señalan la demanda forrajera pero no valoran la oferta de forraje y en consecuencia el pastoreo puede afectar la persistencia del pastizal (Heitschmidt 1993). En el trópico estacional, conocer la carga animal puede ser útil para regular la intensidad de pastoreo cuando también se conoce el periodo de recuperación del pastizal (Ortega 1995).

Los factores asociados al pastoreo como la defoliación selectiva y la falta de adaptación al pastoreo por parte de algunas especies vegetales generan cambios florísticos en los pastizales (Diaz *et al.* 1992, Dott *et al.* 2003, Cingolani *et al.* 2005). Según Briske (1991), los cambios más comunes se presentan por la competencia entre las plantas por la remoción de cantidades variables de área foliar y por diferentes tasas de crecimiento después de la defoliación. La composición botánica puede alterarse cuando una intensidad particular,

frecuencia, o estacionalidad de pastoreo cambia las ventajas de un grupo de especies frente a otro (Briske 1991).

El pastoreo reduce la competencia de las plantas e incrementa la abundancia de especies en estados sucesionales tempranos y el potencial para la invasión de especies. El aumento o disminución de una especie depende de su tolerancia a la defoliación y de la tasa de consumo de una especie frente a otras (Belsky 1986).

Los efectos del pastoreo se relacionan con las respuestas de resistencia y tolerancia de las plantas como las estrategias para sobrevivir (Díaz *et al.* 2002). Y muchas se convierten en plantas tolerables al pastoreo, por su persistencia e incremento poblacional (Strauss y Agrawal 2000). Así mismo, como lo define Ospina (2005), dicha estrategia es distinta de la resistencia al pastoreo, la cual está asociada a la presencia de rasgos morfológicos o químicos que previenen o limitan el consumo.

Las prácticas de manejo de los pastizales ejercen fuerte presión sobre los primeros estadios sucesionales de especies arbóreas. Según Harvey Harber (1999), la presencia de árboles dispersos en potreros no asegura la permanencia de regeneración natural, debido especialmente al uso de chapeas, quemas y aplicación de herbicidas. El pastoreo del ganado puede interactuar de varias maneras con el reclutamiento de plantas leñosas, especialmente con los bancos de plántulas en pasturas antrópicas tropicales.

La interacción de los animales con las plantas puede ser directa, como es el consumo de material vegetal, la pérdida de CO₂, agua y pérdida de nutrientes asociados a la reducción de biomasa de hojas y raíces. Indirectamente hay efectos como el cambio de microclima, de las propiedades del suelo y la utilización diferenciada de plantas según la palatabilidad (Archer 1995).

A pesar de esto, Barrios (1999) y Somarriba (1995) comprobaron que a partir de bostas de ganado se favorece la germinación y establecimiento de semillas de árboles. De esta manera por ejemplo a pesar de un incremento en la carga animal y de pisoteo de plántulas, semillas de la especie *Albizia saman* germinan con mayor facilidad a altas cargas animales. Sin embargo, tal como lo afirma Esquivel (2005) son pocos los trabajos que tienen en cuenta las prácticas de manejo del pastoreo sobre la regeneración natural.

2.5 Bibliografía

- Armstrong, D. P; M, Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerated defoliation better. A test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74: 1092-1100
- Andersen M; Tromhill, A; Koopowitz, H. 1997. Tropical forest disruption and stochastic biodiversity losses. In : Laurance, W; Bierregaard, R. (eds.), *Tropical forest remnants: Ecology, Management, and conservation of fragmented communities*. Chicago, University of Chicago press. p. 281-291
- Archer, S. 1995. Herbivore mediation of grass-woody plant interactions. *Tropical Grasslands* 29:218-235
- Augsburger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: Interaction of dispersal distance, Light gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712
- Barrios, C.A. 1999. Pastoreo regulado de bostas de Ganado como herramientas forestales para la protección de arbolitos en potreros. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 127p.
- Benitez, J. 1998. Impact of Fragmentation in seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 580-589
- Belsky A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- _____ ; Mwonga, S.M; Amundson, R.G; Duxbury, J.M; Ali, A.R. 1993. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in semiarid savvna in Kenya. *J. Appl. Ecol.* 26:1005-1024
- _____ ; Mwonga, S.M; Amundson, R.G; Duxbury, J.M; Ali, A.R. 1993. Comparative effects of isolated trees on their Canopo environments in high and low rainfall savannas. *The journal of applied ecology* 30(1): 143-155
- Bennett, A.F. 1999. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Programa de conservación de bosques UICN, serie No1, Conservando los ecosistemas boscosos. Unión Mundial para la Naturaleza. 218p.
- Briske, D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. En: *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Hodgson, J; Illius, A.W. (Eds). Wallingford. CAB International. p. 37-67.
- Burdon, J.J; Shattock, R.C. 1980. Disease in plant communities. *Appl. Biol.* 5: 145-219
- Cárdenas, G; Cardozo, A; Castro, G; Comiskey, J; Estela, F; Greenberg, R; Ibrahim, M; Molina, E.J; Murgueitio, E; Naranjo, L.G. 2000. ReCovering Paradise: Making Pasturelands Productive for People and Biodiversity. Proceedings of the First International Workshop on Bird Conservation in Livestock Production Systems. Airlie Conference Center, Virginia, April 13, 2000. American bird conservancy and CIPAV.
- Cardoso da silva, J.M; Uhl, C; Murria, G. 1996. Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation biology* 10: 491-503
- Campbell, B.M, Lyam, T; Hatton, J.C. 1990. Small-scale patterning in the recruitment of forest species during succession in tropical dry forest, Mozambique. *Vegetatio* 87:51-57
- Cingolani, A; Posse, G; Collantes, M. 2005. Plant Functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42: 50-59.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. Págs. 298 - 312. en: P.J. Den Boer & G. R. Gradwell (eds.). *Dynamics of Populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Córdova-Casillas, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. In Gomez-Pompa, A; del Almo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Volumen II. 103-128 p.
- Chambers, J.C; J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292
- Chapman, C.A; Chpaman, L.J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment udenr parents. *Research notes. Conservation Biology* 9(3):675-678
- Chazdon, R.L; Careaga, S; Wedd, C; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forest. *Ecological monographs* 73(3): 331-348.
- Clark, D. B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of Neotropical moist forest. In Bawa K. S; Hadley, M.(eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and The Biosphere series:V 7. New Jersey, USA. p. 291 – 315

- Diaz, S ; Acosta, A; Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 432-452
- Dott, M.B; Barkert, D.J; Wedderburn, M.E. 2003. Plant diversity effects on herbage production and compositional changes in New Zealand hill country pastures. *Grass en forage science*: 59: 29-40
- Dunn, R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation* 95 (2000) 317-321
- Esquivel, M.J; Calle Z. 2002. Árboles aislados en potreros como catalizadores de la sucesión en una localidad de la Cordillera Occidental Colombiana Vol. 9 N° 33-34
- Esquivel J. 2005. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos en Muy Muy, Matagalpa. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. Turrialba, Costa Rica.150p.
- Estrada, A; Coates-Estrada, R; Martínez-Ramos, M. 1985.La estación biológica tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. *In* Gomez-Pompa, A; del Almo, S. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volumen II. 379-394 p.
- Foster, S.A. 1986. On adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot. Rev.* 52:260-299
- Frost, W.E; Mc Dougald, N.K. 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangelands during drought. *Journal of range management* 42: 281-283.
- Galindo, W.F; Murgueitio, E. 2003. Herramientas de Manejo sostenible para la ganadería 19-88 *In* Galindo, W.F; Murgueitio, E; Giraldo, L U; Marín, A; Berrío, L F; Uribe F. 2003. Manejo Sostenible de los Sistemas Ganaderos Andinos. Fundación CIPAV, Cali, Colombia.}
- Ganeshaiyah, K. N; R. Uma Shaanker. 1991. Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency.
- Gorchov, D.L; Cornejo, F. Acorra, C; Jaramillo, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the peruvian Amazon. *Vegetatio* 107-108: 339-349
- Guevara, S; Purata, S.E; Van de Maarel, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary sucesion. *Vegetatio* 66:77-84
- _____ ; Meave, J; Moreno-Casasola, P; Laborde, J. 1992. Floristic ocmposition and strucutre of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *J.Veg.Sci.* 3:655-664
- _____ ; Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Plant Ecology (Historical Archive)* 107-108 (1): 319-338.
- Guevara, S; Meave, J; Moreno-Casasola, P; Laborde J. 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de los Tuxtlas, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 28:1-27
- Haas, C.A. 1995. Dispersal and Use of Corridors by Birds in Wooded Patches on an Agricultural Lanscape. *Conservation Biology* 9 (4): 845-854
- Hammond, D.S; Brown, V.K. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.
- Harper, J.L; P.H. Lovell; K.G. Moore. 1970. The shapes and the size of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 1: 327-356
- _____. 1977. Population biology of plants. Academic press inc. London. 892 p.
- Harvey, C. A; Harber, Solano, W.A; Mejías, F. 1999. Árboles remanentes en potreros de Costa Rica: Herramientas para la conservación?. *Agroforestería de las Américas* 6(24): 19-22
- _____ ; Harber, W. A. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry systems* 44: 37-68.
- Heitschmidt, R. 1993. The ecology of grazing management. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress.* Queensland, AU: 1267-1270
- Hladik, A; Miquel, S.1990. Seddling types and plant establishment in an Afriacan forest. *In* Bawa, K.S; Hadley, M.(eds.), Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and The Biosphere series:V 7. New Yersey, USA. p. 261-285
- Holl, K ; Lulow, E. 1997. Effects of species, habitat and distances from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. *Biotrópica* 29(4): 459-468

- _____. 1998. Do bird perching structure elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6(3):253-261
- _____. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotrópica* 31(2):229-242
- Howe, H.F.; Schupp, E.W.; Westley, I.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66:781-791
- _____. 1990. Seed dispersal by birds and mammals implications for seedling demography. In Bawa, K.S.; Hadley, M.(eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and The Biosphere series:V 7*. New Jersey, USA. p. 191-218
- Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implication for tropical tree conservation. In Soulé M. (ed.) *Conservation biology: science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 201-212 p.
- Ibarra-Martínez, G; Martínez-Ramos, M; Oyama, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801-1812.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501 -528.
- _____. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev.Ecol.Syst.* 2: 465-492
- _____. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:105-116
- Laurance, S.G.W. 2004. Landscape connectivity and biological corridors. In Schroth, G; Da Fonseca, G.A.B; Harvey, C; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Izac AM N. *Agroforestry and Biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island press, Washington. Pp 50-66
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. In Leck MA; Parker V.T; Simpson, R.L. (eds) *Ecology of soil seed banks*. New York. p. 25-51
- Meffe, G; Carroll C. R. 1997. *Principles of Conservation Biology*, (eds.), Sinauer Associates Publishers, Massachusetts, USA.
- Murali, K.S. 1991. Patterns of seed size, germination and seed viability of tropical tree species in Southern India. *Biotropica* 29 (3):271-279
- Nason, J.D. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. In Guariguata, M.R; Kattan, G.H. (eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. Costa Rica. p. 299- 327
- Nepstad, D.C; Uhl, C; Perreira, C.A; Cardoso da Silva, J.M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture in mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25-36.
- Ortega, J. 1995. Sistemas de pastoreo en guinea y estrella para producción de carne en el trópico subhúmedo. En: *Curso bases biológicas del pastoreo de alta densidad*. Castillo, E (Ed). Tlapacoyan, México. Universidad Autónoma de México. p. 90-101.
- Otero-Araiz, A; Castillo, S; Weave, J; Ibarra-Manríquez, G. 1999. Isolated Pasture Trees and the Vegetation under their Canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica* 31 (2), 243-254.
- Panetta, F.D; Hopkins, A.J. 1991. Weeds in corridors: invasion and management. In Saunders D.A; Hobbs, R.J. (eds.), *Nature Conservation 2, The role of corridors*. Chapter 31. Department of Conservation and land Management, Australia. p. 341-351
- Paz, H; Mazer, S.J; Martínez-Ramos, M. 1999. Seed mass, seedling emergence and environmental factors in seven rain forest Psychotria (Rubiaceae).
- Primack, R.B; Miao, S.L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6(4): 513-519 Silvertown, J. (1987) *Introduction to Plant Population*
- Primack, R. 2001. Problemas de las poblaciones pequeñas. In Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger P; Dirzo, R; Massardo, F.(eds). *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, Mexico. p. 363-383
- Sala, O; Oesterheld, M; Leon, R; Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grassland of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Schelhas, J; Greenberg, R. 1996. The value of forest patches. In Schelhas J & R Greenberg (eds.), *Forest Patches in tropical landscapes*. Island press, Washington, D.C. p. 1-20
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78

- Silva, J.M.C; Uhl, C; Murria, G. 1996. Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation biology* 10:491-503
- Silvertown, J. 1987. Introduction to population ecology
- Solbrig O.T. 1996. The diversity of the savanna ecosystem. En: *Biodiversity and savanna ecosystem Processes: a global perspective*. Solbrig, O.T; Medina, E. y Silva J.F (Eds). Springer. Berlin. p. 1-30.
- Somarriba, E. 1995. Guayaba en potreros: establecimiento de cercas vivas y recuperación de pasturas degradadas. *Agroforestería de las Américas* 2(6): 27-29
- Slocum, M.G; Horvitz, C.C. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62
- Steppler, H.A; Nair, D.K.R. 1987. *Agroforestry: a decade of development*. International Council for research in Agroforestry. Nairobi.
- Strauss, S; Agrawal, A. 2000. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and evolution* 15:
- Terborgh, J. 1990. Seed and fruit dispersal. Commentary. *In* Bawa, K.S; Hadley, M.(eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and The Biosphere series:V 7. New Jersey, USA. p. 180-190
- Toh, I; Gillespie, M; Lamb, D. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at degraded subtropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7(3): 288-297
- Uhl, C; Busbacher, R; Serrao, A,S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. *Journal of Ecology* 71:1952-1958
- Vásquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical húmeda. *Trop.Ecol.* 21 (1): 103-112
- _____; Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. *In* Medina, E; Mooney, H.A; Vázquez-Yanes, C. (eds), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. p. 37-49
- _____; Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of longevity and germination in the tropical rainforest. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 24:69-87
- Villanueva C; Ibrahim, M; Harvey C; Esquivel, H. 2003. Tipologías de fincas con ganadería bovina y cobertura arbórea en pasturas en el trópico seco de Costa Rica. *Agroforestería de las Américas* 10(39-40): 9-16.
- Wegner, J.F; Merriam, G. 1979. Movements by Birds and Small Mammals Between a Wood and Adjoining Farmland Habitats *The Journal of Applied Ecology*, 16(2): 349-357
- Willson, M.F. 1983. *Plant reproductive ecology*. A Wiley Interscience Publication. New York.
- Wilson, M.F; Crome, F.H.J. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* 5:301-308
- Whitmore T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: Laurance W & R Bierregaard (eds.), *Tropical forest remnants: Ecology, Management, and conservation of fragmented communities*. Chicago, University of Chicago press. p.3-12
- Wunderle, J.M. Jr. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:223-235
- Young, A. 1989. *Agroforestry for soil conservation*. International Council for research in Agroforestry. Nairobi.

3 ARTÍCULO I

Alcázar-Caicedo, C. 2006. Regeneración natural establecida de especies leñosas en áreas de pasturas y su relación con aspectos biofísicos, estructurales y de manejo en un paisaje ganadero mesoamericano. Tesis M.Sc. CATIE.

Resumen

La regeneración natural es un proceso dinámico que puede predecir el futuro de la sucesión secundaria, sin embargo y a pesar de la relevancia de este evento en la colonización de áreas abiertas se conoce muy poco sobre los factores biológicos, de paisaje y de manejo que pueden estar mediando este evento. De tal manera, esta investigación se planteó dos preguntas 1. Cual es el papel que desempeñan algunas variables estructurales del paisaje asociadas a la cobertura de la vegetación y al potencial del bosque en las áreas de pasturas activas en el desarrollo de procesos de regeneración natural de especies de plantas leñosas? y 2. Está la regeneración natural de especies leñosas en el agropaisaje limitada por factores geográficos, ambientales o de dispersión? Para responder a esto se realizó un muestreo en zonas de ganadería activa durante la época seca de Enero a Mayo en la zona de Esparza, Costa Rica, bajo un diseño basado en la diferenciación y selección de áreas en el paisaje con Alta y baja densidad de árboles dispersos en pasturas (No. árboles /ha), como variable de la estructura del paisaje; en zonas de alta y baja elevación (msnm) como variable biofísica y cargas animales altas o bajas (No. animales/ha) como indicadores directos de la intensidad de pastoreo. Se realizaron 16 parcelas circulares en el paisaje con 400 m de radio (50 ha) y se establecieron en su interior 3 transectos de 250 m bosque-pastura, con 5 subparcelas de 4m² cada 50 m para el registro de individuos plántulas (> 10 y <30 cm) y juveniles (altura del individuo: >30cm<150 cm). Esta investigación estuvo basada en un modelo estadístico de parcelas divididas anidadas, donde los factores principales fueron la densidad de árboles y la carga animal, las subparcelas fueron las distancias bosque-pastura, y la riqueza y abundancia de plántulas y juveniles fueron las variables respuesta. Se realizó ANDEVA para conocer las diferecias entre las variables estructurales y de manejo; análisis de conglomerados y NMS para las relaciones florísticas de la regeneración natural y distribución espacial, y la prueba de Mantel para conocer la existencia de patrones de dispersión ligados a las limitaciones geográficas o ambientales. Se comprueba que la regeneración natural está influenciada por factores estructurales, biofísicos y de manejo. Las zonas de Baja densidad de árboles-Altas elevaciones presentaron una mayor

abundancia y riqueza de plántulas y juveniles y la carga animal expresó significancia al tener interacción con la variable estructural de distancias Bosque-pastura. Se define un patrón *Efecto bosque-pastura* con descenso superior al 50% de individuos y especies del borde del bosque a los primeros 50 m, y *Efecto interior de pastura* debido al incremento en diversidad y abundancia en los 200 m en el centro de la pastura. Finalmente, los patrones de regeneración y variabilidad de la flora establecida están ligados a factores de dispersión de semillas limitados por las distancias geográficas, y también por las condiciones ambientales de sitio, en este caso con la elevación y la pendiente. Existe un gradiente de distribución de las plántulas y juveniles relacionado con la distancia geográfica donde los sitios mas cercanos presentan una alta similitud florística, y esta decrece a medida que la distancia entre sitios se incrementa, para el caso existe similitud entre las poblaciones a bajas elevaciones, y así con relación a las parcelas presentes en las altas elevaciones. Este estudio es uno de los primeros acercamientos al conocimiento de la variabilidad florística y patrones de distribución de plantulas de especies leñosas en áreas abiertas en el trópico.

3.1 Introducción

Los agropaisajes están dominados por una matriz de pasturas que aún retienen alguna cobertura arbórea dispersa en forma de pequeños parches remanentes de bosques, bosques ribereños y árboles dispersos (Gascon *et al.* 2004, Sánchez 2005). En los procesos de recuperación de los agropaisajes, se inician eventos de sucesión secundaria, en la cual, las primeras fases de la regeneración natural son eventos cruciales, ya que definen en gran medida el futuro del paisaje, su estructura, composición y funcionamiento. La regeneración natural es un proceso que puede ser predecido y no es necesariamente aleatorio, de tal manera que el estudio de las características de las semillas, su germinación, dispersión y acumulación en el suelo, así como el establecimiento de plántulas y juveniles de las especies son de relevancia para predecir hasta cierto punto el rumbo que pueda tomar determinada sucesión secundaria (Gómez-Pompa y Ludlow-Wiechers 1979), y tener herramientas de conservación para futuras restauraciones en agropaisajes (Holl *et al.* 2000).

La regeneración natural y el potencial de colonización dependen posiblemente más de la dispersión de semillas para la propagación de propágulos que de factores estructurales del paisaje (Sothwood y Kennedy 1983). Sin embargo, es poco lo que se conoce acerca de cuales

características del paisaje son realmente relevantes en el establecimiento de plántulas, entre ellas las posibles relaciones existentes entre la estructura y presencia de árboles dispersos en pasturas, las distancias a las áreas de bosque y en conjunto los arreglos estructurales de las diferentes coberturas en el paisaje y su interacción con las zonas de pastura en áreas abiertas. También, poco se ha estudiado sobre la existencia de relaciones florísticas con aspectos biofísico-estructurales en agropaisajes que estén incidiendo en los patrones de distribución y dispersión a nivel de plántulas de especies leñosas del bosque en áreas abiertas, ya que los estudios en este tema han sido relacionados ampliamente a cambios de composición florística pero de comunidades de árboles adultos al interior de bosque (Condit 2002, Chust 2006).

En este sentido, esta investigación estuvo enfocada las siguientes preguntas: 1. Cual es el papel que desempeñan algunas variables estructurales del paisaje asociadas a la cobertura de la vegetación y al potencial del bosque en las áreas de pasturas activas en el desarrollo de procesos de regeneración natural de especies de plantas leñosas? 2. Está la regeneración natural de especies leñosas en el agropaisaje limitada por factores geográficos, ambientales o de dispersión?

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Área de estudio

Esta investigación se realizó en el área piloto del proyecto CATIE-GEF-Banco Mundial “Enfoques Silvopastoriles para el Manejo Integrado de Ecosistemas” (GEF-silvopastoril) (CATIE et al. 2004), en el Cantón de Esparza, provincia de Puntarenas, Costa Rica, entre los 10° 09’ de latitud norte y 84° 42’ de longitud oeste (Figura 1). El área de estudio se extiende en dos zonas de vida, la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (Bh-T) y el Bosque Muy Humedo Premontano (Bmh-P) (Holdrige 1987, Atlas de Costa Rica 2006), presentando una época lluviosa de junio a diciembre y una época seca de enero a mayo y una temperatura promedio de 27 °C. La precipitación varía entre 1400 y 3000mm con más del 80% del área en las cotas pluviométricas entre 2000 y 3000 mm (CATIE et al. 2004, Atlas de Costa Rica 2004). El área de estudio es un agropaisaje, dominado por una matriz de pastos, siendo este tipo de uso el más común, con un 65% con respecto al resto de usos. Los bosques secundarios representan el 27% del área, y en menor proporción cultivos de ciclos cortos y perennes como plátano (CATIE et al. 2004).

El estudio fue realizado durante la época seca y estuvo desarrollado en cuatro cuadrantes de paisaje que han sido delimitados por el proyecto GEF-Silvopastoril y designados como áreas prioritarias de investigación y conservación por los intensos procesos de fragmentación en esta zona piloto (CATIE et al. 2004). Los cuadrantes presentan un área aproximada de 1.000 ha y abarcan en total 40 fincas cuya actividad principal es la ganadería (Figura 1). Cada cuadrante presenta información sobre el paisaje (Cuadro 1), manejo de las pasturas, composición y estructura florística de los fragmentos de bosque, y áreas de pastura con árboles dispersos (Cuadro 2), utilizando la metodología de bandas de 20 m x 50 m para el muestro de individuos arbóreos con un DAP > 5 cm. Los fragmentos de vegetación presentan entre dos y quince hectáreas, con un promedio de 551.7 individuos/ha y 131 especies; y las áreas de pasturas presentan un promedio de 142.7 individuos/ha y cerca de 25 especies con un DAP > 5 cm (Chacón y Mesén 2005, Valverde 2005).

Para el área de estudio fue definida la densidad de árboles mediante levantamiento de los árboles dispersos en potreros a partir de imágenes Quick bird (1 m de resolución) (Valverde 2005), determinando zonas de Baja densidad de árboles (B) para los cuadrantes C1 y C2 con < 8 árboles/ha, y Alta Densidad de árboles (A) para los cuadrantes C3 y C4 con > 8 árboles/ha.

Los cuadrantes de Baja densidad de árboles (B) (C1 y C2 en el mapa), están ubicados en un rango altitudinal por encima de los 250 msnm, en la zona de vida Bosque Muy Humedo Premontano (Bmh-P), sobre suelos del orden Inceptisoles, bajo una formación geológica de origen volcánico de la época Terciaria, conformado por coladas, tobas y brechas, sin embargo su particular diferencia con las partes bajas es la abundante presencia de rocas intrusivas que se imponen en este paisaje (Atlas de Costa Rica 2004). La pluviosidad en esta parte alta tiende a ser mayor por ser la parte alta de la cuenca del río Barranca, y alcanza en épocas de invierno una precipitación promedio de 3.200 mm (Ríos 2006).

Los cuadrantes de Alta densidad de árboles (A) (C3 y C4 en el mapa), están en la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (Bh-T) a elevaciones inferiores a 250 msnm, sobre suelos del orden Alfisoles, y una conformación geológica de rocas sedimentarias volcano-clásticas, de época Eoceno-Cuaternario. Las pendientes de esta zona no son superiores al 30% y el territorio es en gran mayoría planicie. La precipitación promedio anual es inferior a los 2000 mm anuales.

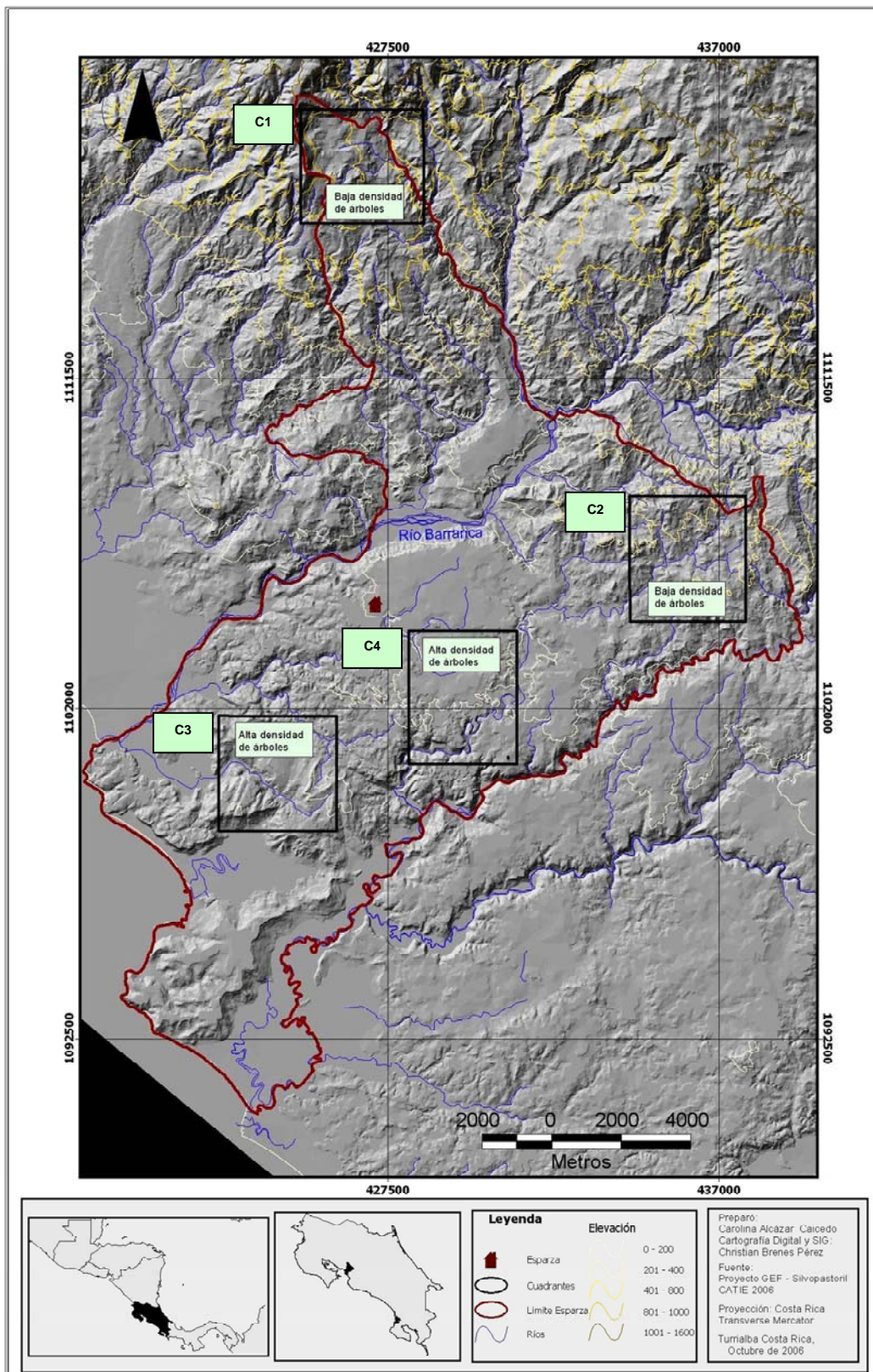


Figura 1. Localización del área de estudio y cuadrantes de muestreo (C1, C2, C3, C4).

Cuadro 1. Características Generales del paisaje de los cuadrantes seleccionados

CUADRANTES	C1	C2	C3	C4
CARACTERÍSTICAS DEL PAISAJE	Baja Densidad de árboles		Alta Densidad de árboles	
Área (ha)	1150	1209	1089	1180
Número de fincas	12	11	8	9
Porcentaje de matriz de pasto (%)	61	44	63	50
Número de fragmentos de bosque	194	645	87	271
Área promedio del fragmento (ha)	5.93	1.87	12.52	4.35
Distancia media entre fragmentos (m)	81	41	94	44

Los cuadrantes de Alta densidad de árboles (A) (C3 y C4 en el mapa), están en la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (Bh-T) a elevaciones inferiores a 250 msnm, sobre suelos del orden Alfisoles, y una conformación geológica de rocas sedimentarias volcano-clásticas, de época Eoceno-Cuaternario. Las pendientes de esta zona no son superiores al 30% y el territorio es en gran mayoría planice. La precipitación promedio anual es inferior a los 2000 mm anuales.

Cuadro 2. Especies arbóreas con el mayor IVI en fragmentos de bosque y áreas de potrero

HÁBITAT	ESPECIE	IVI*
Fragmentos de vegetación	<i>Ficus jimenezi</i>	10.8
	<i>Luehea seemanii</i>	7.6
	<i>Anacardium excelsum</i>	7
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	7
	<i>Cupania guatemalensis</i>	4.7
	<i>Ardisia revoluta</i>	4.1
Árboles dispersos en pasturas	<i>Tabebuia rosea</i>	19.2
	<i>Cassia grandis</i>	15.7
	<i>Acrocomia aculeata</i>	12.9
	<i>Cordia alliodora</i>	10.9
	<i>Cedrela odorata</i>	9.8
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	5.7
	<i>Andira inermis</i>	3.1

Fuente: Chacón y Mesén 2005.

Con respecto a características de la intensidad de pastoreo, se tiene que cerca del 70% de las fincas en los cuadrantes establecidos tiene una carga animal entre 0.83 animales/ha y 3.10 animales/ha, con una media de 2 animales/ha. De tal manera que para el estudio se planteó una diferenciación de zonas según las cargas animales, siendo bajas las zonas con cargas animales inferiores a 2 animales/ha y altas, donde la carga animal fuera superior a 2 animales/ha.

3.2.2 Diseño de muestreo

El diseño de muestreo estuvo basado en la diferenciación y selección de áreas en el paisaje con Alta y baja densidad de árboles dispersos en pasturas (No. árboles /ha), como

variable de la estructura del paisaje; en zonas de alta y baja elevación (msnm) como variable biofísica y cargas animales altas o bajas (No. animales/ha) como indicadores directos de la intensidad de pastoreo en las áreas de pasturas por finca (Heitschmidt 1993, Esquivel 2005, Ospina 2005), en los cuatro cuadrantes determinados.

En la zona de estudio se presentó confundimiento del factor biofísico (elevación msnm), con el factor estructural del paisaje, ya que las zonas de Alta densidad de árboles (A) se ubican en las zonas de bajas elevaciones y viceversa. Para la investigación se establecieron 4 tratamientos, diferenciando 4 tipos de paisajes: i. *Alta densidad-baja elevación-baja carga animal (Ab)*, ii. *Alta densidad-baja elevación-alta carga animal (Aa)*, iii. *Baja densidad-alta elevación- baja carga animal (Bb)*; iv. *Baja densidad-alta elevación-alta carga animal (Ba)*. Estableciendo 4 repeticiones por tratamiento y seleccionando una finca por parcela circular (PC) (Figura 2).

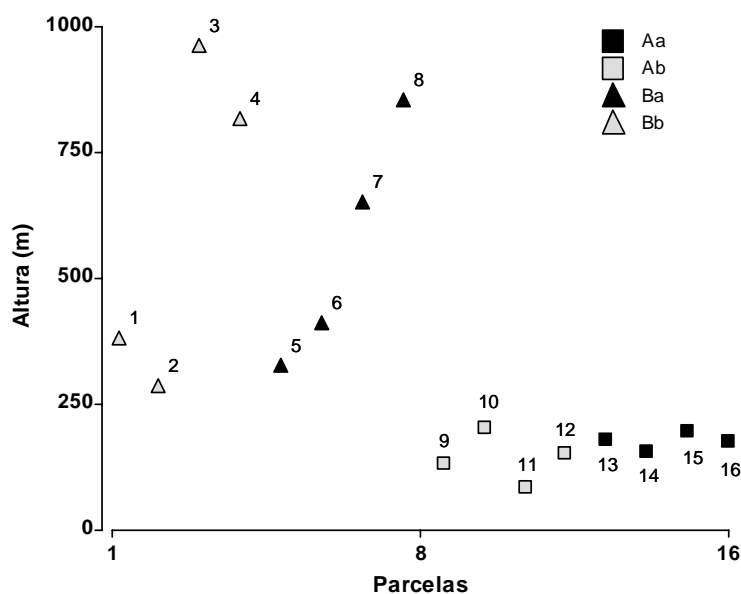


Figura 2. Distribución altitudinal de las parcelas principales en los tratamientos en estudio en la región de Esparza, Costa Rica. Los cuadros pertenecen a las parcelas de Alta densidad de árboles y los triángulos a las parcelas de Baja densidad de árboles.

La unidad de muestreo consistió en una parcela circular (PC) de 400 m de radio (50 ha), estableciéndose cuatro por tratamiento para un total de 16 PC (800 ha). Por cada PC fueron seleccionadas tres áreas de bosque secundario siguiendo el concepto determinado por Finegan (1992), el cual hace referencia a la vegetación leñosa de carácter sucesional que se

desarrolla sobre tierras cuya vegetación original fue destruida y que presenta una estructura vertical uniforme con áreas superiores a 0.5 ha. De estas áreas, se levantaron transectos de 250 m del borde de bosque al interior de la pastura, cada uno con 5 subparcelas de 4m², ubicadas cada 50 m. Se establecieron 15 subparcelas por PC (60 m²), para un total de 240 parcelas (960 m²) para el registro de individuos regenerados establecidos (Figura 3). La selección de las unidades de muestreo, las áreas de bosque y el rumbo de los transectos hacia áreas de pastura dentro de las PC fue realizada mediante trabajo de SIG sobre fotografías Quick bird 2004 (Anexo 1).

La regeneración natural establecida fue evaluada en individuos plántulas (> 10 y <30 cm) y juveniles (altura del individuo: >30cm<150 cm) de árboles y arbustos. Cada individuo fue identificado a nivel de especie o morfoespecie y se registró su altura total, tomada verticalmente desde el suelo a la yema terminal. La identificación y determinación botánica fue realizada en el Herbario INBIO, Costa Rica, en colaboración del Botánico Curador Nelson Zamora.

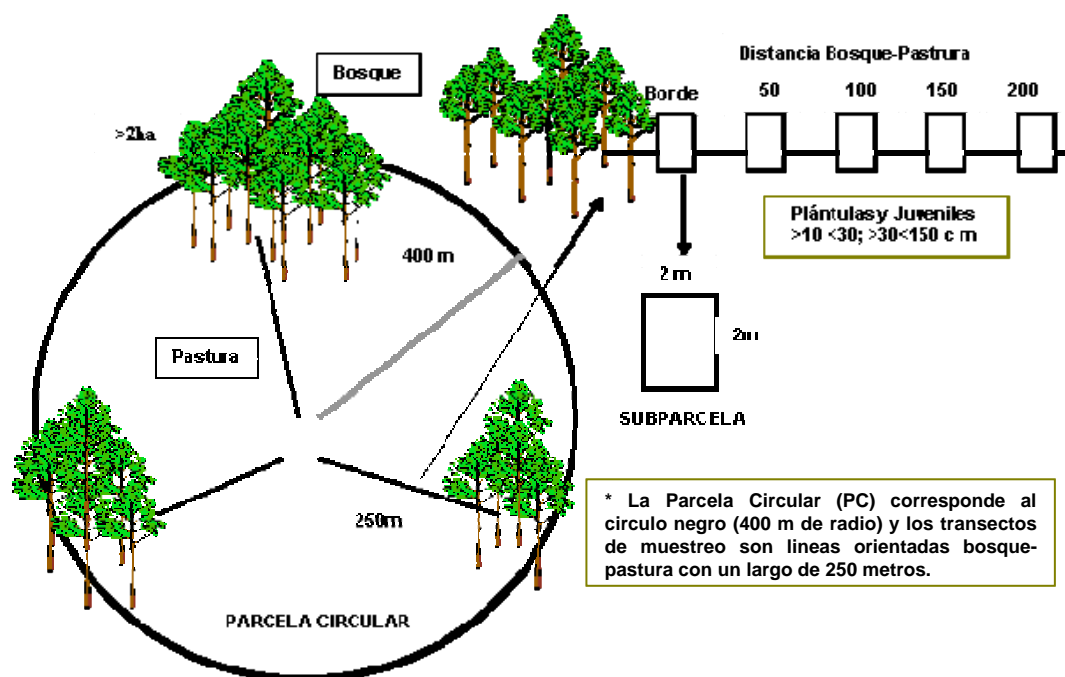


Figura 3. Diseño de muestreo en campo para el registro de plántulas y juveniles Bosque-Pastura.

Las PC y subparcelas fueron georeferenciadas en campo mediante un GPS GARMIN 12 xls y posteriormente ubicadas en imágenes de satélite QuickBird (2004) mediante el programa Arc-View 3.3. Con el SIG diseñado a partir de las zonas de muestreo se realizaron

levantamientos de los usos del suelo bosque, pastura, plantaciones forestales y cultivos presentes en las PC. Se obtuvo una base de datos sobre el área de los diferentes usos del suelo y distancias entre los bosques seleccionados. La información sobre la elevación y la pendiente fue extraída del modelo de elevación digital elaborado con curvas cada 10 m a escala 1:25 000 y una resolución de 5 *5 m.

3.2.3 Análisis de datos

Los análisis de la información se basan en la agrupación de los registros por subparcelas de distancia por PC, tomando cada una como un único valor. Se utilizó el programa EstimateS 7.5 (Cowell 2006), para calcular datos de abundancia (número de individuos de todas las especies), abundancia específica (número de individuos por especie), frecuencia (número de sitios donde fue encontrada la especie), frecuencia específica y riqueza de especies (número de especies). Se realizaron curvas de rarefacción especies - área de muestreo (EstimateS 7.5), con un remuestreo de Monte Carlo que realiza una aleatorización acumulada de las muestras bajo muchas iteraciones (Gotelli y Colwell 2001). Se calcularon para esta curva los estimadores no paramétricos Chao1, Chao2 y estimadores de riqueza basado en la cobertura y abundancia ICE y ACE, para obtener el esfuerzo de muestreo por cada estadio de crecimiento. También fueron calculados los índices de diversidad Alfa, Shannon y Simpson (Magurran, 1988).

El análisis estadístico se basó en un modelo de parcelas divididas anidadas que consideró como variables respuesta la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles, donde la parcela principal estuvo representada por cada uno de los tratamientos que sugieren la combinación de las variables densidad de árboles-carga animal; y las subparcelas están representadas por cada una de las cinco distancias bosque-pastura.

$$Y_{ijkl} = \mu + D_i + C_j + D_i C_j + R(DC)_{k(ij)} + P_l + P_l D_i + P_l C_j + P_l D_i C_j + E_{ijkl}$$

Donde:

D_i es el efecto de la i -ésima densidad de árboles

C_j es el efecto de la j -ésima carga animal

$R(DC)_{k(ij)}$ es el término de error para la parcela principal (Error A)

P_l es el efecto de la l -ésima distancia fragmentos de bosque-pastura

E_{ijkl} es el término de error aleatorio $N(0, \sigma^2)$

El modelo descrito incorporó las covariables estructurales (Análisis de Covarianza): Área de los fragmentos de bosque seleccionados por PC, Número de fragmentos de bosque, porcentaje de cobertura de bosque y de pastura, elevación y pendiente por PC y por subparcela.

Para reconocer diferencias significativas entre los tratamientos con respecto a las variables respuesta y la relación de esta información con las variables estructurales incluyendo las distancias bosque-pastura se realizaron ANDEVA y ANCOVA con la prueba de LSD fisher y un valor de $\alpha \leq 0.05$ para la comparación de medias, todo bajo el programa Infostat (2004). Las diferencias entre índices de diversidad también se realizaron mediante ANDEVA. Todos los gráficos fueron realizados bajo el programa Sigmaplot versión 9.0 (2002).

La similitud florística entre las especies regeneradas y especies de las zonas de bosque fue realizada mediante similitud en porcentaje de presencia-ausencia. Mediante el programa PC-Ord versión 4.5 (McCune y Grace 2002) se realizó un Análisis de conglomerados (Método de Ward y Distancia de Bray-curtis) especies-PC entre plántulas y juveniles. El agrupamiento determinado fue respaldado mediante una prueba de ordenamiento indirecta con el método NMS -Nonmetric Multidimensional Scaling- para observar la distribución de las especies al interior de las parcelas de muestreo. Con el mismo programa se realizó el análisis de especies indicadoras, el cual afirma la tendencia de las agrupaciones mediante la caracterización específica de los grupos.

Mediante una prueba de Chi-cuadrado (Infostat 2004) se observó la existencia de asociación entre rangos de abundancia de las especies de plántulas y juveniles. Los rangos de abundancia fueron definidos en cuanto al número de individuos por tratamiento (es decir individuos de la especie cada 240m²) y el rango impuesto se realizó teniendo en cuenta estas abundancias a nivel de sitio, determinando así: i. Especies raras (1 individuo); ii. Especies escasas (2-4 individuos); iii. Especies comunes (5-15 individuos) y iv. Especies abundantes (> de 15 individuos).

3.2.3.1 Análisis del cambio de la composición florística con la distancia

La distribución regional de especies ha sido centro de debate años atrás por la ecología vegetal y la biogeografía, debido al desconocimiento sobre los factores principales que la afectan. Sin embargo en recientes investigaciones sobre la diversidad de árboles en el

Neotrópico (Ricklefs y Schluter 1993, Duivenvoorden y Lips 1998, Pitman *et al.* 2001, Condit *et al.* 2002, Ruokolainen y Tuomisto 2002, Condit *et al.* 2006, Jones *et al.* 2006) estos factores se han dividido en dos principalmente, las limitaciones de dispersión (Distancias geográficas) y las condiciones ambientales (topografía, suelos, geología, elevación, clima, entre otros). Teóricamente, autores como Hubbell (2001) (*Hubbell Neutral Theory*) afirman que en una comunidad arbórea hipotética bajo un modelo neutral, donde todos los individuos presentan las mismas posibilidades de reproducción y muerte, y con dispersión de semillas limitada, la similitud florística entre parcelas decrece logaritmicamente al incrementar la distancia geográfica entre ellas. Condit *et al.* (2002), Condit *et al.* (2006) y Chust (2006) han probado esta teoría en bosques Neotropicales, adicionando que las variables ambientales también son un factor limitante y explicativo de la diversidad beta con la alta colinearidad con la distancia geográfica.

De esta manera, las plantas y otros organismos vivos tienden a tener una agregación ya sea en parches, en gradientes o en cualquier otra clase de estructura espacial, y son precisamente estas conformaciones dentro de un paisaje las que son relevantes para la estructura y dinámica del ecosistema. Legendre y Fortín (1989) afirman que procesos y características ambientales y geográficas desarrollan tendencias espacio-temporales que pueden ser medidas, especialmente cuando se sospecha que existe un posible arreglo espacial. En este sentido de probar si existe la presencia de una autocorrelación espacial o para determinar si existe una clase de patrón en términos de datos ecológicos, Legendre y Fortín (1989) y Legendre y Legendre (1998) proponen la prueba de Mantel como análisis inicial de observación. Para el caso de estudio es necesario conocer si existe un patrón de distribución de las plántulas y juveniles relacionado con la distancia geográfica y las características ambientales regionales.

Por estas razones, fue realizada la correlación de Mantel usando el programa Infostat (2004), utilizando matrices con distancia Euclidiana. La prueba de Mantel (Legendre y Legendre 1998) es usada para determinar la correlación entre la similitud de especies, y las matrices ambientales y de distancia geográfica. Esta prueba trabaja con el estadístico r_M el cual mide la correlación entre dos matrices de distancia y resulta del producto cruzado de los elementos de la matriz después de una normalización. Este estadístico tiene valores que limitan entre -1 y 1, y se comporta como un coeficiente de correlación. La prueba simple de

Mantel predice la similaridad de las especies parcela a parcela. Como hipótesis nula para esta prueba simple se tiene que no existe correlación entre las matrices consideradas, es decir entre las matrices de distancia florística, de distancia geográfica y distancia ambiental.

El nivel de autocorrelación espacial puede observarse en correlogramas entre la composición florística, las variables ambientales (elevación y pendiente) y la distancia geográfica (Legendre y Fortín 1989) y su significancia está asociada con cada coeficiente de autocorrelación (Legendre y Legendre 1998). Los correlogramas pueden realizarse con datos puntuales o con distancias; en el primer caso, se utilizan dos coeficientes comunes de autocorrelación, el índice de Moran (**I**) y el coeficiente de Geary (**c**). Moran (**I**) tiene un rango entre -1 y 1, donde los valores positivos de I indican una autocorrelación espacial positiva, y viceversa. Geary (**c**) presenta rango de 0 al infinito, considerando a valores entre 0 y 1 como aquellos que indican una autocorrelación espacial positiva ; y valores por encima de 1, son valores de autocorrelación negativa. Por lo general en los correlogramas es importante la presencia de los dos coeficientes, aunque las interpretaciones son similares (Rosenburg 2001). Los correlogramas fueron realizados tanto entre matrices florísticas, de distancia geográfica y ambiental y fueron corridos en el programa PASSAGE statistic package v. 2 (Rosenburg 2001) utilizando 10 clases de distancia de intervalos iguales

Sin embargo, mediante la prueba parcial de Mantel (Legendre y Legendre 1998) es posible considerar la hipótesis donde la distancia geográfica por sí misma es una variable que esta relacionada con las limitaciones de dispersión de semillas (en este caso de estudio las plántulas y juveniles dispersos en las zonas de pastura) o *Seed dispersal limitation hypothesis* (Condit *et al.* 2002, Chust *et al.* 2006, Sesni 2006), ya que esta prueba permite determinar si existe una relación entre dos matrices de distancia controladas por el efecto de un tercer factor ya sea ambiental o espacial (Chust *et al.* 2006, Sesni 2006). De esta forma se aprecia el efecto independiente de la distancia geográfica y de las características ambientales. Para esta prueba se tuvo en cuenta la matriz de distancia tal como se trabajo con la prueba simple, y también se corrió el análisis con las distancias logarítmicas ya autores como Legendre y Legendre (1998) lo recomiendan para ciertas observaciones de acuerdo al comportamiento de los datos.

3.3 Resultados

3.3.1 Composición florística de la Regeneración natural

En 960 m² (0.096 ha) de área de pastura muestreada se registraron un total de 1897 individuos establecidos, distribuidos en 51 familias, 142 géneros y 213 especies y morfoespecies. 44% de individuos son plántulas y el porcentaje restante son individuos juveniles (1057). Para las plántulas se registró un total de 46 familias, 115 géneros y 155 especies. Los individuos juveniles se distribuyeron en 48 familias, 116 géneros y 171 especies (Anexo 2).

Del total de especies registradas entre ambos estadios de crecimiento, el 20% fue encontrado solamente a nivel de plántula y el 27% solamente fueron encontradas como juveniles. El porcentaje restante corresponde a aquellas registradas en ambos estadios (Figura 4) (Anexo 3).

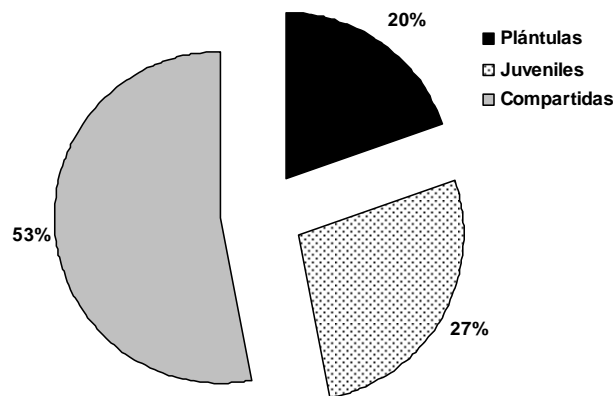


Figura 4. Porcentaje de especies únicas y compartidas por estado de crecimiento de los individuos regenerados establecidos bosque – pastura.

La familia Fabaceae con las subfamilias Papilionidae y Mimosoideae fueron las más ricas en especies con el 11% (19 especies) y el 9% (16 especies) para juveniles y con 9% (14) y 6% (10) respectivamente para plántulas. Estas subfamilias presentaron la mayor diversidad genérica con 8 géneros cada una, en ambos estadios. Para individuos juveniles les siguieron en importancia las familias Sapindaceae (11 especies-6 géneros), Rubiaceae, Lauraceae y Myrtaceae (8 especies- 6, 5, 3 géneros respectivamente). Con el 4% de las especies estuvieron las familias Bignoniaceae, Malpighiaceae, Fabaceae/Caes y Flacourtiaceae. Fabaceae/Caesalpinaceae, no se registró como familia diversa en el estadio plántula y formó

parte del porcentaje de aquellas familias entre 4 y 2 especies. En plántulas, hubo una mayor diversidad de la familia Myrtaceae y fueron diversas más no abundantes, las familias Acanthaceae y Asteraceae. Meliaceae fue una familia diversa y abundante en el estadio juvenil (Figura 5).

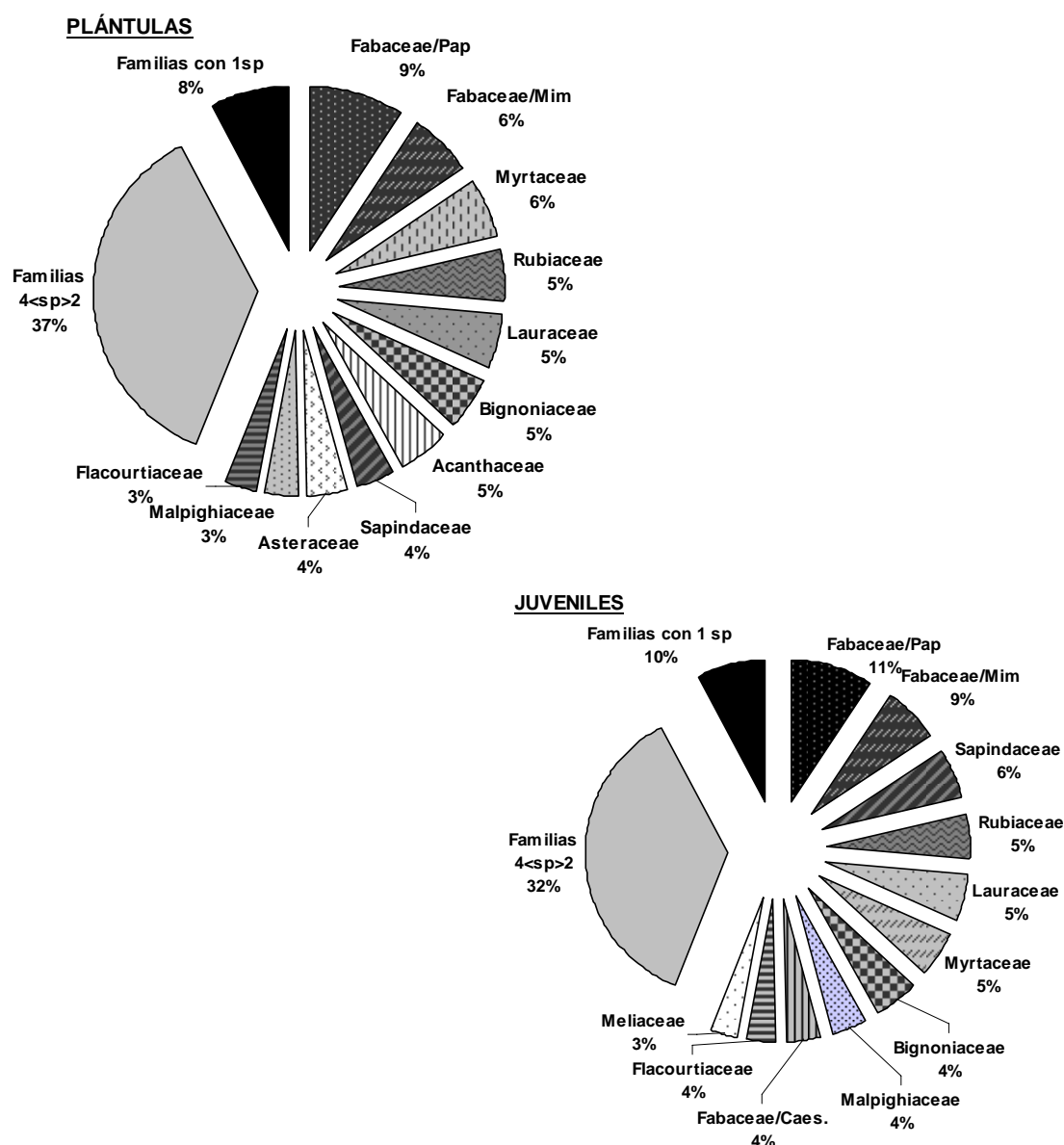


Figura 5. Porcentaje de familias de plántulas y juveniles establecidas Boque-potrero según el número de especies

En ambos estadios, un alto porcentaje de familias presentó entre 4 y 2 especies, y un porcentaje entre 8% (plántulas) y 10% (juveniles) tuvo un único género y especie, y de manera general un solo individuo. Las familias más ricas a nivel genérico y específico tanto en

plántulas como juveniles fueron también aquellas familias que presentaron el mayor número de individuos, a excepción en plántulas en Acanthaceae y Flacourtiaceae (Cuadro 3).

En plántulas, los géneros *Lonchocarpus* (5 especies), *Eugenia* (5 especies) y *Trichilia* (4 especies) fueron los más diversos. *Psychotria*, *Paullinia*, *Nectandra*, *Machaerium* y *Casearia* con 3 especies les siguen en importancia. Para juveniles, el género *Lonchocarpus* es también el género con el mayor número de especies (8) seguido de *Inga*, *Eugenia* y *Casearia*, cada con 5 especies. *Machaerium*, *Cupania*, *Cordia* y *Acacia* presentan 4 especies, mientras que *Trichilia*, *Psychotria* y *Nectandra* se destacan con 3 especies también en este estadio.

Cuadro 3. Especies de plántulas y juveniles con la mayor abundancia en áreas de pastura.

Plántulas			Juveniles		
Especie	N	%N	Especie	N	% N
<i>Ardisia revoluta</i>	43	5.16	<i>Byrsonima crassifolia</i>	55	5.21
<i>Byrsonima crassifolia</i>	32	3.84	<i>Tecoma stans</i>	45	4.26
<i>Randia karstenii</i>	29	3.48	<i>Myrospermum frutescens</i>	38	3.61
<i>Guazuma ulmifolia</i>	26	3.12	<i>Trichilia havanensis</i>	28	2.65
<i>Trixis inula</i>	25	3.00	<i>Cupania guatemalensis</i>	27	2.55
<i>Tecoma stans</i>	24	2.88	<i>Randia karstenii</i>	24	2.27
<i>Myrospermum frutescens</i>	23	2.76	<i>Piper spl</i>	24	2.27
<i>Malpighia bannisterioides</i>	23	2.76	<i>Tabebuia rosea</i>	19	1.80
<i>Eugenia hiraefolia</i>	21	2.52	<i>Guazuma ulmifolia</i>	19	1.80
<i>Ocotea veraguensis</i>	18	2.16	<i>Cordia alliodora</i>	19	1.80
<i>Cupania guatemalensis</i>	18	2.16	<i>Acrocomia aculeata</i>	19	1.80
<i>Myrcia splendens</i>	16	1.92	<i>Tetracera volubilis</i>	18	1.70
<i>Tetracera volubilis</i>	15	1.80	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	18	1.70
<i>Piper spl</i>	15	1.80	<i>Miconia argentea</i>	17	1.61
<i>Paullinia cururu</i>	15	1.80	<i>Paullinia cururu</i>	16	1.51
Otras	490	58.82	Otras	671	63.48

Es interesante destacar que especies abundantes en determinado estadio no necesariamente presentan abundancia en otro o viceversa, o simplemente no llegan a establecerse, como por ejemplo *A. revoluta* que no fue registrada como juvenil, y otras como *A. aculeata* (0.48%), *C. alliodora* (1.08%), *E. cyclocarpum* (0.72%), *Miconia argentea* (0.84%) y *Trichillia havanensis* (0.36) cuya presencia como plántulas es mínima comparado con su abundancia en el estadio juvenil. Por el contrario, *E. hiraefolia* (1.04%), *M. banisteriopsis* (0.19%), *M. splendens* (1.14%), *O. veraguensis* (0.28%) y *T. inula* (0.47%), son especies que no fueron abundantes en el estrato juvenil mas sí como plántulas. *Andira inermis* solo presentó 10 individuos en el estadio juvenil.

3.3.2 Definición y distribución de grupos florísticos y paisajes

La composición florística varía de alguna manera con el estadio de crecimiento, sin embargo, variables como la densidad de árboles y la elevación sobre el nivel del mar hacen que las especies conformen grupos y exista una diferenciación notable.

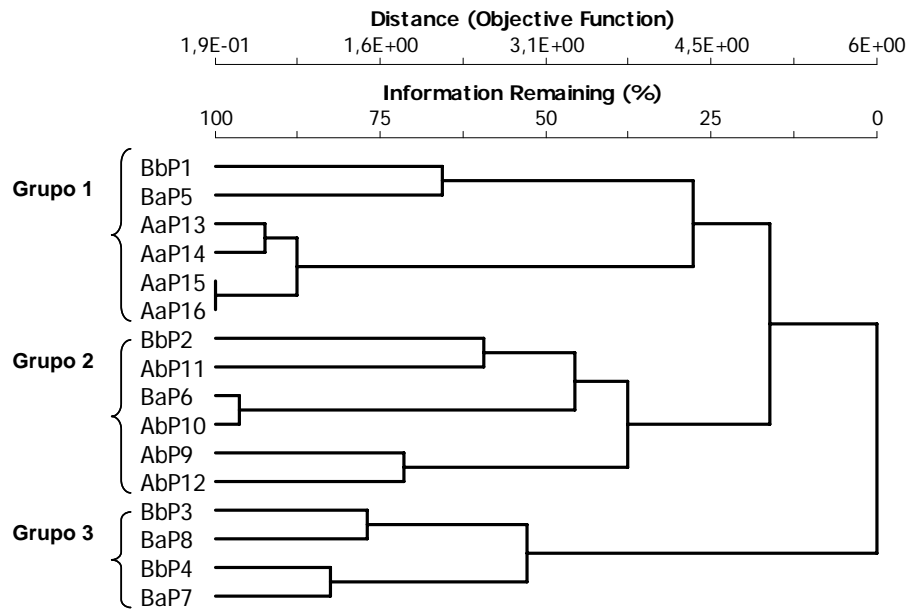


Figura 6. Dendrograma (Análisis de conglomerados) obtenido mediante el Método de Ward y Distancia de Bray-curtis para las parcelas y especies de plántulas en el área de estudio. Aa, Ab, Ba, Bb: Tratamientos; P: Parcelas circulares.

A nivel de plántulas se pueden diferenciar 3 grupos florísticos definidos en el análisis de conglomerados, cuya tendencia fue respaldada por el análisis NMS y de especies indicadoras (Figura 6, Figura 7 y Cuadro 4). El análisis de ordenación NMS reportó un estrés final de 12.59 para una solución de 3 dimensiones, una inestabilidad final de 0.00001 y un número de iteraciones igual a 66, a partir de las cuales el estrés se estabilizó, indicando una solución óptima debido a que la inestabilidad de 10^{-4} es la recomendada por McCune y Grace (2002). De acuerdo al coeficiente de determinación r^2 para las correlaciones entre las distancias de ordenación y las distancias en el espacio original n -dimensional, realizado bajo la distancia de Sorensen (Bray-Curtis), se explica la variabilidad de los datos en dos de los tres ejes determinados con un 51.23% de la varianza, considerándose satisfactorio el análisis por ser un valor de varianza mayor al 50% en estos ejes (McCune y Grace 2002). Los ejes 1 y 2, explicaron respectivamente el 52.2% y 1.03% de la variación de la información florística en las parcelas de muestreo.

El Grupo 1 fue conformado por las parcelas Bb PC1 y Ba PC5 (ambas ubicadas en un rango de 250 m a 500 m de elevación) y las parcelas A de alta densidad y alta carga animal (ubicadas en un rango altitudinal inferior a 250 m) y estuvo caracterizado por las especies *Paullinia sp1* y *Anacardium excelsum*, especie esta última asociada a las áreas de bosque del área de estudio, mientras que *P. sp1* es un arbusto escandente reconocido en la zona como colonizadora en áreas abiertas (Observación personal). Algunas especies relevantes asociadas a este grupo fueron las plántulas de los árboles *Acacia centralis*, *Andira inermis*, *Cinnamomum sp1*, *Stemmadenia obovata* y de los arbustos *Daphnopsis americana*, *Curatella americana* y *Randia karstenii*, especies muy comunes en este sector (a excepción de *A. inermis*), cuyos mecanismos de dispersión son aves y/o murciélagos (Anexo 4).

Cuadro 4. Especies indicadoras para los grupos de plántulas en las parcelas principales (p ≤0.05)

Plántulas			
Especie	Grupo	Valor Indicador (VI)	P
<i>Anacardium excelsum</i>	1	81.8	0.011
<i>Paullinia sp1</i>	1	100	0.009
<i>Byrsonima crassifolia</i>	2	57.6	0.046
<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	3	75	0.045
<i>Piper sp1</i>	3	75	0.045
<i>Tecoma stans</i>	3	75	0.045
<i>Trixis inula</i>	3	75	0.032

El Grupo 2 caracterizado por el árbol *Byrsonima crassifolia*, está conformado por las parcelas A de baja carga animal, y un subgrupo B (Bb PC2 y Ba PC6) el cual no alcanzó en este estadio diferenciación al respecto de las parcelas A, a pesar de estar casi 100 m por encima a nivel altitudinal. Las especies mas importantes que acompañaron a la especie característica fueron *Guazuma ulmifolia*, *Eugenia sp1* y *Ardisia revoluta*, y corresponden a especies arbustivas dispersadas por ganado y otros mamíferos terrestres, y aves en el caso de *A. revoluta* (Anexo 4).

El Grupo 3 estuvo constituido por las parcelas de los grupos B ubicadas a elevaciones por encima de los 500 m. Este grupo se caracterizó por plántulas de los árboles, *Lonchocarpus salvadorensis* y *Tecoma stans*, especies dispersadas por vertebrados y por el viento respectivamente y *Piper sp1* y *Trixis inula*, arbustos, el primero dispersado por aves y el segundo por el viento. *Albizia adinocephala*, *Lysiloma divaricatum*, *Psidium guineense* y *Trichilia havanensis* son especies asociadas (Anexo 4).

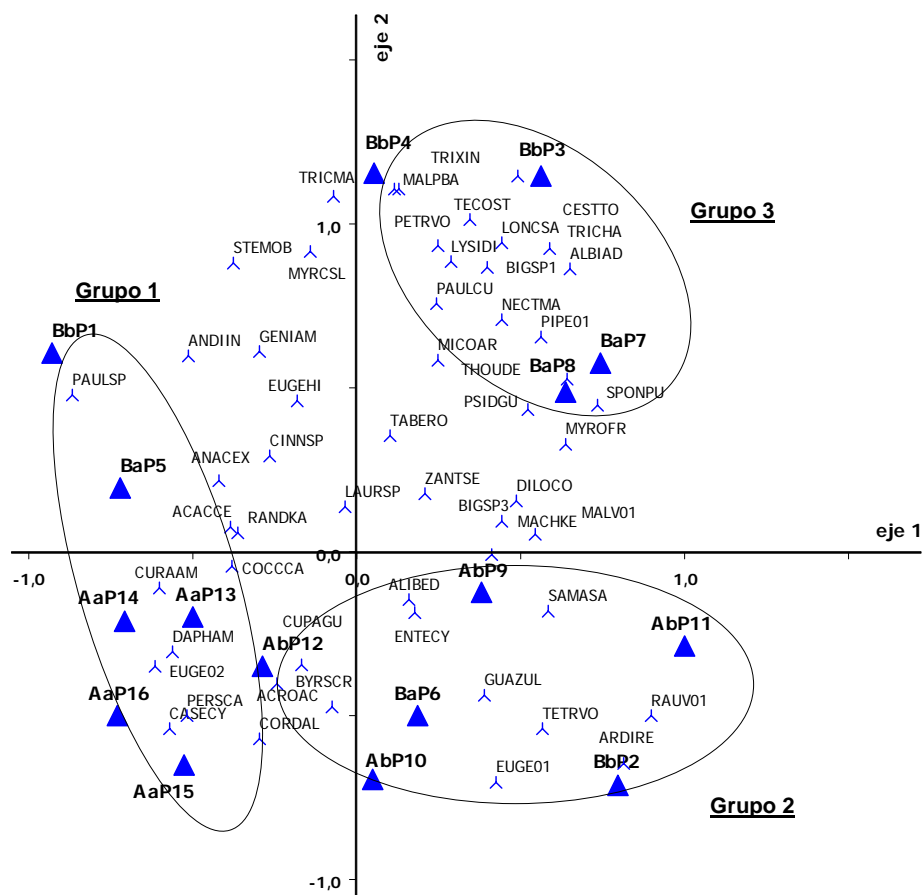


Figura 7. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las 16 PC y las especies indicadoras más importantes de las tres comunidades de plántulas. Las PC están representadas por los triángulos con el código del tratamiento y el número de PC; las especies son las y invertidas. **Códigos para las especies:** ACCCCE *Acacia centralis*, ACROACU *Acrocomia aculeata*, ALBIAD *Albizia adinocephala*, ALIBED *Alibertia edulis*, ANACEX *Anacardium excelsum*, ANDINER *Andira inermis*, ARDIRE *Ardisia revoluta* BIGSP1 *Bignoniaceae sp1*, BIGSP3 *Bignoniaceae sp3*, BYRSCR *Byrsonima crassifolia*, CASECY *Casearia sylvestris*, CESTTO *Cestrum tomentosum*, CINNSP *Cinnamomum sp1*, COCCCA *Coccoloba caracasana*, CORDAL *Cordia alliodora*, CUPAGU *Cupania guatemalensis*, DAPHAM *Daphnopsis americana*, DILOCO *Dilodendron costarricense*, ENTECY *Enterolobium cyclocarpum*, EUGEHI *Eugenia hiraefolia*, EUGE02 *Eugenia sp2*, GENIAM *Genipa americana*, GUAZUL *Guazuma ulmifolia*, LYSIDI *Lysiloma divaricatum* LONCASA *Lonchocarpus salvadorensis*, MACHKE *Machaerium kegelii*, MALV01 *Malvaceae sp1*, MALPBA *Malpighia bannisterioides*, MYRCSL *Myrcia splendens* NECTMA *Nectandra martinicensis*, PAULSP *Paullinia sp1*, PERSCA *Persea caerulea*, PETRVO *Petrea volubilis* PSIDGU *Psidium guajaba* MICOAR *Miconia argentea*, PAULCU *Paullinia cururu*, PIPE01 *Piper sp1*, RANDKA *Randia karstenii*, RAUV01 *Rauvolfia sp1*, SAMSA *Samanea saman*, STEMOB *Stemmadenia obovata*, TABERO *Tabebuia rosea*, TECOST *Tecoma stans*, THOUDE *Thouinidium decandrum*, SPONDPU *Spondias purpurea*, TETRVO *Tetracera volubilis*, TRICHA *Trichilia havanensis*, TRICMA *Trichilia martiana*, TRIXIN *Trixis inula*, ZANTESE *Zanthoxylum setulosum*.

Para el caso de juveniles, el análisis de conglomerados permitió observar la diferenciación de tres grupos los cuales están relacionados directamente con el nivel de elevación sobre el nivel del mar. Los grupos aquí determinados son respaldados igualmente con análisis NMS y especies indicadoras (Figura 8, Figura 9, Cuadro 5).

El análisis de ordenación reportó un estrés final de 21.87 para una solución de 2 dimensiones, una inestabilidad final de 0.00001 y un número de iteraciones igual a 222 a partir de las cuales el estrés se estabilizó. Según el coeficiente de determinación r^2 para las

correlaciones entre las distancias de ordenación y las distancias en el espacio original n-dimensional, realizado bajo la distancia de Sorensen (Bray-Curtis) explican la variabilidad de los datos en los dos ejes con un 56.6% de la varianza (McCune y Grace 2002). Los ejes 1 y 2, explicaron respectivamente el 34% y el 22.26% de la variación de la información florística en las parcelas de muestreo.

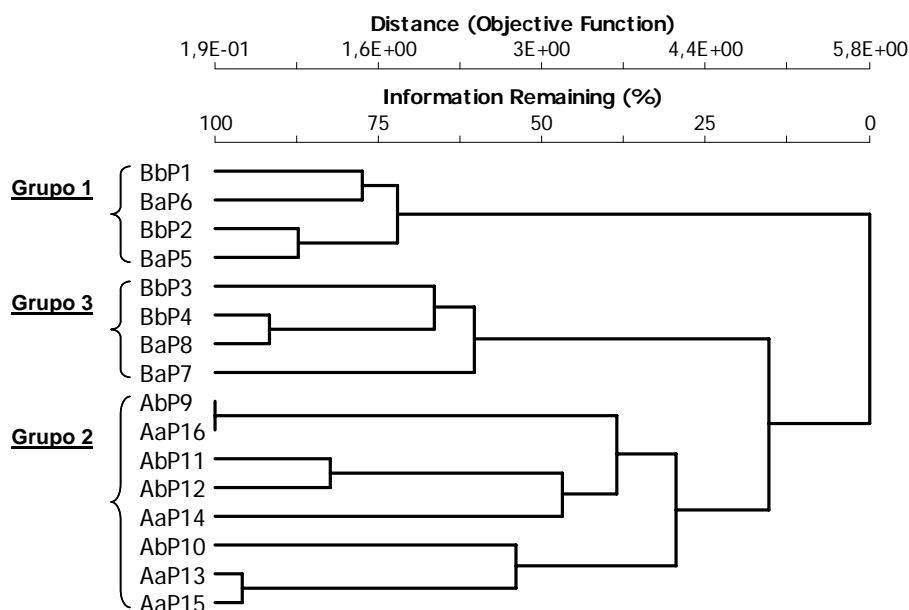


Figura 8. Dendrograma (Análisis de conglomerados) obtenido mediante el Método de Ward y Distancia de Bray-curtis para las parcelas y especies de juveniles en el área de estudio. Aa, Ab, Ba, Bb: Tratamientos; P: Parcelas circulares.

Dentro de las agrupaciones de juveniles no existen mezclas entre bajas y altas densidades, de tal forma que cuando los individuos fueron juveniles las comunidades son totalmente diferenciables por densidad de árboles y a nivel altitudinal. Las especies indicadoras de cada grupo variaron con respecto a las definidas en el estadio de plántulas.

El Grupo 1 juveniles estuvo conformado por las cuatro parcelas del tratamiento B ubicados entre 250 y 500 msnm. Este grupo está definido por las especies de los árboles y palmas *Cupania guatemalensis*, *Casearia commersoniana*, *Attalea butyracea*, *Acrocomia aculeata* y *Myrcia splendens*. De las cuales *C. guatemalensis* y las palmas *A. butyracea* y *A. aculeata* son dispersadas por vertebrados no voladores, las restantes son dispersadas por aves (Anexo 4).

Annona reticulata, *Ardisia revoluta*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Hymenaea courbaril* y *Paullinia sp1.* fueron especies presentes e importantes en esta comunidad de plántas. Sólo *P.*

sp1 conservó su presencia en el estadio juvenil, las demás especies al parecer son especies en un estadio transitorio como se afirmó inicialmente. En estos casos es interesante resaltar especies arbóreas de imponencia en el paisaje como *Andira inermis*, cuya baja abundancia y solo presencia en estadio plántula llama la atención a nivel de conservación. Las especies actualmente presentes como juveniles fueron especies de bosques y sus áreas aledañas, y las palmas que son regulares en los poteros.

Cuadro 5. Especies indicadoras para los grupos de juveniles en las parcelas principales (p ≤0.05)

Juveniles			
Especie	Grupo	Valor indicador (VI)	P
<i>Acrocomia aculeata</i>	1	60.9	0.039
<i>Attalea butyracea</i>	1	75	0.012
<i>Casearia commersoniana</i>	1	75	0.017
<i>Cupania guatemalensis</i>	1	100	0.003
<i>Myrcia splendens</i>	1	62.5	0.036
<i>Tetracera volubilis</i>	1	70.6	0.024
<i>Cordia alliodora</i>	2	54.5	0.042
<i>Cestrum tomentosum</i>	3	75	0.022
<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	3	72.4	0.02
<i>Picramnia antidesma</i>	3	75	0.02
<i>Piper sp1</i>	3	66.7	0.03
<i>Stemmadenia obovata</i>	3	57.7	0.044
<i>Tecoma stans</i>	3	100	0.002

El grupo 2 fue constituido por todas las parcelas de Alta densidad de árboles ubicadas a elevaciones inferiores a los 250 m. *Cordia alliodora* caracteriza al grupo, y está asociada a las especies de árboles *Byrsonima crassifolia*, *Myrospermum frutescens* y *Tabebuia rosea*, y los arbustos *Curatella americana* y *Randia karstenii*, en un conjunto de especies típicas de las áreas abiertas, de suelos pobres (*C. americana*), dispersadas por aves o por el viento (Anexo 4). Para el caso de este grupo, la especie *B. crassifolia* y *R. karstenii* continúan siendo relevante en juveniles, aunque no como indicadores de grupo. Las demás especies no se presentan.

El tercer grupo lo constituyeron claramente las parcelas de alturas superiores a 500, dentro del paisaje de baja densidad. *Tecoma stans*, *Picramnia antidesma*, *Cestrum tomentosum*, *Lonchocarpus salvadorensis*, *Piper sp1* y *Stemmadenia obovata* caracterizaron este grupo. *Nectandra martinicensis*, *Spondias purpurea*, *Thouinidium decandrum*, *Trichilia havanensis*, y *Trixis inula* fueron especies de importancia asociadas. Aquí, muchas de las especies plántulas se presentaron como juveniles, principalmente las que determinaron el Grupo: *T. stans* y *L. salvadorensis*.

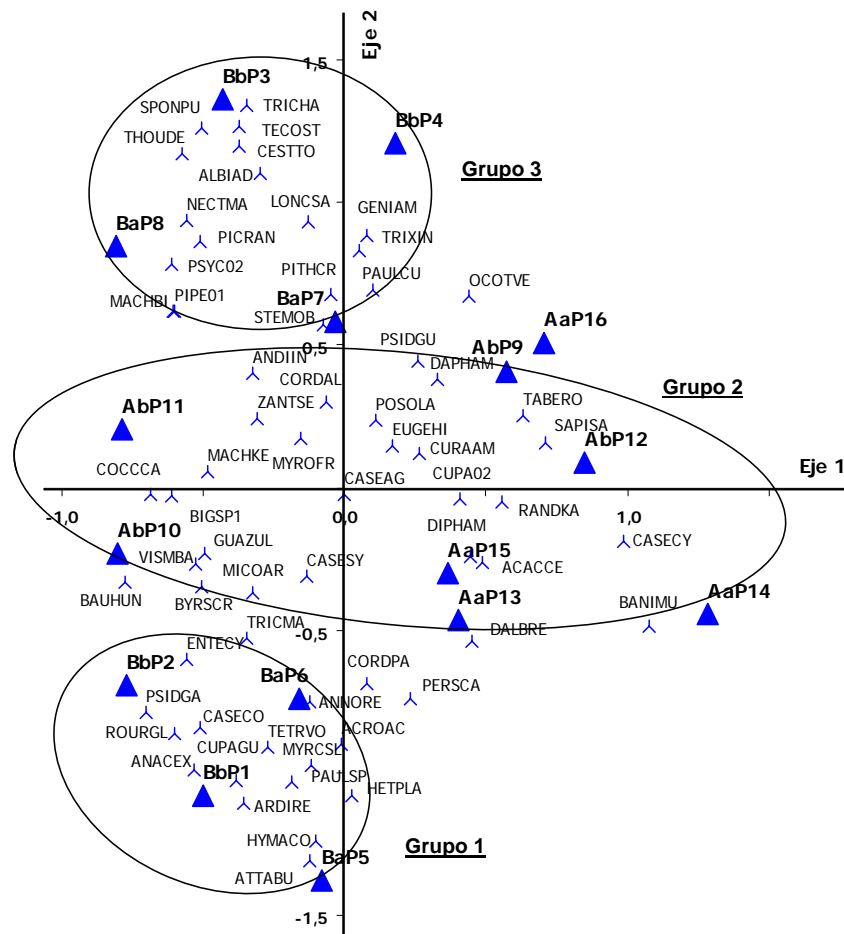


Figura 9. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las 16 PC y las especies indicadoras más importantes de las tres comunidades de juveniles. Las PC están representadas por los triángulos con el código del tratamiento y el número de PC; las especies son las y invertidas. Codigos para las especies: ACCCCE *Acacia centralis*, ACROACU *Acrocomia aculeata*, ALBIAD *Albizia adinocephala*, ALIBED *Alibertia edulis*, ANACEX *Anacardium excelsum*, ANDINER *Andira inermis*, ARDIRE *Ardisia revoluta*, BANIMU *Banisteriopsis muricata*, BAUHUN *Bauhinia unguolata*, BIGSP1 *Bignoniaceae sp1*, BIGSP3 *Bignoniaceae sp3*, BYRSCR *Byrsonima crassifolia*, CASECY *Casearia sylvestris*, CESTTO *Cestrum tomentosum*, CINNSP *Cinnamomum sp1*, COCCCA *Coccoloba caracasana*, CORDAL *Cordia alliodora*, CORDPA *Cordia panamensis*, CUPAGU *Cupania guatemalensis*, CURAM *Curatella americana*, DAPHAM *Daphnopsis americana*, DILOCO *Dilodendron costarricense*, DIPHAM *Diphysa americana*, ENTECY *Enterolobium cyclocarpum*, EUGEHI *Eugenia hiraefolia*, EUGE02 *Eugenia sp2*, GENIAM *Genipa americana*, GUAZUL *Guazuma ulmifolia*, HETPLA *Heteropterys laurifolia*, LYSIDI *Lysiloma divaricatum*, LONCASA *Lonchocarpus salvadorensis*, MACHKE *Machaerium kegelii*, MACHMI *Machaerium microphyllum*, MALV01 *Malvaceae sp1*, MALPBA *Malpighia bannisterioides*, MYRCSL *Myrcia splendens*, NECTMA *Nectandra martinicensis*, PAULSP *Paullinia sp1*, PICRAM *Picramnia antidesma*, PITCHCR *Pithecoctenium crucigerum*, PSYC02 *Psychotria sp2*, OCOTVE *Ocotea veraguensis*, SAPISA *Sapindus saponaria*, PERSCA *Persea caerulea*, PETRVO *Petrea volubilis*, PSIDGU *Psidium guajaba*, MICOAR *Miconia argentea*, PAULCU *Paullinia cururu*, PIPE01 *Piper sp1*, RANDKA *Randia karstenii*, RAUV01 *Rauvolfia sp1*, SAMSA *Samanea saman*, ROURLR *Rourea glabra*, STEMOB *Stemmadenia obovata*, TABERO *Tabebuia rosea*, TECOST *Tecoma stans*, THOUDE *Thouinidium decandrum*, SPONDPU *Spondias purpurea*, TETRVO *Tetracera volubili*, TRICHA *Trichilia havanensis*, TRICMA *Trichilia martiana*, TRIXIN *Trixis inula*, VISMA *Vismia baccifera*, ZANTESE *Zanthoxylum setulosum*.

3.3.3 Abundancia y riqueza de plántulas y juveniles establecidos bosque-pastura: relaciones con las variables del paisaje y de manejo

La abundancia y riqueza de plántulas y juveniles fue significativamente diferente a nivel de densidad de árboles dispersos; la carga animal por sí sola no fue una variable

significativa, excepto en caso de interacción con la distancia bosque –pastura (Cuadro 6). La densidad de árboles no es significativa para el caso de la abundancia de individuos juveniles, sin embargo la distancia bosque – pastura es la variable estructural que dentro del modelo es significativa indiferentemente del estadio de crecimiento y de la variable respuesta.

Cuadro 6. Análisis de Varianza para las variables estructurales en relación a las variables respuesta abundancia y riqueza de plántulas y juveniles

Variables respuesta	Media (E.E)	Densidad (D)	Carga (C)	D*C	Dist.	Dist. * D	Dist. * C	Dist. *D*C
Abundancia-PL	10.41 ±13.67	0.0241*	0.6115	0.6299	<0.0001*	1.78	0.8502	0.54
Riqueza-PL	4.2 ±3.82	0.0286*	0.5811	0.7980	<0.0001*	0.196	0.0375*	1.96
Abundancia-JUV	13.21 ±9.13	0.1783	0.2371	0.5686	<0.0001*	0.51	0.1912	0.74
Riqueza-JUV	5.63 ±3.4	0.0052*	0.7132	0.1581	<0.0001*	1.48	0.2732	0.25

*Significancia estadística ANDEVA; Plántulas (PL), Juveniles (JUV); Densidad (D);Carga (C); Distancia(Dist)

3.3.4 Covariables y su relación con la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles

La elevación como factor biofísico, así como la pendiente, fueron las únicas covariables significativas dentro del ANCOVA. Las otras covariables consideradas en el estudio como cobertura de bosque y de pastura, las áreas de los bosques seleccionados, distancia entre bosques, entre otras no fueron significativas (Anexo 5-Anexo 6). Un análisis de correlación de pearson permitió definir posteriormente que existe una correlación moderada positiva de la elevación y pendiente sobre algunas de las variables respuesta (Cuadro 7). La abundancia de plántulas, y la riqueza de especies de plántulas y juveniles está correlacionada con la elevación, mientras que la pendiente se correlaciona solamente con la abundancia y riqueza de juveniles. La relación existente es una correlación moderada y positiva, tendencia que es respaldada por los análisis de composición florística considerando que las agrupaciones o comunidades establecidas lo hacen por rangos altitudinales.

Cuadro 7. Correlación entre las variables biofísicas (elevación (msnm) y pendiente (°)) y la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles.

Variables Biofísicas	Abundancia-PL		Riqueza –PL		Abundancia-JUV		Riqueza-JUV	
	r	P	r	P	r	P	r	P
Elevación	0.39*	3.6*E ⁻⁴	0.45*	3.2*E ⁻⁵	0.25	0.02	0.32*	3.6*E ⁻³
Pendiente	0.23	0.04	0.25	0.02	0.41*	1.3*E ⁻⁴	0.37*	7.2*E ⁻³

Plántulas (PL), Juveniles (JUV)

Es interesante destacar que a nivel de paisaje, la cobertura de bosque y de pastura de las áreas de muestreo fueron poco contrastantes entre tratamientos (Figura 10). Las zonas de pastura fueron siempre el mayor porcentaje de uso del suelo en las zonas de trabajo. Sin embargo, tiende a ser superior al 55% del total en las áreas de Baja densidad-Alta de árboles –

altas elevaciones mientras que las zonas de bosque son mayores en las zonas de Alta densidad-bajas elevaciones, en conjunto para el área los bosques no superan el 40% del total de usos del suelo dentro de cada tratamiento. Las áreas de cultivo y plantaciones son mayores en las zonas A, mientras que el área de tacotal es mayor en las áreas B. De tal forma que a nivel de variables, estas semejanzas no permitieron tener un contraste mayor para que posiblemente pudieran observarse influencias de éstas dentro de los tratamientos.

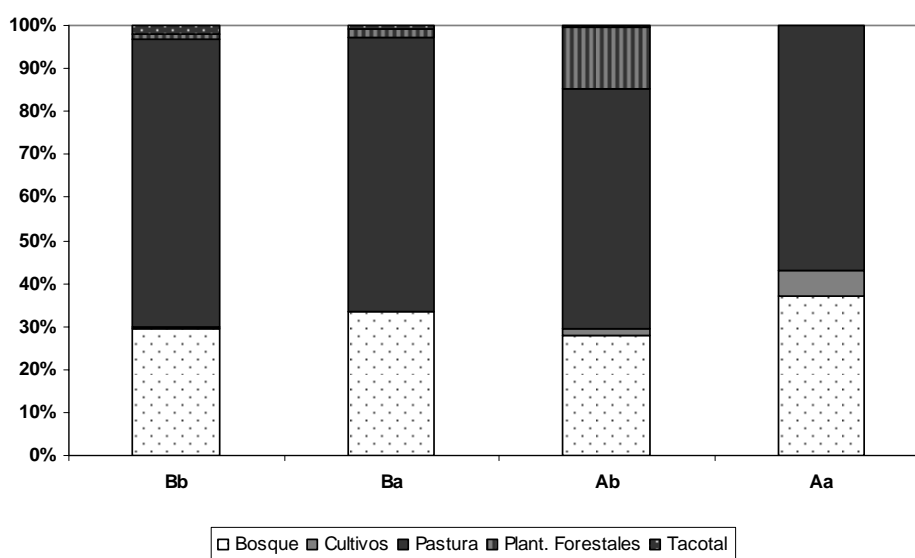


Figura 10. Usos del suelo actuales dentro de cada tratamiento.

De manera general la regeneración natural establecida tiene un alto porcentaje de similitud con respecto al bosque si se compara con los otros usos del suelo identificados. Las especies de plántulas tienen un 20% de similitud más que los juveniles con respecto a las áreas de bosque de los sitios de muestreo tanto a nivel de zonas de Baja densidad-alta elevación como de Alta densidad-baja elevación. Sin embargo, en tratamientos A se presenta el mayor porcentaje de similitud de composición de especies con el área de bosque, tanto para plántulas como para juveniles, sin embargo en este estadio el porcentaje de similitud de las especies establecidas con respecto a cualquier uso del suelo disminuye con respecto a las plántulas (Figura 11; Anexo 7).

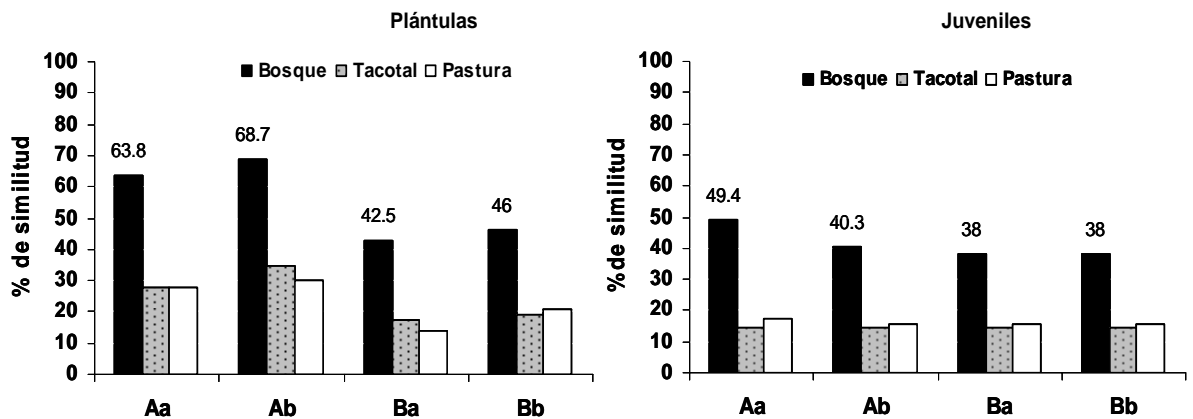


Figura 11. Similitud de las especies de plántulas y juveniles por tratamiento con respecto a las especies leñosas encontradas en las áreas de bosque, pastura y tacotal del área de estudio.

3.3.5 Abundancia de plántulas y juveniles y su relación con factores estructurales del paisaje y de manejo

Se presentaron diferencias significativas ($p=0.0241$) en cuanto a la abundancia de individuos plántula entre paisajes de alta y baja densidad de árboles, siendo menor el número de individuos en las áreas de Alta densidad de árboles y baja elevación (<250 msnm) (Cuadro 8, Figura 12). La carga animal y su interacción con la densidad de árboles-elevación no es significativa ($p=0.6299$).

Cuadro 8. Número de individuos plántulas regenerados establecidos por tratamiento en el paisaje de Esparza, Costa Rica

Densidad	Carga	Media	E.E	Mín	Máx.
A	a	5.6	1.49	0	27
A	b	5.7	2.34	0	48
B	a	13.30	3.28	0	50
B	b	17.05	3.91	0	62

Con respecto a la abundancia de individuos juveniles, no se presentaron diferencias significativas entre densidades-elevación ($p=0.1783$) ni entre cargas animales ($p=0.2371$). Se puede considerar que existe un incremento de individuos establecidos en los tratamientos de Baja densidad de árboles (Cuadro 9, Figura 12).

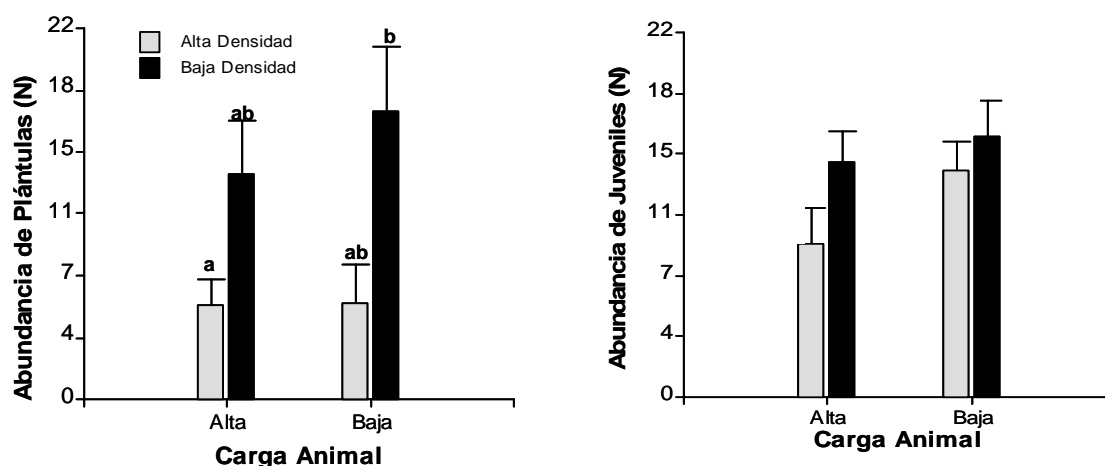
En esparza existen diferencias entre la abundancia de plántulas presentes en el borde del bosque y el interior de la pastura ($p < 0.0001$), con una disminución drástica mayor al 60% de individuos a tan solo 50 m del borde, estableciéndose un patrón donde la abundancia es inversamente proporcional a la distancia al borde del bosque (Figura 13). A partir de los 100

m se presenta la posibilidad de no encontrar individuos, especialmente en las distancias 150 y 200.

Cuadro 9 Estadística descriptiva del número de individuos Juveniles regenerados establecidos por en el paisaje de Esparza, Costa Rica.

Densidad	Carga	Media	E.E	Mín	Máx.
A	a	9.25	2.18	0	28
A	b	13.7	1.77	2	31
B	a	14.15	1.93	3	42
B	b	17.75	2.12	0	43

Con respecto a los juveniles, a pesar de que el comportamiento en disminución del borde de Bosque a los primeros 50 m de pastura es el mismo si se compara con las plántulas, y las diferencias son significativas entre las diferentes distancias con relación al borde ($p < 0.0001$), se presenta un incremento en la abundancia en la distancia de 150 m (12.25 ± 2.12), y a diferencia de las plántulas los registros de ausencia solo se dieron a distancias superiores a 150 m (Figura 13).



*Figura 12. Abundancia de plántulas y juveniles de árboles y arbustos regenerados establecidos en los tratamientos evaluados en las áreas de pastura de la región de Esparza, Costa Rica. *Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$)*

Los juveniles presentaron un mayor número de individuos en las zonas de Alta densidad con respecto a las plántulas, mientras que a Baja densidad presentan un número uniforme con respecto al otro estadio de crecimiento.

Entre los tratamientos se presentan diferencias significativas en cuanto a las distancias Borde de bosque- pastura donde no justamente la abundancia disminuye en relación directa a la distancia como se expreso anteriormente, si no que definitivamente la densidad y la carga afectan la distribución de los individuos y de las especies.

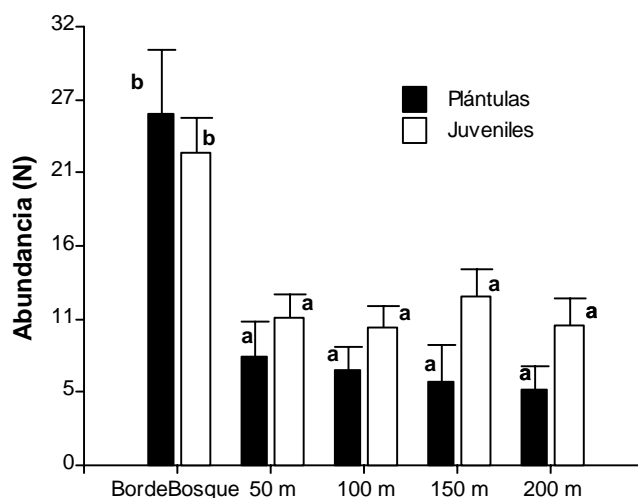


Figura 13. Distribución de la abundancia de individuos plántulas y juveniles regenerados establecidos en las diferentes distancias del Borde del bosque al interior de la pastura en la región de Esparza.

Los tratamientos *Ba* y *Bb* presentaron la mayor abundancia de individuos plántulas al borde (36.75 ± 7.11 ; 33.75 ± 11.50), y se diferencian de todas las demás distancias incluyendo las de borde de bosque de los tratamientos A (Figura 14). La distancia borde de bosque del tratamiento *Ab* (17 ± 10.43) se diferencia de las otras distancias borde y de todo el grupo de distancias entre los tratamientos, mientras que *Aa* (15 ± 4.81) no presenta diferencias significativas con respecto a ninguna distancia ni entre tratamientos.

Existen diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre la abundancia de individuos de las distancias 100 m (1 ± 0) y 150 m (1 ± 0.71) del tratamiento *Aa* con respecto a la abundancia de individuos en los tratamientos restantes (Figura 14). Estas mismas distancias (100 y 150 m) para el tratamiento *Ab* (2.75 ± 1.25 ; 1.75 ± 0.48) presentan también las menores abundancias dentro del tratamiento, y aunque no presentan diferencias significativas con respecto a la además distancias entre tratamientos, si representan una disminución de la abundancia al interior del tratamiento, al igual como ocurre en *Aa*.

La distancia 200 m no presentó diferencias con respecto a las demás distancias dentro de cada uno de los tratamientos evaluados, y en ninguno de los casos llega a tener valores de abundancia tan mínimos como los presentados en las distancias 100 y 150, que presentan la menor abundancia de individuos plántulas.

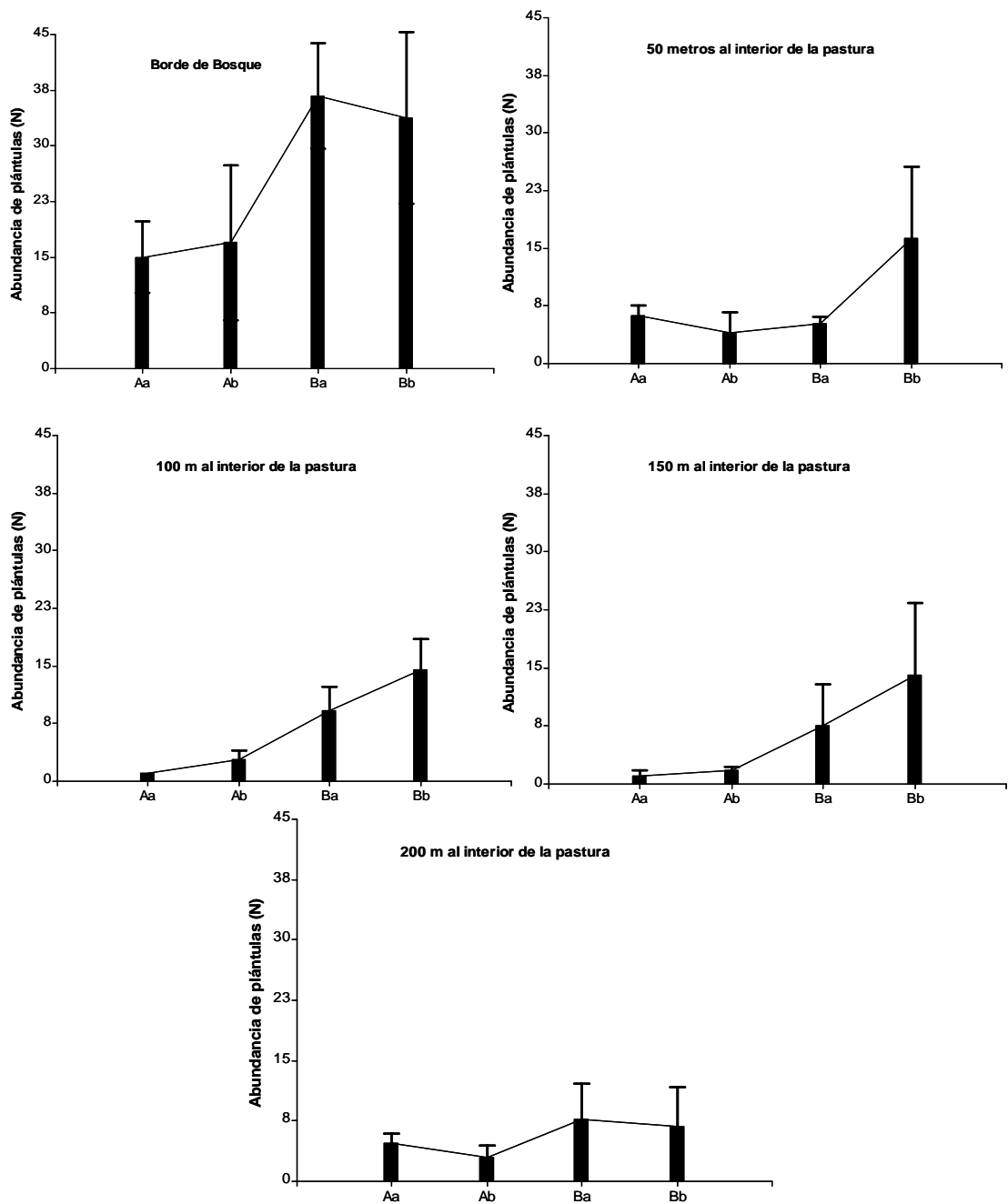


Figura 14. Variación de la abundancia de individuos plántulas entre tratamientos y Distancias Bosque –Pastura.

El comportamiento de distribución de la abundancia de individuos plántulas en los tratamientos A (Figura 15), sigue un patrón relativamente parecido al que ocurre en el análisis común en ausencia de tratamientos (Figura 13), donde hay un descenso de alrededor del 50% de individuos plántulas del borde del bosque a los primeros 50 m al interior de la pastura, y

continúa en disminución drástica en los 100 y 150 m (abundancias medias inferiores a 3), mientras que en los 200 m ocurre un ascenso (Figura 15).

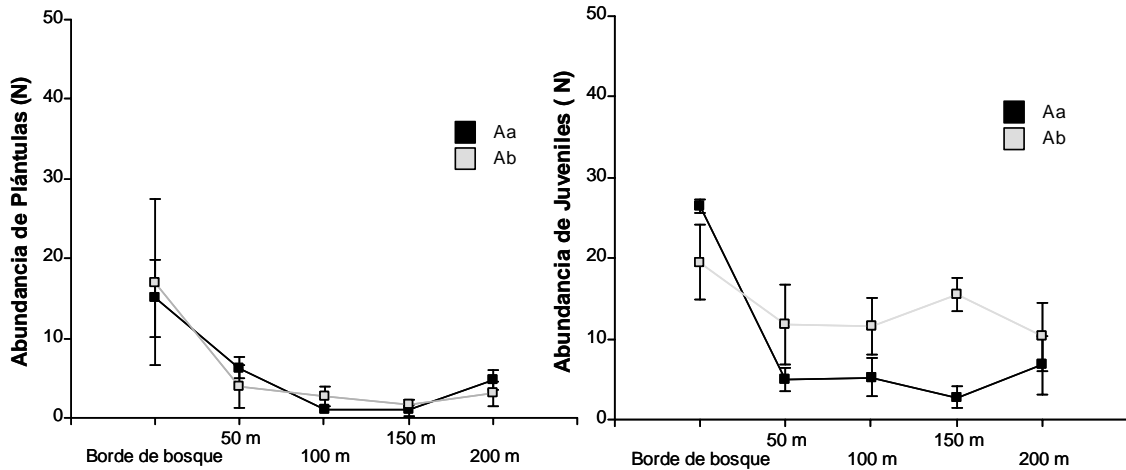


Figura 15. Patrón de Distribución de la abundancia de los individuos plántulas y juveniles en pasturas con Alta densidad de árboles (<250 msnm).

En los tratamientos de Baja densidad (B), la abundancia de plántulas sigue el descenso a los 50 m al interior, pero con una disminución mayor, cercana al 85% en relación al total de individuos registrados al borde, siendo mayor en *Ba* que en *Bb* (Figura 16). Las otras distancias parecen ser muy uniformes y solo a nivel de medias es posible apreciar que la distancia 150 m, es la menor después de haber pasado el descenso de los 50 m.

Para juveniles, la densidad de árboles y la carga animal no tuvieron una incidencia significativa en la abundancia (Cuadro 6). Sin embargo, la incidencia de las distancias bosque-pastura fue significativa ($p < 0.0001$).

Aa, presentó en el borde del bosque la mayor abundancia de individuos (26.50 ± 0.87) en relación a todas las demás distancias, seguidas por la abundancia de juveniles en los tratamientos de Baja densidad- alta elevación (*Ba* 23 ± 6.54 ; *Bb* 23.25 ± 6.91) los cuales presentan diferencias entre los demás grupos incluyendo las otras distancias borde. Por otro lado, en las distancias 50 (5 ± 1.47) y 100 (5.25 ± 6.54) m del tratamiento *Aa* se presentaron diferencias con respecto a las demás distancias, y la abundancia de la distancia 150 m (2.75 ± 1.38) se diferenció de todas las demás por presentar el menor número de individuos en la abundancia dentro y entre tratamientos (Figura 17).

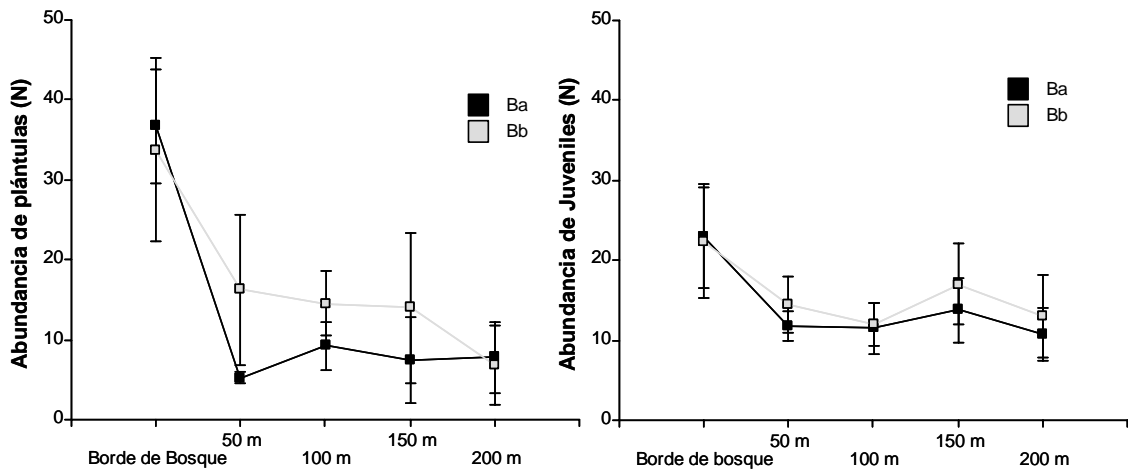


Figura 16. Distribución de la abundancia de los individuos plántulas y juveniles en pasturas con Baja densidad de árboles (>250 msnm).

La abundancia de juveniles en el tratamiento de Baja densidad de árboles continua con el patrón inicial donde la distribución va de la alta abundancia en el borde del bosque a una disminución superior o igual al 50% de individuos en la distancia 50 m, pero no de manera tan conspicua como ocurre a nivel de plántulas dentro del mismo tratamiento. A diferencia de las plántulas, la abundancia de juveniles no desciende hasta la distancia 150 m, sino que por el contrario manifiesta constancia y aumento relativo, hasta la distancia 200m (Figura 16).

En las pasturas de Alta densidad de árboles, se presentan disminuciones de individuos más drásticas si se compara con las plántulas. En el caso de *Aa*, el menor número de individuos se presentó a los 150 m, mientras que a los 200 m se presenta un incremento del 60 % con relación a esta última distancia, siguiendo un patrón similar a las plántulas pero con un mayor número de individuos. En *Ab*, la distancia 200 m presenta la más baja abundancia mientras que a los 150 m ocurre un pico de ascenso de individuos, pero de manera general el número de individuos sigue un comportamiento de disminución constante hasta llegar a la menor abundancia al centro del potrero, es decir a mayor distancia del borde menos individuos (Figura 15).

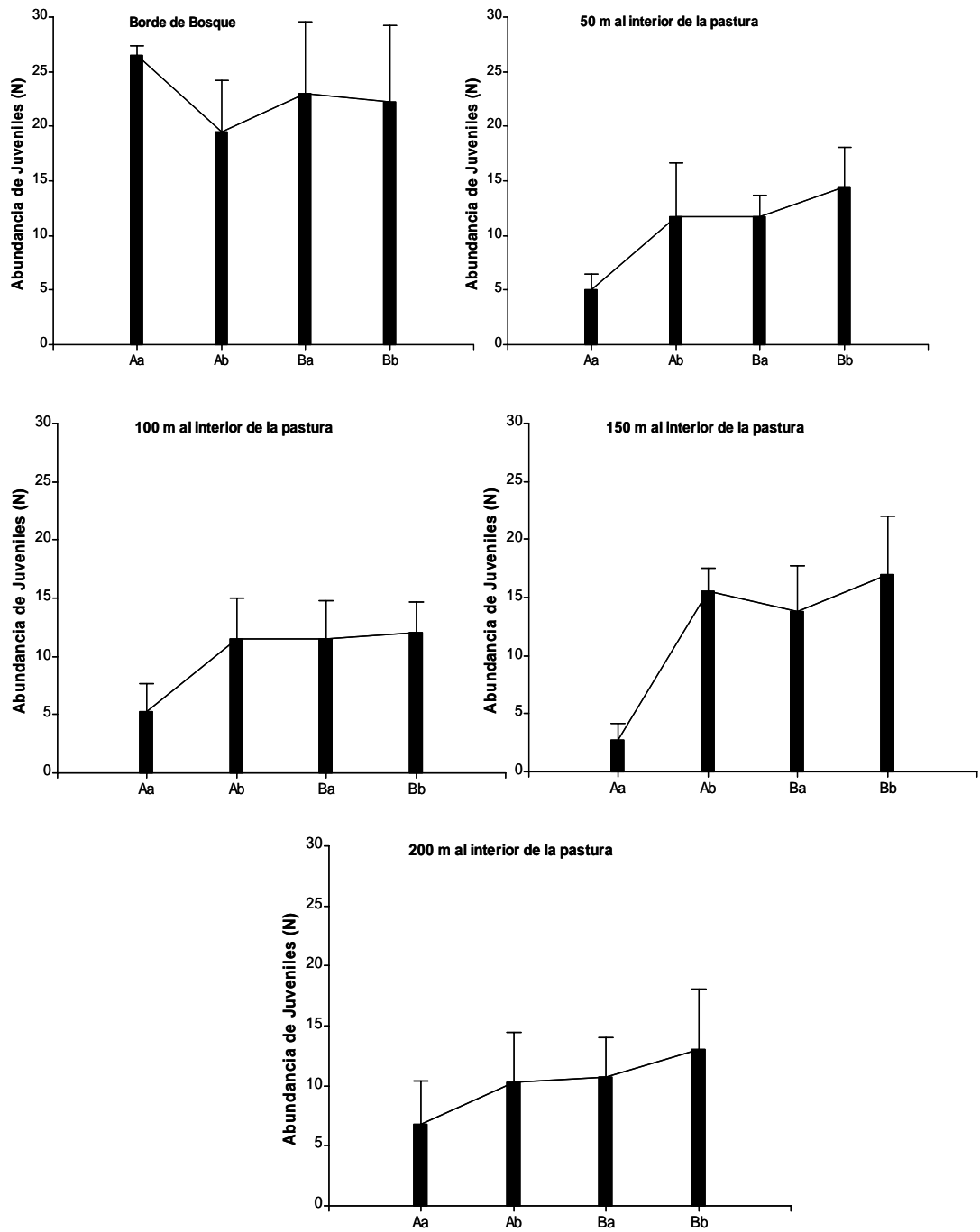


Figura 17. Variación de la abundancia de individuos Juveniles entre tratamientos y entre distancias borde de Bosque–Pastura.

3.3.6 Riqueza de plántulas y juveniles y su relación con factores estructurales del paisaje y de manejo

Existió asociación ($p > 0.0001$) entre los rangos de abundancia de las especies y el tipo de paisaje en el que se establecen (Anexo 8). Tanto para plántulas como juveniles fue notoria la presencia de un alto porcentaje de especies comunes que tienen entre 5 y 15 individuos. Las especies escasas, es decir aquellas con un registro entre 2 y 4 individuos fueron en todos los tratamientos un alto porcentaje, más aún cuando se presentaban cargas animales altas (Figura 18). Las zonas de alta carga animal presentarán un mayor número de especies raras tanto para plántulas como para juveniles.

Acacia centralis fue una especie rara en ambos estadios del tratamiento Aa. *Swietenia macrophylla* (Especie en peligro de extinción UICN) y *Zanthoxylum setulosum* fueron especies raras solo presentes en el estadio juvenil. *Tabebuia rosea* y *Persea caerulea* presete fueron especies raras en ambos estadios, mientras que *Coccoloba caracasana*, *Curatella americana* y *Genipa americana*, se presentaron como especies escasas solo presentes en plántulas. *Byrsonima crassifolia* y *Cecropia peltata* fueron especies comunes tanto en plántula como en juvenil. *Lonchocarpus guatemalensis* fue la especie más común en el estadio juvenil. La especie más abundante en ambos estadios fue *Randkia karstenni*.

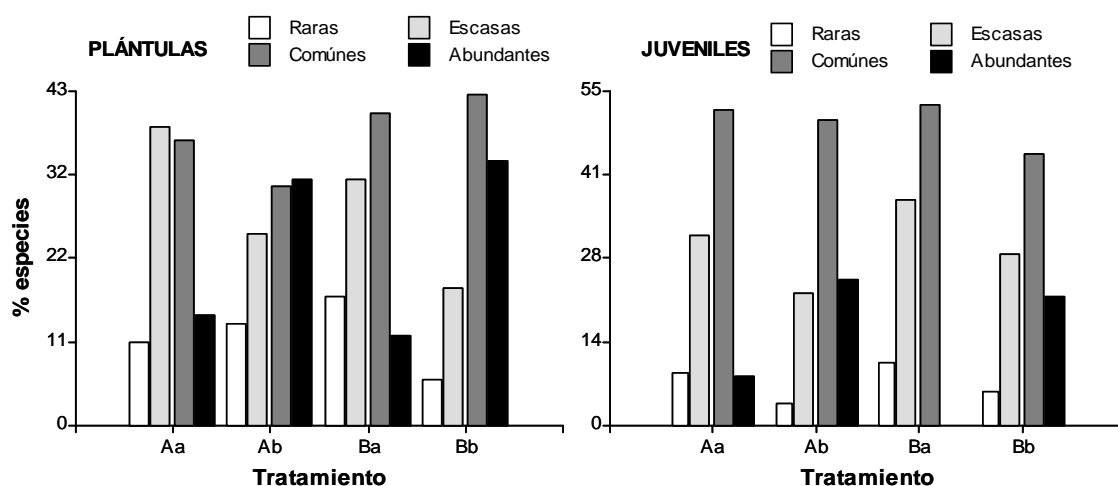


Figura 18. Categorías de abundancia de las especies leñosas plántulas y juveniles por tratamiento.

En Ab, *Zanthoxylum setulosum* fue una especie rara en ambos estadios. *Anacardium excelsum*, *Andira inermis* y *Cassia grandis* se presentaron como especies raras para el estadio juvenil. A diferencia del Aa, en este tratamiento, la especie *Ocotea veraguensis* y *R. karstenni*

fueron especies escasas. En plántulas, *M. frutescens* fue la especie más común, pero no lo es en juveniles y es desplazada por las especies *Cordia alliodora* y *Tabebuia rosea*. La especie *E. cyclocarpum* es una especie escasa en los tratamientos de alta densidad de árboles y bajas elevaciones.

En Ba, especies como *A. excelsum*, *A. aculeata* y *A. inermis* fueron especies raras solo presentes en estadio plántula. Las especies *Dalbergia glabra*, *Dalbergia retusa* (Especie en peligro de extinción UICN) y *Diphysa americana* fueron especies escasas que se presentaron como juveniles. *Lonchocarpus parviflorus* especie común presente en ambos estadios y las palmas *Acrocomia aculeata*, *Attalea butyracea*, y los árboles *Cinammomum spl* y *Zanthoxylum setulosum* fueron los más comunes en estadio juvenil. *Cupania guatemalensis* y *Myrospermum frutescens* son las especies más abundantes para plántulas. En juveniles no se presentaron especies abundantes.

Pentaclethra macroloba y *Clethra costaricensis* son especies raras presentes solo como plántulas y *Zanthoxylum setulosum* es una especie rara en ambos estadios. *A. excelsum*, es una especie común en ambos estadios, mientras que *Cestrum tomentosum*, *Marcia splendens* y *R. karstenni* lo son para plántulas. *E. cyclocarpum*, *Cupania guatemalensis* y *Lonchocarpus salvadorensis* son especies comunes en el estado de juveniles. Las especies más abundantes en este tratamiento como plántulas son *Ardisia revoluta* y *Malpighia bannisteriopsis*; *Tecota stans* y *Trichilia havanensis* son las especies en estadio juvenil más abundantes.

De acuerdo con el ANDEVA para el modelo estadístico con relación a la riqueza de especies, los tratamientos de Baja densidad de árboles y altas elevaciones tanto en plántulas como juveniles son los más ricos en especies. Se presentaron diferencias significativas ($p=0.0286$) en cuanto a la riqueza de especies plántulas entre tipo de densidad de árboles-elevación, siendo mayor el número de especies en las áreas de Baja densidad- altas elevaciones (Cuadro 10, Figura 19). La carga animal no tiene efecto en la interacción con la densidad y al realizar comparación de medias, el análisis permite afirmar que no existen diferencias significativas entre los tratamientos. La carga animal es significativa al tener interacción con la variable de distancias Bosque-pastura, y es con la única variable estructural que se manifiesta un efecto de la carga animal a lo largo del estudio (Cuadro 6).

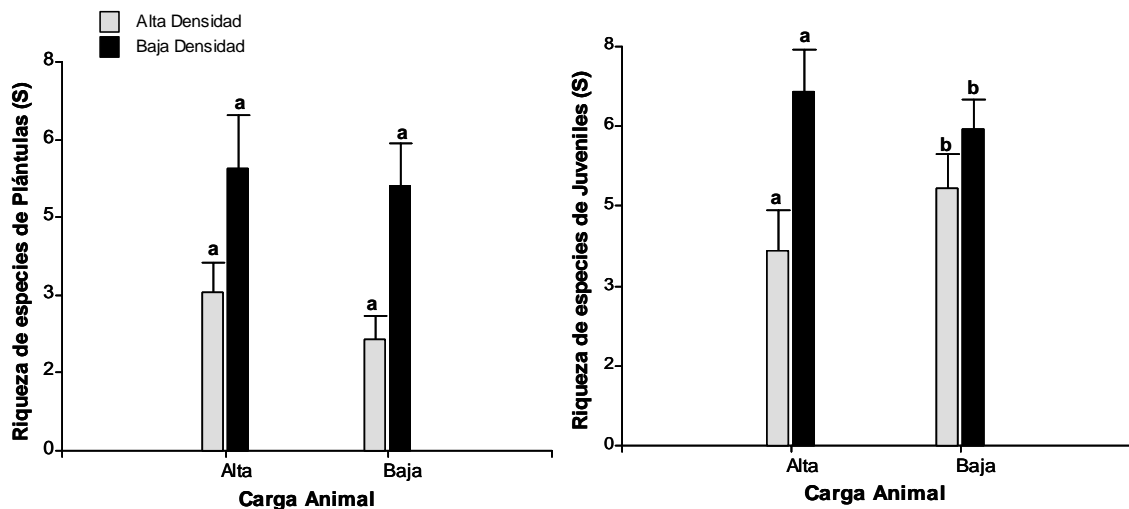


Figura 19. Diferencia de la riqueza de plántulas y juveniles de árboles y arbustos regenerados establecidos en los tratamientos evaluados en las áreas de pastura de la región de Esparza, Costa Rica.

En relación a la riqueza de juveniles, también se presentan diferencias significativas entre las áreas de Alta y Baja densidad ($p=0.0052$), presentándose la mayor riqueza en las zonas de Baja densidad-altas elevaciones (Figura 19, Cuadro 11). A pesar que la carga animal no es significativa dentro del modelo para el caso de esta variable, el test de LSD Fisher determina que existen diferencias significativas entre los tratamientos A con respecto a los B.

Cuadro 10. Medias del número de especies leñosas de plántulas regeneradas establecidas bosque – pastura por tratamiento en el paisaje de Esparza, Costa Rica.

Densidad	Carga	Media	E.E	Min	Máx.
A	a	3.25	0.62	0	11
A	b	2.3	0.47	0	8
B	a	5.8	1.11	0	19
B	b	5.45	0.86	0	12

Para el caso de ambos estadíos, existen diferencias significativas entre la riqueza de especies del borde del bosque en relación a todas las distancias del interior de la pastura ($p<0.0001$). Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre con el número de individuos, el número de especies desciende de manera paulatina de los 50 m a los 200 m, pero la disminución de especies del borde a la primera distancia de la pastura es también drástica equivalente al 50%-60%.

El número de especies promedio es mayor en el estadio juvenil que en el estadio plántula y no existieron diferencias significativas entre la riqueza de los diferentes puntos del interior de la pastura, es decir a partir de los 50 m (Figura 20).

Cuadro 11. Medias del número de especies de juveniles regeneradas establecidas Bosque-pastura por tratamiento en el paisaje de Esparza, Costa Rica

Densidad	Carga	Media	E.E	Min	Máx.
A	a	3.9	0.82	0	12
A	b	5.15	0.68	2	13
B	a	7.10	0.83	2	16
B	b	6.35	0.57	0	11

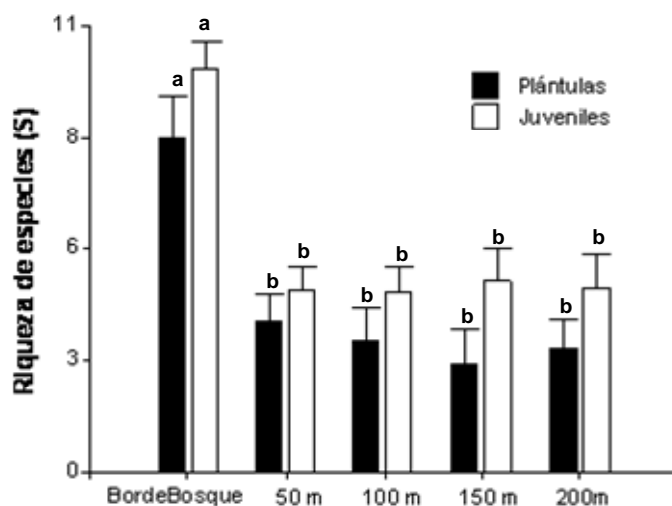


Figura 20. Distribución de la riqueza de individuos plántulas y juveniles regenerados establecidos en las diferentes distancias del Borde del bosque al interior de la pastura en la región de Esparza, Costa Rica. *Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$)

Según el ANDEVA ($p=0.0375$), en los sitios de alta carga animal, al borde del bosque se presenta el mayor número de especies de plántulas, y éste descende hasta 3 veces a los 50 m del interior de la pastura, mientras que en las bajas cargas los descensos en número de especies no son tan drásticos, pero si notorios, por lo menos a la mitad del número de especies. El resto de puntos de distancia no presentaron diferencias significativas.

De acuerdo a las curvas de acumulación de especies (Figura 21, Cuadro 12), las pendientes de las curvas de los tratamientos A (curvas inferiores) tienden a tener menos pendiente que las curvas de los tratamientos B, indicando así que para el caso de las densidades Bajas faltó esfuerzo de muestreo. Lo anterior también se aprecia al observar los estimadores de riqueza, donde es significativo el esfuerzo de muestreo realizado para la mayoría de los tratamientos muestreando mas del 75% de las especies esperadas, pero para los tratamientos B, más específicamente en estadio plántula se muestreó solo un 60% de las especies, lo que indica que para el caso de la población de plántulas faltó esfuerzo de muestreo. Pero de manera general, los estimadores indican que el estudio es una buena

representación de las poblaciones existentes en la zona en los 240 m² muestreados, pero que según los estadios de crecimiento es importante considerar una intensidad distinta de muestreo.

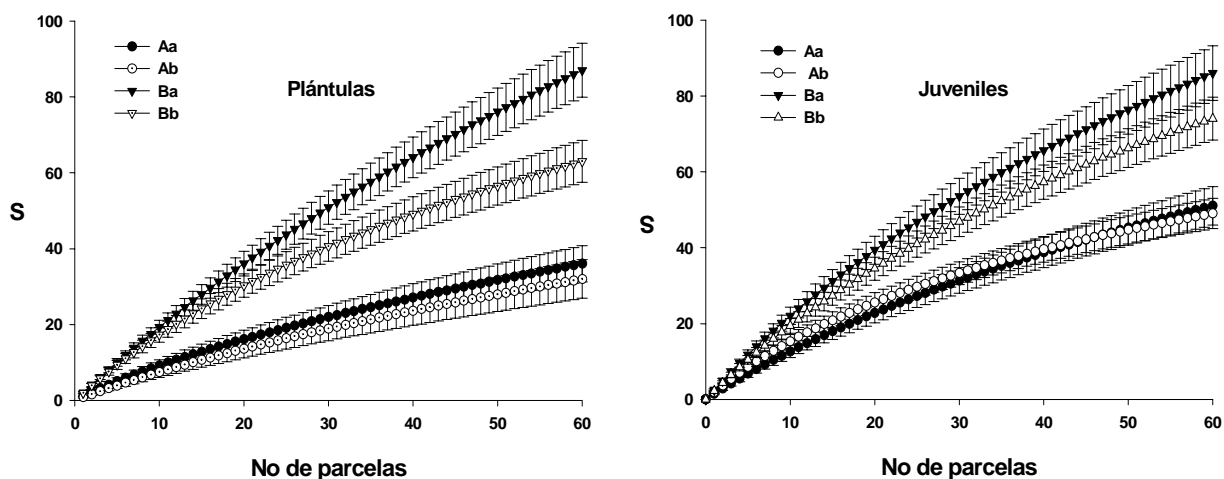


Figura 21. Curvas de acumulación de especies/área para plántulas y juveniles por tratamiento en la zona de estudio. A: Alta Densidad de Árboles; B: Baja Densidad de Árboles; a: Alta carga animal; b: Baja carga animal.

Cuadro 12. Número esperado de especies de plántulas y juveniles según estimadores de riqueza y promedio del número estimado de especies y esfuerzo de muestreo.

Estadio- Tratamiento	Estimadores de riqueza					% Especies registradas			
	Especies observadas	ACE	ICE	CHAO 1	CHAO 2	ACE	ICE	CHAO1	CHAO2
PL Aa	36	47	88	42	85	77	41	87	42
PL Ab	32	50	97	53	122	64	33	60	26
PL Ba	87	147	224	166	200	59	39	52	44
PL Bb	63	82	123	82	118	77	51	77	54
JUV Aa	51	63	130	64	98	82	39	79	52
JUV Ab	49	55	84	55	70	90	58	88	70
JUV Ba	86	110	188	106	202	78	46	81	42
JUV Bb	74	86	136	83	126	86	54	90	59

A: Alta Densidad de Árboles; B: Baja Densidad de Árboles; a: Alta carga animal; b: Baja carga animal; PL: Plántulas; JUV: Juveniles.

3.3.7 Índices de diversidad

Los índices de diversidad fueron más susceptibles a la distancia Bosque-Pastrura que a la densidad de árboles-elevación. La interacción con la carga animal y densidad-elevación no fue significativa para ninguno de los índices evaluados. Para las plántulas sólo el índice de Shannon presenta un comportamiento significativo frente a la densidad de árboles-elevación, mientras que en las comunidades juveniles, tal vez por su mejor consolidación a nivel de

composición florística, la densidad de árboles-elevación es un factor estructural importante como las distancias bosque-potrero, siendo significativo para todos los índices (Cuadro 13).

Cuadro 13. Variables estructurales de hábitat y su relación con los índices de diversidad para Plántulas y juveniles.

Variables	Densidad	Carga	D*C	Dist.	Dist* D	Dist * C	Dist*D*C
Alfa-Fisher PL	0.0689	0.2903	0.7883	0.0046*	1.28	0.5075	2.36
Shannon PL	0.0051*	0.5294	0.4201	<0.0001*	2.31	0.2961	1.73
Simpson PL	0.0729	0.2982	0.6601	0.0026*	1.55	0.2481	2.16
Alfa-Fisher JUV	0.0429*	0.6079	0.3127	<0.0001*	0.45	0.1860	2.19
Shannon JUV	0.0017*	0.3993	0.1348	<0.0001*	2.08	0.4101	0.65
Simpson JUV	0.0312*	0.7061	0.2561	0.0003*	0.85	0.3813	1.82

Para plántulas, el índice de Alpha no muestra diferencias significativas entre densidad de árboles-elevación, mas la prueba LSD Fisher alfa mostró diferencias entre las medias de los tratamientos *Ba* y *Ab* donde el primero presenta el mayor valor (4.72 ± 0.82), (Cuadro 14). El índice presenta diferencias significativas en juveniles ($p=0.0429$), tanto entre densidades-elevación como entre tratamientos. Los tratamientos B, presentan el mayor valor del índice (6.74 ± 0.98) para la densidad de árboles, y en cuanto a los tratamientos se presenta que el tratamiento *Aa* y *Ba* son significativamente diferentes, de tal manera que *Ba* tanto en plántulas y juveniles conservó el mayor valor para este índice (Cuadro 14).

Cuadro 14. Índices de Diversidad evaluados para los diferentes tratamientos para plántulas y juveniles.

PLÁNTULAS				
Índice	Aa	Ab	Ba	Bb
Alfa	2.63 ± 0.76 ab	1.87 ± 1.01 a	4.72 ± 0.82 b	3.45 ± 0.44 ab
Shannon	0.66 ± 0.17 ab	0.36 ± 0.14 a	1.19 ± 0.18 ab	1.23 ± 0.15 b
Simpson	0.28 ± 1.04 a	0.46 ± 1.07 a	0.20 ± 0.76 a	0.23 ± 0.59 a
JUVENILES				
Índice	Aa	Ab	Ba	Bb
Alfa	2.5 ± 0.56 a	3.38 ± 0.62 ab	8.06 ± 1.68 b	5.41 ± 0.97 ab
Shannon	0.88 ± 0.18 a	1.22 ± 0.15 ab	1.66 ± 0.13 b	1.56 ± 0.12 ab
Simpson	0.29 ± 0.12 a	0.20 ± 0.08 ab	0.10 ± 0.04 b	0.14 ± 0.02 ab

El índice de Shannon sensible a la riqueza de especies de sitio es altamente significativo a las variables estructurales, y para plántulas es evidente las diferencias entre los tratamientos A (0.51 ± 0.11) y B (1.61 ± 0.09) ($p=0.0051$), siendo éste último el más rico en especies y con los mayores valores del índice. El índice no supera el valor de 2.5 en las zonas de Baja densidad, mientras que para A, el promedio del índice es inferior a 1. En plántulas se presentan diferencias significativas entre los tratamientos *Ab* y *Bb* y para juveniles entre los tratamientos *Aa* (0.88 ± 0.18) y *Ba* (1.66 ± 0.13).

No existen diferencias significativas entre tratamientos para el índice de Simpson a nivel de plántulas. Para juveniles existen diferencias significativas ente densidades-elevación presentando B los mayores valores del índice, influenciado muy posiblemente por la abundancia de individuos encontrados. En el momento de la interacción densidad-elevación con carga animal, existen diferencias significativas entre el tratamiento *Aa* (3.41 ± 0.71) y el *Ba* (10.04 ± 1.88), los tratamientos de baja carga animal no presentaron diferencias significativas entre sí.

3.3.8 Variación de la composición florística regional: Patrón florístico limitado por factores bio-espaciales

De acuerdo con los resultados otorgados por la correlación simple de Mantel, se denota que al realizar la correlación entre las matrices de distancia florística existe una congruencia con los resultados obtenidos con las pruebas de agrupamiento y NMS en donde es claro que existe una diferenciación florística entre plántulas y juveniles, entre estadios y por zonas de estudio. El valor de r_M fue de 0.19 ($p=0.018$), un valor bajo que indica una baja similitud florística entre estas dos etapas de crecimiento y además entre distancias geográficas (Figura 22).

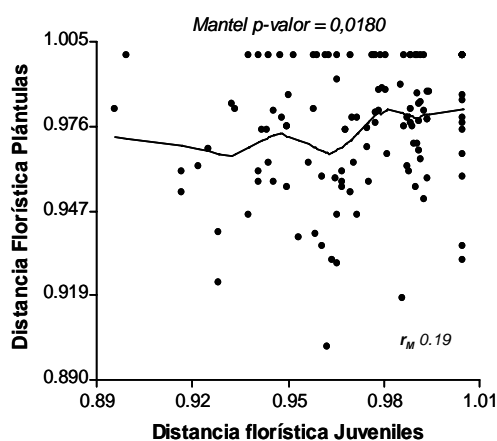


Figura 22. Correlación entre las matrices de distancia florística de las comunidades de plántulas y juveniles de especies leñosas regeneradas.

La prueba simple de Mantel y un correlograma puntual entre las matrices de distancia geográfica y distancia ambiental, esta última matriz compuesta por la elevación en m.s.n.m (cuya relevancia en el estudio ha sido determinante) y la pendiente, se observa una alta correlación (r_M 0.69 ; $p < 0.0001$), lógica sobre todo en el paisaje de Esparza donde las bajas

elevaciones presentan bajos grados de pendiente mientras que a una mayor distancia están ubicadas las parcelas de altas elevaciones con mayores grados de pendiente (Figura 23). El correlograma con los índices I y c, demuestra un comportamiento típico de existencia de un gradiente (Sokal 1979, Rosenburg 2006).

Existe correlación entre la variabilidad florística y la distancia geográfica, con valores de r_M superiores a 0.4, siendo más alta la correlación para el estadio plántulas que para juveniles (Cuadro 14). Sin embargo, en ambos casos, la mayor similitud entre la composición florística ocurre cuando las distancias entre los puntos de muestreo son cercanos, mientras la similitud decrece a medida que los puntos se alejan geográficamente (Figura 24). Aunque las relaciones con las distancias ambientales no son tan fuertes, tiende a ser mayor la relación de la matriz ambiental con la distancia florística para plántulas. Estos resultados permiten acercarse a la afirmación de que en la zona la dispersión (variabilidad florística) tiene una correlación espacial o geográfica, que finalmente permite afirmar la tendencia de un patrón de relación entre la composición, factores ambientales y las distancias geográficas.

Cuadro 14. Correlaciones de la prueba de Mantel de la composición florística de plántulas y juveniles de especies leñosas en relación a la distancia geográfica y ambiental.

Matrices	Plántulas		Juveniles	
	rMantel	p	rMantel	p
Distancia Geográfica	0.47	<0,0001	0.42	0.001
Distancia Ambiental (elevación-pendiente)	0.3	<0,0001	0.25	0.005

Nivel de significancia $p < 0.05$

Los índices de Moran y Geary tienen usualmente interpretaciones similares, y en este caso tanto en plántulas como en juveniles el comportamiento es muy similar y los valores del correlograma fueron significativos para los dos índices (Cuadro 15), presentandose un patrón de gradiente (Rosenber 2003). Sin embargo los valores del índice de Moran son valores negativos en su mayoría a pesar de ser valores inicialmente muy cercanos a cero, pero su valor negativo incrementa a medida que existe un aumento en la distancia.

Cuadro 15. Valores de los índices de Moran y Geary para el correlograma Composición florística en relación a la distancia geográfica ($p < 0.05$).

		Plántulas									
Moran	-0.02	-0.09	0.02	-0.02	-0.02	-0.11	-0.06	-0.09	-0.13	-0.11	
Geary	0.84	1.25	0.51	0.64	0.7	1.17	0.92	1.19	1.35	1.17	
		Juveniles									
Moran	-0.02	-0.04	-0.02	-0.05	-0.05	-0.09	-0.06	-0.09	-0.11	-0.1	
Geary	0.92	1.05	0.76	0.86	0.84	0.96	0.9	1.06	1.19	1.19	

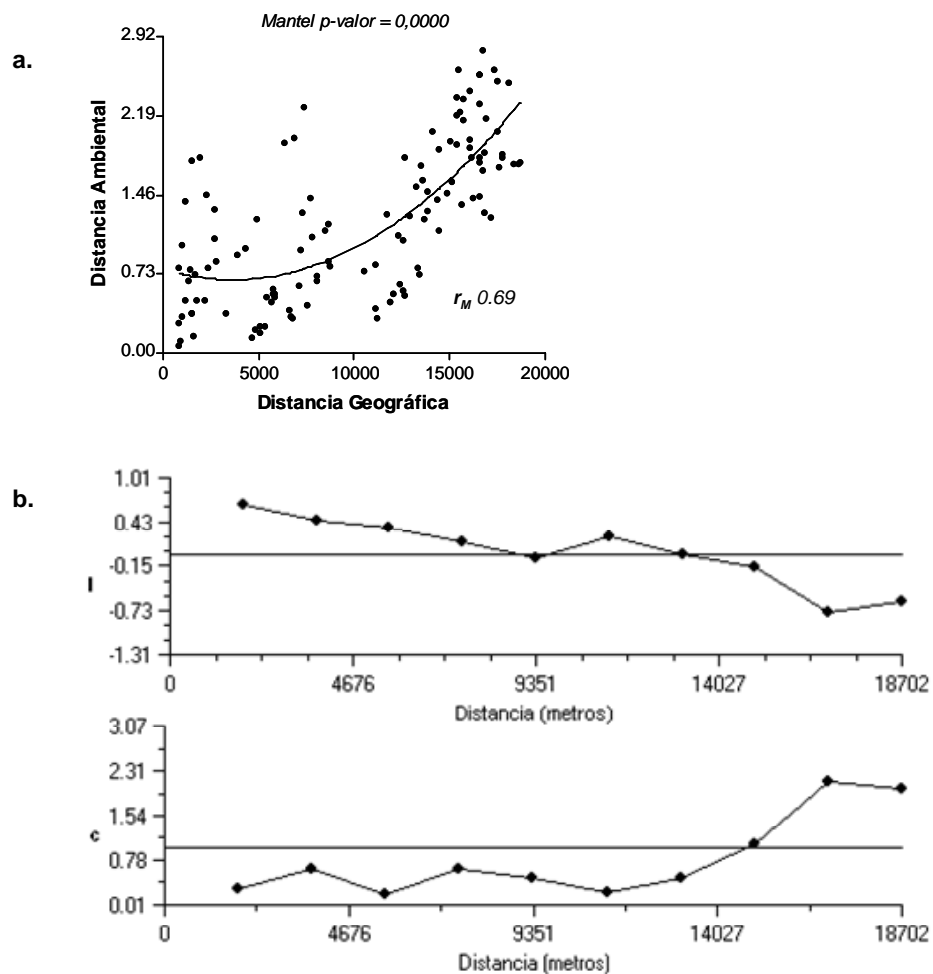


Figura 23. Relación entre la distancia geográfica y ambiental en Esparza. a. Diagrama de dispersión que muestra la alta correlación espacial entre la distancia ambiental y la distancia geográfica mediante r_M ; b. Correlograma con los coeficientes de autocorrelación de Moran (c) y Geary para las variables ambientales como un promedio en relación a la distancia geográfica.

La prueba parcial de mantel otorgó resultados no significativos (Cuadro 16), tanto con la matriz ambiental como con la de distancia geográfica para plántulas y juveniles. Estos valores no significativos permiten apreciar y respaldar que no existe completa independencia de los factores ambientales y geográficos en este paisaje tal como, donde a medida que la distancia incrementa entre las parcelas de muestreo los valores de pendiente y altura también (Figura 25).

Cuadro 16. Prueba parcial de Mantel para las matrices de distancia geográfica y distancia ambiental ($p < 0.05$)

Matriz control	Estadio	p
Matriz Ambiental	PL	0.298
	JUV	0.258
Matriz Geográfica	PL	0.951
	JUV	0.973

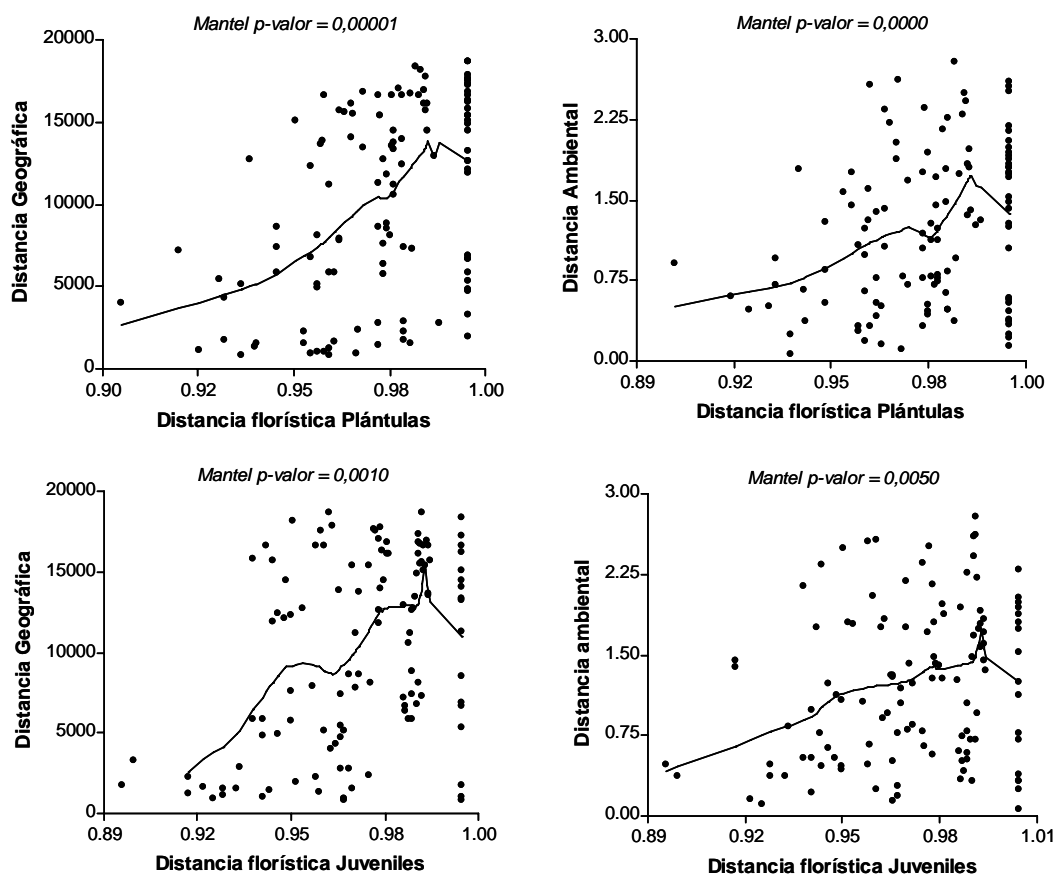


Figura 24. Autocorrelación entre las distancias florísticas de las especies regeneradas y las distancias geográficas y ambientales en el agropaisaje de Esparza.

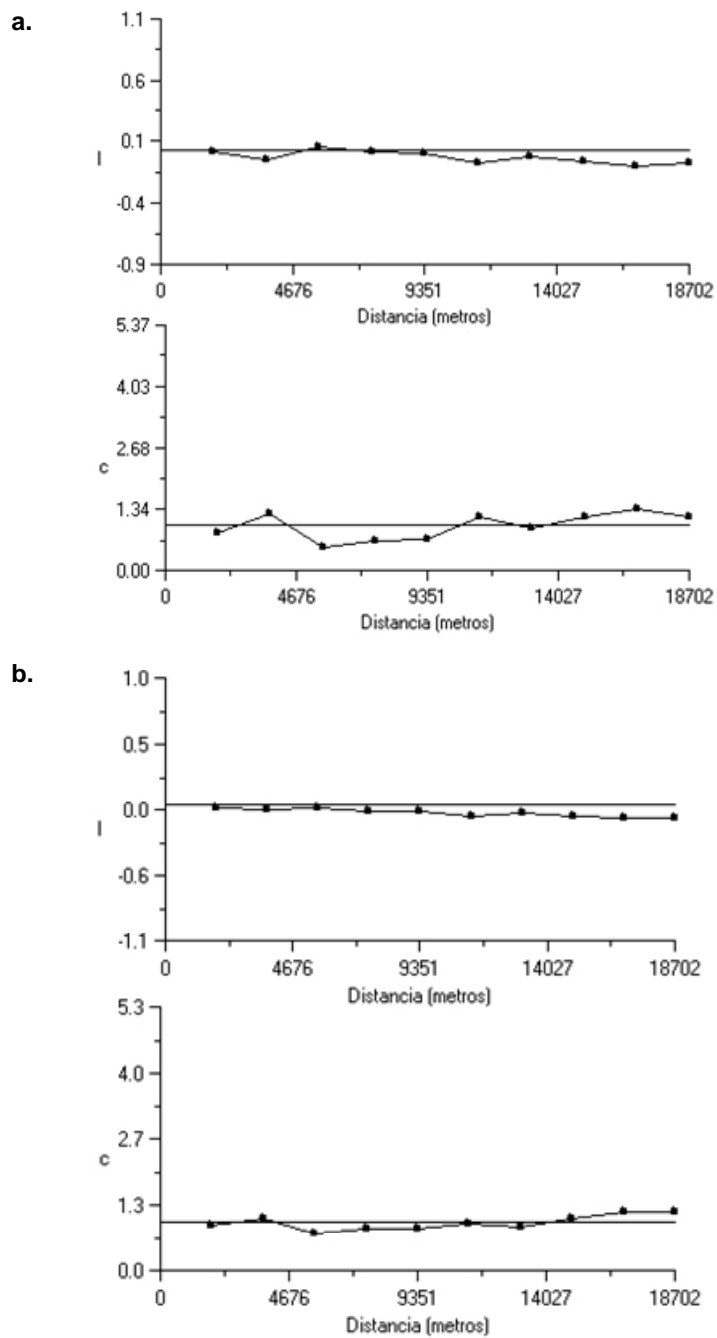


Figura 25. Correlogramas con los coeficientes de autocorrelación de Moran (c) y Geary para la composición florística en relación a la distancia geográfica $p (< 0.05)$. a. Plántulas; b. Juveniles.

3.4 Discusión

3.4.1 El bosque como fuente de propagulos

La regeneración natural en la zona de estudio presentó una alta similitud con las especies del bosque secundario existente, a pesar de que las áreas de pastura fueron el uso de la tierra dominante al interior de los sitios de muestreo. La similitud con las especies del bosque fue mayor a nivel de plántulas que de juveniles indiferentemente de la zona, señalando así que las especies del bosque participan en el flujo de semillas dispersadas del bosque a la pastura, pero que diversos factores bióticos o abióticos pueden estar afectando negativamente su desarrollo y establecimiento a alturas superiores a 30 cm. A pesar de este evento, la comunidad de juveniles parece estar más consolidada a nivel florístico-estructural diferenciándose claramente zonas de baja densidad-alta elevación de zonas de alta densidad-baja elevación, determinando una asociación que no ocurre a nivel de plántulas, ya que parece ser un estado en el que muchas de las especies plántulas no sobreviven al siguiente estadio.

De esta forma, es posible asegurar que en estas pasturas la lluvia de semillas a partir de las áreas de bosque es la principal fuente de propágulos y posible guía en los patrones florísticos dependiendo de la composición actual del bosque más que del banco de semillas del suelo -a pesar de que este estudio no realizó ningún muestreo de suelos-(Duncan y Chapman 1999), ya que los cambios de uso del suelo pueden disminuir grandemente los recursos necesarios para la regeneración natural, y el banco de semillas declina en sus densidades y correspondencia con la vegetación actual. De tal forma que la sucesión natural de especies leñosas del bosque depende de las semillas dispersadas por el viento o por animales dispersores (Uhl *et al.* 1981, Nepstad *et al.* 1991, Brown y Lugo 1994, Viera *et al.* 1994, Da Silva *et al.* 1996). La alta similitud de la regeneración natural de las pasturas con las especies actuales del bosque, se debe a que las semillas del bosque pueden dispersarse, germinar, establecerse y contribuir con la conservación florística actual pero no necesariamente por estar acumuladas en el banco de semillas (Kellman 1974, Cook 1980, Tsuyuzaki y Kanda 1996, Tekle y Bekele 2000).

En este sentido, uno de los factores limitantes más severos en la regeneración de sitio es la ausencia de dispersores de semillas, ya que la recuperación de las áreas de pastura depende en primera medida de la dispersión más que de las que sean capaces de establecerse

en el banco, no sólo por lo mencionado antes sino también por que la mayoría de semillas del bosque tropical presentan baja viabilidad en áreas abiertas impidiéndoles ser perdurables en el tiempo debido a las presiones microclimáticas (Howe y Smallwood 1982, Uhl 1987, Garwood 1989, Aide y Cavelier 1994, González Montagut 1996, Nepstad *et al.* 1996, Hardwick *et al.* 1997, Zimmerman *et al.* 2000).

La alta similitud de la regeneración natural con la riqueza de especies del bosque permite afirmar que la lluvia de semillas es por el momento un potencial para la restauración del paisaje, y que tal como lo asegura Chazdon *et al.* (2003) la similitud *per se* esta indicando que la reproducción de especies de las áreas de bosque en zonas de potrero es una recuperación del paisaje a largo plazo debido a los aspectos de reproducción y mantenimiento de la diversidad genética. Por otro lado y de forma más detallada, el menor porcentaje de plántulas similares a las especies del bosque en Esparza puede estar relacionado además de los patrones estructurales del paisaje, con la susceptibilidad de la progenie a los diferentes factores de mortalidad y la efectividad (frecuencia e intensidad de ataque) de éstos (Horvitz y Schemske 1994, Hammond 1995).

Es necesario resaltar que en este estudio no fueron tenidas en cuenta las abundancias relativas de cada especie encontrada en el bosque con respecto a las encontradas como plántulas y juveniles, razón por la cual no es muy acertado asegurar eventos relacionados con la viabilidad de poblaciones de las especies y su variabilidad a través del tiempo. Esto, por que en algunos casos la similitud que considera abundancias relativas entre plántulas, juveniles y adultos guarda relación con patrones de regeneración del pasado en áreas de bosque y de pastura, o bien con respecto a especies que son comunes o abundantes dentro del bosque y que lo son en las pasturas y permiten tener un mayor acercamiento a la ecología de poblaciones de las especies (Linhart y Whelan 1980).

La permanencia de algunas especies sólo como plántulas y no como juveniles y viceversa es de especial interés para la conservación de la flora de bosque seco tropical, ya que observando los análisis de abundancias dentro de los tratamientos, es relevante el hecho de la presencia de un alto número de especies de plántulas como especies raras y escasas. En los análisis de especies-parcelas de muestreo, el grupo de baja densidad- altas elevaciones (Grupo 3) es un grupo cuyas especies clave se manifiestan tanto en plántulas como en juveniles, de tal forma que la conservación y probabilidad de permanencia de estas especies es alta en

comparación con aquellas especies que sólo aparecen como plántulas en los otros tratamientos, lo cual indica que muchas de las especies que no son capaces de establecerse a juveniles pueden muchas veces ser especies raras y escasas, mientras que la abundancia en algunos casos permite que algunos individuos sobrevivan, como lo hacen cerca del 50% del total de especies que se presenta en ambos estadíos.

Por otro lado, la alianza de categorías como baja abundancia a nivel de sitio y riesgo de extinción (UICN, INBIO) para algunas especies en las áreas de potreros con ganado activo de la zona es una situación de extrema alerta y de relevancia biológica para buscar alternativas de conservación, debido sobretodo a que son especies que han presentado un potencial de regeneración con el hecho de establecerse venciendo todo tipo de factores bióticos y abióticos adversos desde la etapa de semilla. El caso de *Swietinia macrophylla* y *Dalbergia retusa* (especies amenazadas) fueron especies registradas sólo como juveniles y en bajísima abundancia (raras y escasas), de tal manera que los individuos plántula o fueron muy escasos y de éstos sobrevivieron los registrados o bien, el número de individuos es un poco mayor y de éstos sólo unos pocos han sobrevivido al estadio juvenil después de un período completo de lluvias y de sequía inicial, además de estar bajo un sistema de cargas animales superiores a 2 animales por hectárea.

Una especie resistente a periodos largos de sequía y a las lluvias en las áreas de bosque seco tropical es *S. macrophylla*, y su éxito reproductivo en áreas abiertas esta dado por su mecanismo de dispersión por viento; sin embargo es una especie muy susceptible a la predación en estadíos juveniles, pero en poblaciones adultas su peligro ha sido la sobreexplotación como especie de alto valor maderable. En Costa Rica, esta especie está incorporada dentro de CITES desde 1995 y desde el año 1997 fue prohibido su aprovechamiento en el bosque natural. *D. retusa* es una especie registrada en potreros abandonados y en orillas de carreteras rurales en Costa Rica y otros países de Centro América, sin embargo su actual estado de peligro se debe al manejo indebido de esta especie que califica como una de las mejores maderas del mundo y que al igual que *S. macrophylla* presenta problemas de predación, peligrando en la etapa de semilla por patógenos u hongos (Cordero y Boshier 2003).

La particular presencia de éstas especies en las áreas abiertas de la región de Esparza hace urgente una medida de conservación a nivel de finca en la valoración de la regeneración

natural de éstas y de otras notificadas en este estudio (especies raras y escasas), las cuales han ido adaptándose a las condiciones de interior de pastura y algunas superan los 30 cm de alto, pero con amenazas continuas además de la presencia de ganado. Características conocidas y el desarrollo de nuevas investigaciones sobre su crecimiento pueden ser consideradas en acciones de conservación *in-situ*, como por ejemplo el estudio realizado por Gerhardt (1993) quien sembró plántulas de las especies *Cedrela odorata* y *S. macrophylla* (especies demandantes de luz) e *Hymenaea coubaril* y *Manilkara chicle* (tolerantes a la sombra), tanto en pasturas como al interior de bosque, registrándose una alta mortalidad de plántulas debido principalmente a la sequía en la época seca, y de donde *S. macrophylla* mostró una sobrevivencia del 45% en áreas de pastura durante 3 años.

En particular es necesario resaltar que el rol colectivo de muchas de las especies raras puede llegar a ser muy importante para los servicios ecosistémicos. La contribución de cada especie rara es usualmente pequeña, pero todas estas juntas pueden ser más importantes para el funcionamiento ecosistémico que pocas especies abundantes (Tscharntke 2005), tal como puede ocurrir en Esparza donde las especies raras y escasas son un alto porcentaje de la población al respecto de tener un alta abundancia de pocas especies.

Los mecanismos de dispersión de las especies indicadoras de las comunidades de especies regeneradas en los sitios de muestreo demostraron en gran parte el éxito de la regeneración de especies del bosque dispersadas por aves y murciélagos, así como también la influencia del ganado y de aspectos de historia de uso que se manifiestan en el tipo de especies presentes, algunas colonizadoras. Tal es el caso de las especies indicadoras en los grupos 1 y 3, quienes estuvieron más asociadas a la dispersión por aves o por viento, mientras que las del grupo 2 (tratamientos de Alta densidad-bajas elevaciones) estuvieron más asociadas a especies dispersadas por el ganado y por el viento; y a la presencia de arbustos colonizadores de suelos infértiles, ácidos y muy posiblemente degradados como el caso de *Curatella americana* y *Randia karstenii* (Vargas 2001), entendiendo así que la zona de baja elevación ha sido mas fuertemente intervenida desde el punto de vista ganadero en la región.

3.4.2 Relaciones de la diversidad y abundancia de plántulas y juveniles: factores bióticos y variables estructurales de hábitat

Los factores biofísicos fueron importantes en la distribución de plántulas y juveniles, encontrando que tanto el número de especies como el número de individuos siempre fue mayor a mayor elevación sobre el nivel del mar y en presencia de una baja densidad de árboles, así como a mayores grados de pendiente. Esta tendencia es similar a la descrita por autores como Gillet *et al.* (1999) quienes indican que la elevación y la pendiente son los factores biofísicos que más influyen en la diversidad de plántulas en comunidades de plantas leñosas, la cual tiende a aumentar y se convierte en un factor decisivo para la consolidación estructural de las comunidades vegetales, ya que la topografía y la heterogeneidad del relieve en zonas altas representan una fuente de recursos y variabilidad de sitios para el desarrollo de la diversidad de especies (Heikkinen 1996). En caso contrario, la alta diversidad en regiones de baja elevación puede también estar directamente correlacionada a la historia de uso y manejo y no sólo a las condiciones biofísicas y ambientales (Grabherr *et al.* 1995), situación que explica que la baja diversidad en zonas bajas en Esparza está relacionada al uso extensivo en ganadería debido a la topografía plana (los ganaderos conservan cuidadosamente las partes más altas y con relieves abruptos) y donde la presencia de una alta densidad de árboles es una cuestión reciente debido a la implementación agrosilvopastoril (Felix Quirós com. Pers. 2006).

En los últimos años ha sido bien documentado que bajo el dosel de los árboles dispersos en áreas de pastura la regeneración natural es más favorable que en áreas abiertas, debido a que bajo las copas de los árboles se superan condiciones adversas y se brindan condiciones como la disminución de la radiación solar, las bajas tasas de transpiración, la alta humedad del suelo, fertilidad y disponibilidad de nutrientes, que en conjunto permiten establecer procesos ecológicos distintos a los de áreas abiertas, convirtiéndose de alguna manera en centros de reclutamiento de especies (Guevara *et al.* 1986,1992, Campbell 1990; Nepstad *et al.* 1991, Belsky *et al.* 1993, Kolb 1993, Viera *et al.* 1994, Da Silva *et al.* 1996, Holl y Lulow 1997, Benítez 1998, Harvey y Harber 1999, Toh *et al.* 1999). Sin embargo estas características pueden no estar actuando a nivel de paisaje en áreas abiertas si de altas densidades de árboles dispersos se trata, tal como lo afirman Gillet y Gallandat (1996) y Gillet *et al.* (1999), donde con coberturas de proyección de la copa de árboles en el suelo superiores al 50% se presenta una correlación negativa con la diversidad de plántulas establecidas,

mientras que la correlación positiva ocurre cuando la cobertura arbórea es inferior a 50% pero no menor al 10%. Aunque en Esparza no se consideraron las proyecciones de la copa de los árboles en el suelo, la presencia de una alta densidad de árboles en el terreno implica en gran medida que sus proyecciones de sombra sean altas también y se presente la misma correlación negativa entre cobertura y diversidad de plántulas en pasturas.

Esquivel y Calle (2002) reportan una relación positiva entre densidad de árboles y diversidad de plántulas en pasturas, la cual también tiene una relación con el medio donde se desarrolló el estudio y las características ambientales favorables para la germinación de semillas, entre otras cosas. De esta manera, la relación negativa en Esparza, puede verse explicada en función de factores bioclimáticos - además de las variables biofísicas como elevación y pendiente-, asociados a la germinación y establecimiento de las semillas dispersadas. Tal como lo recopiló Hammond (1995), la sobrevivencia de semillas y plántulas esta influenciada por: la predación por vertebrados e invertebrados, patógenos, desecación, inundación, daños físicos de la hoja, inhibición química o alelopatía por otras especies y competencia de recursos.

En época de sequía (Enero-Mayo), la precipitación en las partes bajas de Esparza es inferior a los 1400 mm, mientras que en las partes altas el umbral debe ser superior considerando que es parte alta de la cuenca y sabiendo que en invierno llega a tener precipitaciones cercanas a los 3.000 mm. Así, la sequía es una dificultad severa en la zona baja, no solo por las temperaturas y brillo solar elevados si no también por que la poca precipitación que cae (5% de las lluvias de todo el año (Ríos 2006)) puede estar siendo interceptada en gran parte por la cobertura vegetal establecida. Young (1997), Ibrahim *et al.* (2001) y Ríos (2006), afirman que la interceptación de lluvias es superior en sistemas con mayor cobertura vegetal, debido a que las copas de los árboles dispersos reducen la cantidad de agua que podría estar llegando al suelo afectando la dinámica hídrica con los incrementos de infiltración y retención de agua.

En este sentido, en el bosque muy húmedo tropical de Los Tuxtlas (México) donde las zonas de potreros presentan una alta densidad de árboles (más de 7 árboles por hectárea), Williams-Linera *et al.* (1998) determinaron que existen variaciones microambientales como la temperatura del suelo y la humedad relativa del aire en las áreas de interior de la pastura que afectan la regeneración natural a pesar de la cobertura arbórea. En Esparza, la temperatura

promedio en época seca es superior a los 30 grados centígrados (Ríos 2006) y muy probablemente influye en los procesos de regeneración natural y cuya severidad puede ser mayor debido a las bajas elevaciones donde las posibilidades de micrositos o microambientes óptimos para el establecimiento pueden ser reducidas, en comparación a lo que puede pasar en altas elevaciones donde el relieve un poco más abrupto genera más zonas de resguardo, ya que como lo aseguran varios autores el número y la diversidad de plántulas es función de la cantidad de sitios seguros que por lo general lo brindan la estructura y composición del paisaje (Harper 1977, Córdova 1985, Cornett 2000).

La presencia de árboles no necesariamente es sinónimo de altos grados de regeneración natural en las áreas abiertas. Linhart y Whelan (1980) encontraron que en áreas de pasturas con cercas vivas no existía diferencia con la regeneración natural de sitios bajo pastoreo en ausencia de cercas, sin embargo los sitios con cercas vivas presentan mayor número de especies raras. En Esparza la proporción de especies raras es mayor en las áreas de Baja densidad de árboles y carga animal alta, de tal forma que pueden estar presentándose procesos relacionados con la adaptación de las especies a aspectos como la herbivoría u otros asociados con la presencia de ganado y en especial con la estructura del paisaje y los factores bióticos de sitio, que siguen una línea de crear micro ambientes que generan procesos adaptativos de las especies, no relacionadas directamente con la presencia de cobertura en las zonas de potrero.

Por otro lado, los suelos y su origen pueden causar lógicamente una diferenciación a nivel de sitios. El origen volcánico del los suelos de la parte alta de la zona de estudio es relevante no sólo por que son suelos con un amplio horizonte A y B (Ríos 2006), sino por que en el paisaje este tipo de formación geológica ha generado la presencia de brechas y tobas que participan en la conformación característica donde se aprecian gran cantidad de rocas dispersas en los potreros (Bergoeing 1998), mientras que el paisaje de baja elevación los suelos de origen sedimentario, son suelos que actualmente debido a la historia de uso, presentan mayor erosión por el ganado y los fuertes vientos. La presencia de rocas en la zona alta pueden considerarse como sitios óptimos para la germinación (observación personal), ya que la mayoría de centros de geminación en estas zonas en el interior de los potreros estaban cerca de las rocas de gran tamaño. Las rocas parecen brindar un hábitat de sombra, protección y humedad para las semillas que arriban en el potrero, tal como lo señalan Steenbergh y Lowe (1969), donde un buen hábitat de crecimiento es las áreas con rocas grandes en paisajes

carentes de árboles, estableciéndose una relación entre las rocas y los otros aspectos como micro relieve y temperaturas medias, como en las zonas altas en Esparza.

La predación por insectos y otros grupos, así como el ganado (aunque las cargas animales en este estudio no tuvieron efecto sobre las variables respuesta) pueden actuar sobre la menor diversidad y abundancia de plántulas y juveniles en las zonas de alta densidad de árboles. Muchos autores confirman que la predación por insectos, aves, o mamíferos pequeños terrestres, es mayor bajo árboles dispersos, así como en áreas de pasturas con procesos de sucesión (Uhl 1987, Hammond 1995), sin embargo esto también tiene relación con las especies dispersas en la pastura (Willson y Whelan 1990, Holl y Lulow 1997), la época del año (Willson 1988, Whelan *et al* 1991) y el caso a nivel de sitio (Holl y Lulow 1997).

En estudios de regeneración natural con ganado activo, algunos autores indican que la mayor diversidad de especies ocurre cuando el pastoreo de las áreas es moderado (Harper 1977, Collins 1987), mientras que otros definitivamente exponen que la diversidad decrece en función del incremento de presencia de ganado (Waser y Price 1981, Williams-linera 1990, Esquivel 2005). Sin embargo en este estudio no se presentó interacción de la carga animal con la densidad de árboles, pero sí de la carga con las distancias bosque-pastura (variable estructural), específicamente con la riqueza de especies, donde ésta es mayor al borde del bosque que en el interior de la pastura en sitios de alta carga animal.

En particular, la estructura del paisaje y el borde del bosque determinan efectos florístico-estructurales sobre la vegetación que se establece (Didham y Lawton 1999) y en el caso de Esparza la distancia Bosque-Pastura fue una de las variables estructurales más significativas en los patrones de distribución de plántulas y juveniles, indicando el papel fundamental del borde (efecto de borde) en la recuperación de áreas debido a su labor amortiguadora en la primera fase de crecimiento de las especies leñosas (Myster y Pickett 1992, Williams-Linera *et al.* 1998) y un efecto de interior de pastura en la diversidad y abundancia de plántulas y juveniles con disminuciones superiores al 50% de especies e individuos.

De esta forma, se presenta en la zona un efecto de borde de bosque y un efecto de interior de pastura, debido a que en el caso de plántulas más que en juveniles, la mayor abundancia y diversidad ocurrió al borde del bosque y debido a los cambios como incremento en la temperatura del aire, del suelo, velocidad del viento, descenso en las tasas de

transpiración, entre otras cosas (Lal y Oduro-Afriyie 1981, Fritschen 1985, Lal 1987, Williams-linera 1990) disminuyen potencialmente entre las distancias 50, 100 y 150 y ya estando de nuevo al interior de la pastura, indiferentemente de la carga animal, se presenta un incremento el cual debe ser un efecto de interior de pastura en las características del paisaje en estudio.

Los descensos de diversidad en la regeneración natural a los primeros 50 m del borde a la pastura se pueden explicar con aspectos relacionados al estrés hídrico en época seca, ligados directamente con altas temperaturas en el suelo, baja humedad, además de la competencia de los recursos con el sistema radical denso de las pasturas (Knoop y walter 1985, Uhl 1987, Nepstad *et al.* 1990, González-Montagut 1996, Tsuyuzaki y Kanda 1996, Smith y Schacklenton 1988), las cuales cambian las características químicas y físicas de la germinación y crecimiento de semillas de especies leñosas (Sauer y Struik 1964). Es necesario señalar que el descenso en diversidad y abundancia fue siempre menor en juveniles, individuos de mayor tamaño y fortaleza fisiológica, que les permite sobrellevar con más resistencia la agresividad de las pasturas, los cambios de humedad del suelo y sequía en relación a los individuos con alturas inferiores a 30 cm (Steenbergh y Lowe 1969, Doescher *et al* 1987).

El efecto interior de pastura (incremento en diversidad y abundancia después de los 150 m al interior de la pastura desde el borde) parece estar causado en gran medida de acuerdo a la información de sitio, por las distancias intermedias entre las áreas de bosque que no exceden los 300 m, y que sin duda permiten mayor paso a los dispersores y mayores oportunidades de conectividad. En particular, varios autores sustentan la idea que la colonización de áreas abiertas es afectada por la distancia entre las fuentes de semillas, es decir las distancias entre bosques y las áreas de pastura (McClanahan y Wolfe 1987, Hughes y Fahey 1988, Van Ruremonde y Kalkhoven 1991), ya que existe una relación negativa entre el número de semillas dispersadas y la lejanía del bosque. Pero si bien, aún estando a cortas distancias, el patrón de interior de pastura muy posiblemente también está relacionado a la presencia de dispersores.

En la mayoría de las ocasiones, indiferentemente del sitio y de los factores de sobrevivencia de cada especie no solo en arribar a la pastura sino también en establecerse (Willson y Crome 1989, Woods 1989, Weins 1992, Gerhardt 1993, Wunderle Jr 1997), las

plantas de bosques secos tropicales requieren de la dispersión por animales que realicen movimientos inter-hábitats con el propósito de colonizar nuevos sitios, siendo la mayoría aves cuya riqueza de especies alcanza a ser muy alta en zonas de potreros con árboles en relación a otros sitios (Cárdenas 2002, 2003). En este sentido, la colonización de las áreas de interior de pastura, esta muy relacionada con el potencial de las aves en dispersar semillas en sus vuelos de ida y regreso Bosque-pastura (Janzen 1988, Da silva *et al.* 1996, Clark *et al.* 1999) y aunque la densidad de semillas decrece al alejarse del bosque, ésta puede aumentar en relación a la existencia de árboles o arbustos dispersos que son como los encargados de cerrar la conexión bosque-pastura con comportamientos como la percha y la defecación (McClanahan y Wolfe 1987, Campbell *et al.* 1990, Wunderle Jr. 1997).

Para el área de estudio en particular, la presencia de plántulas y juveniles de especies del bosque aún en la distancia más alejada (efecto interior de pastura) parece entonces estar relacionada con la distancia a las áreas de bosque y no con el área de estas fuentes de semillas y tampoco la proporción de árboles dispersos, ya que tanto en zonas de alta o baja densidad de árboles el efecto interior de pastura es evidente y la variable estructural área de bosque fue una variable no significativa para el caso de estudio. No con ello deja de ser relevante que la presencia de árboles en la pastura representa una conexión potencial entre las fuentes de semillas y el centro de la pastura, ya que por ejemplo para Esparza los árboles dispersos en potreros están en promedio localizados a más de 100 m del borde del bosque (Interpretación y Análisis SIG realizada para este estudio) de tal manera que la presencia de estos árboles y la incidencia de la corta distancia entre bosques en la zona (un promedio de 300 m entre cada área) permiten de alguna manera el estableciendo de plántulas y juveniles en la distancia de 200m como un efecto que puede ser un resultado triangular de estructura, factores biofísicos y el desafío de los dispersores que alcanzan a hacer viajes inter-hábitats.

Con respecto a la ausencia de individuos y de especies en las distancias 100 y 150 m, es posible hacer referencia a que en las áreas de bosque se mantienen aves y otro tipo de dispersores que son capaces de cruzar distancias mayores a los 200 m al interior de la pastura, pero que dejan libre de dispersión a las distancias intermedias, tal vez debido al vuelo y o a la capacidad de los vientos (Duncan y Chapman 1999). Pero a nivel de paisajes fragmentados, la predación es uno de los eventos adversos en el proceso de regeneración natural que puede estar relacionada a patrones de cercanía o lejanía del bosque. Sork (1983), Burkey (1993) y

Usunkoya (1994), indican que la predación de semillas aumenta del borde del bosque hacia la pastura, de tal forma que si se sobreponen situaciones, la baja abundancia y diversidad actual en distancias entre 50 y 150 m y la menor diversidad y abundancia de regeneración natural para paisajes con alta densidad de árboles puede estar dado por mortalidad debido a altos niveles de predación – los árboles dispersos pueden convertirse en atractivos de insectos, aves y otros animales predadores – y carencia de flujo de lluvia de semillas en esos lugares (Benítez-Malvido 1998, 2001, Benítez-Malvido-Martínez-ramos 2003, Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005). El borde del bosque en el caso de Esparza parece no presentar altos niveles de herbivoría y daños bióticos como lo prueban la alta abundancia y diversidad encontrada con respecto a las demás distancias, a diferencia de lo que ocurre en otros paisajes fragmentados. (Andrén y Angelstam 1988, Benítez-Malvido 1998, Cadenasso y ticket 2001, Benítez-Malvido-Martínez-ramos 2003, Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005).

Los patrones de regeneración regional están vinculados a la presencia de bosque, pero los factores a nivel bio-espacial pueden estar ejerciendo un papel en la sobrevivencia o mortalidad de las semillas dispersadas desde el bosque, de tal forma que los árboles dispersos en potreros por si solos no son la única estrategia efectiva para la recolonización de áreas (Holl *et al.* 2000). Sin embargo, y de manera más concluyente en relación a los análisis realizados con la prueba de Mantel, a nivel de paisaje, los patrones de regeneración y variabilidad de la flora establecida están ligados a factores de dispersión de semillas limitados por las distancias espaciales o geográficas, y también por las condiciones ambientales de sitio, en este caso con la elevación y la pendiente.

De esta forma, en Esparza existe un gradiente de distribución de las plántulas y juveniles relacionado con la distancia geográfica donde los sitios mas cercanos presentan una alta similitud florística, y esta decrece a medida que la distancia entre sitios se incrementa, para el caso existe similitud entre las poblaciones a bajas elevaciones, y así con relación a las parcelas presentes en las altas elevaciones. Esta situación es poco conocida en agropaisajes y a nivel de plántulas y juveniles, ya que la mayoría de estudios de variabilidad florística se han realizado a nivel de especies arbóreas en interior de bosque y entre áreas de bosque de gran tamaño (Ricklefs y Schluter 1994, Duivenvoorden y Lips 1998, Pirman *et al.* 2001, Condit *et al.* 2002, Ruokolainen y Tuomisto 2002, Condit *et al.* 2006, Chust *et al.* 2006, Jones *et al.* 2006, Sesni 2006), de tal forma que estos resultados permiten tener un visión sobre las

condiciones en el agropaisaje ligadas estrechamente a la heterogeneidad espacial, y aspectos biofísicos que limitan la dispersión de semillas, además de los otros factores evaluados en este estudio.

La realización de este estudio permite afirmar que existe una gran influencia de la estructura del paisaje sobre la presencia de regeneración natural en sitios de pastura con ganadería activa, especialmente por la relevancia de las distancias a las áreas de bosque y las correlaciones con aspectos biofísicos del sitio. La conservación de las áreas de bosque en Esparza se convierte en una consecuencia al observar la relevancia de estos como donadores potenciales de propágulos y cuyo potencial depende del grado de conectividad no sólo entre ellos si no con la presencia de árboles dispersos para ejercer una interconexión de hábitats por parte de dispersores, más no como una alternativa única, ya que la presencia de árboles dispersos no asegura el éxito de la regeneración en áreas abiertas, es solo un eslabón.

3.5 Conclusiones

- La regeneración natural en pasturas en esparza está influenciada por factores estructurales, biofísicos y de manejo. Las zonas de Baja densidad de árboles presentó la mayor abundancia y riqueza de plántulas y juveniles. La carga animal fue la variable de manejo que solo expresó significancia al tener interacción con la variable estructural de distancias Bosque-pastura.
- Las variables biofísicas elevación y pendiente, manifestaron una correlación positiva con la riqueza y abundancia de plántulas y juveniles.
- La distancia bosque-pastura y su interacción con los tratamientos evaluados tuvo una influencia significativa a nivel de sitio sobre la riqueza y abundancia de la regeneración natural. Se define un patrón *Efecto bosque-pastura* debido a un descenso superior al 50% de individuos y especies del borde del bosque a los primeros 50 m al interior de la pastura, continuando en una disminución drástica en los 100 y 150 m y, un *Efecto interior de pastura* debido al incremento en diversidad y abundancia en los 200 m al interior de la pastura.
- Las variables estructurales del paisaje como cobertura de bosque, cobertura de pasto, área de las zonas de bosque seleccionadas, distancia entre fragmentos de vegetación,

no fueron significativas para el desarrollo y establecimiento de plántulas y juveniles en este estudio.

- Los patrones de regeneración regional están vinculados a la presencia de bosque, pero los factores a nivel bio-espacial pueden estar ejerciendo un papel en la sobrevivencia o mortalidad de las semillas dispersadas desde el bosque, de tal forma que la densidad de árboles dispersos en pasturas por si solos no son la única estrategia efectiva para la recolonización y restauración.
- Los patrones de regeneración y variabilidad de la flora establecida están limitados por las distancias geográficas, y también por las condiciones ambientales de sitio, en este caso con la elevación y la pendiente. Se presentó un gradiente de distribución de plántulas y juveniles relacionado con la distancia geográfica donde los sitios mas cercanos presentan una alta similitud florística, y esta decrece a medida que la distancia entre sitios se incrementa.
- Las especies escasas (2 y 4 individuos en el área de muestreo) representaron en todos los tratamientos un alto porcentaje del total de individuos, más aún en presencia de cargas animales altas. Dentro de esta categoría se presentaron especies amenazadas o en peligro de extinción del bosque seco tropical y muchas fueron solo identificadas en uno de los dos estadios de crecimiento evaluados.
- El bosque puede ser reconocido como el principal donador de propágulos en la zona de pastura debido a la alta similitud florística (superior al 60%) entre especies regeneradas y especies de plantas leñosas presentes en las áreas de bosque seco. La similitud con las especies del bosque señala que las especies del bosque participan en el flujo de semillas dispersadas del bosque a la pastura.

3.6 Recomendaciones

- Debido al confundimiento de factores estructurales con los factores ambientales en estudio, es necesario estudiar una gama mas amplia y contrastante de variables estructurales y factores ambientales relacionados con la regeneración natural, que permitan construir matrices con información detallada p.e suelos, acumulación de materia orgánica, pluviosidad, temperatura, erosión, entre otras , que pueda ser

trabajadas sin confundimento bajo la prueba parcial de mantel, la cual permite conocer si las limitaciones de dispersión actual están dadas más por algún factor o asociación de tipo ambiental o sólo existen limitaciones geográficas.

- Este es un trabajo pionero sobre la existencia de un patrón florístico de especies leñosas regeneradas en pasturas ligado a factores geográficos y ambientales. Se recomienda continuar con este tipo de estudios para conocer más a fondo el tipo de agregación existente y estructura espacial, factores muy relevantes de la dinámica ecosistémica y conservación de las especies del bosque tropical en su proceso de recolonización de áreas abiertas.
- Se recomienda continuar en el perfeccionamiento de la metodología de muestreo. Los círculos son una buena estrategia para delimitación de zonas a nivel de paisaje, sin embargo, las subparcelas establecidas pueden ser reevaluadas para el muestreo de plántulas y juveniles, ya que puede ser un tamaño pequeño que limita el muestreo, tal como se apreció en las curvas de acumulación de especies. Y puede considerarse un tamaño distinto tanto para plántulas como para juveniles.
- Se recomienda evaluar más factores de manejo que reflejen la intensidad de pastoreo como por ejemplo el grado de defoliación, el pisoteo y la deposición de heces.
- La regeneración es un proceso dinámico y existente en las zonas de pastura de esparza de forma espontánea y natural, de tal forma que es una recomendación incentivar este proceso para ser vinculado en el manejo sostenible del área, no sólo por su relevancia en la conservación de especies leñosas de las zonas de bosque, sino como una opción dentro de los sistemas silvopastoriles para la alimentación del ganado y al mismo tiempo como una alternativa de conservación. Se recomienda especialmente potencializar las zonas altas de la zona de estudio debido a la dinámica actual de la regeneración, con una mayor diversidad y abundancia de especies de plántulas y juveniles.
- La presencia de especies amenazadas de extinción en las zonas de potrero indica la relevancia de hacer un estudio de estas poblaciones y su dinámica entre el bosque y el potrero con análisis de abundancias. También para contribuir con la opción de manejo en el área.

3.7 Bibliografía

- Aide, T. M; Cavelier J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2:219-229.
- Amelung, T; Diehl, M. 1992. Deforestation of tropical rainforests: economic causes and impact on development. Mohr, Tübingen, Germany.
- Andrén, H; Angelstam, P. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat island: experimental evidence. *Ecology* 69: 544-547
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation biology* 12: 380-389
- _____; Martínez-Ramos, M. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest. *Biotropica* 35: 530-541.
- Bergoing, J.P. 1998. Geomorfología de Costa Rica. Instituto Geográfico Nacional. San Jose, Costa Rica. 409 p.
- Brown, S; Lugo, A.E. 1990. Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology* 6 (1): 1-32
- Burkey, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two Neotropical rainforest sites. *Biological conservation* 66: 139-143.
- Cadenasso, M, L; Pickett, S, T. 2001. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CR); CIPAV (Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria); NITLAPAN. 2004. Enfoques silvopastoriles integrados para el manejo de ecosistemas. Informe anual de avance No 2. Eds. L Ibrahim; J Gobbi; F Casasola; E Murgueitio; E Ramírez. s.l. s.e. 167 p.
- Campbell, B.M; Lynman, T; Hatton, J.C. 1990. Small-scale patterning in the recruitment of forest species during succession in tropical dry forest. *Vegetatio* 87:51-57
- Cárdenas G. 2002. Cobertura arbórea y diversidad de la comunidad de aves en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. Tesis de Maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE, Costa Rica. 138p.
- _____. 2003. Composición y estructura de la avifauna en diferentes sistemas de producción. In Sánchez M,D; Rosales M (eds), II Conferencia electrónica sobre agroforestería para la producción animal en América Latina. Estudio FAO y sanidad ambiental 155. FAO, Roma. <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/005/y4435s/y4435s00.pdf>
- Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree B-diversity in a tropical forest landscape in Panamá. *Journal of Vegetation science*: 17:83-92.
- Condit, R; Pitman, N; Leigh, E.G; Chave, J; Terborgh, J; Foster, R.B; Nuñez, P; Aguilar, S; Valencia, R; Villa, G; Muller-Landau, H.C; Losos, E; Hubell, S.P. 2002. Beta- diversity in tropical forest trees. *Science*: 295: 666-669
- Cook, R. 1980. The biology of seed dispersal in the soil. In Solbrig, O.T (ed.), *The plant seed*, 107-179. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Clark, J, S; Silman, M; Kern, R; Macklin, E; Hillerislambers, J. 1999. Seed dispersal near and far : patterns across temperate and tropical forest. *Ecology* 80(5): 1475-1494.
- Cordero, J; Boshier, D.H. 2003. Árboles de Centroamérica-Un Manual para Extensionistas. Instituto Forestal de Oxford-CATIE.
- Córdova-Casillas, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. In Gomez-Pompa, A; del Almo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volumen II.* 103-128 p.
- Corlett, R.T. 2001. Pollination in a degraded tropical landscape: A Hong Kong case study. *Journal of tropical ecology* 17: 155-161

- Cornet, M.W; Reich, P.R; Puettmann, J; Frelich, L.E. 2000. Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thunja occidentalis* (Cupressaceae) regeneration. *American Journal of botany* 87(12): 1807-1814.
- Colwell, R.K. 2006. ESTIMATES: Statistical Estimation of Species, Richness and Shared Species from Samples, Version 7.5. Available at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Persistent URL <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Da silva, J.M; Uhl, C; Murria, G. 1996. Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation biology* 10: 491-503
- Dirham, R; Lawton, J. 1999. Edge structure determines the magnitude of change in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragment. *Biotropica* 31(1):17-30
- Doescher, P; Tesch, S.D; Castro, M.A. 1987. Livestock grazing: A silicultural tool for plantation establishment. *Journal of forestry* 85 (10):29-37.
- Duivenvoorden, J.F; Lips, J.M. 1998. Mesoscale patterns of tree species diversity in Colombian Amazonia. In: Dallmeier, F; Comiskey, J.A (eds.) *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean. Research and monitoring. MAB series Vol 21, UNESCO, París.*
- Duncan R.S; Chapman C.A. 1999. Seed Dispersal and potencial forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9 (3): 998-1008
- Esquivel, M.J; Calle Z. 2002. Árboles aislados en potreros como catalizadores de la sucesión en una localidad de la Cordillera Occidental Colombiana Vol. 9 N° 33-34
- _____, M. J. 2005. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos en Muy Muy, Matagalpa. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. Turrialba, Costa Rica. 150p.
- FAO. 1996. Forest Resources Assessment 1990. Survey of Tropical Forest Cover and Study of Change Processes. FAO Forestry Paper 130. Rome, Italy.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47(1-4): 295-321
- Gascon, C; Da Fonseca, G.A.B; Secherest, W; Billmark, K.C; Sanderson. 2004. Biodiversity conservation in deforested and fragmented tropical landscapes: An overview. In Schroth G; Da Fonseca, GAB; Harvey, C; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Izac AM N. *Agroforestry and Biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island press, Washington. Pp 15-32
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panamá: a community study. *Ecological monographs* 53:159-181
- _____. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In Leck, M. A; Parker, V. T; Simpson R. L (eds). *Ecology of soil seed banks*. P: 149-208 Academic Press, Inc., San Diego, California.
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling recruitment in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of vegetation science* 4:95-102.
- Gómez-Pompa, A; Ludlow-Wiechers, B. 1979. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. In Gómez-Pompa, A; Vásquez-Nañez, C; Del Almo, S; Butanda, A. (eds) *Regeneración de selvas*. Instituto de investigaciones sobre recursos bióticos. Xalapa, Veracruz, México. Pp. 11-31
- González Montagut, R. 1996. *Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Ph.D. dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.*
- Guevara, S; Purata, S.E; Van de Maarel, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84
- _____; Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Hammond, D. S. 1995. Post dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees alter shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of tropical ecology* 11:295-313.

- Hardwick, K; Healey, J; Elliott, S; Garwood, N; Anusarnunthorn, V. 1997. Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. *Forest Ecology and Management* 99:203-214
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic press inc. London. 892 p.
- Harvey, C; Harber, W. A. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry systems* 44: 37-68.
- Heitschmidt, R. 1993. The ecology of grazing management. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 1267-1270
- Heikkinen, R. K. 1996. Predicting patterns of vascular plants species richness with composite variables: a meso-scale study in Finis Lapland. *Vegetatio* 126: 151-165
- Holl, K; Loik, M.E; Lin, E.H; Samuels, I.A. 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology* 8: 339
- Hopkins, M.S; Tracey, J.G; Graham, A.W. 1990. The size and composition of soil seed-banks in remnant patches of three structural rainforest types in north Queensland. *Aust. Journal of ecology* 15:43-50
- Horvitz, C; Schemske, D. 1994. Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75 (7): 1949-1958
- Howe, H. F; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Hubbell, S.P. 2001. *A unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ, US.
- Hughes, J.H; Fahey, T.J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbance northern hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 115:89-99.
- Ibrahim, M, Schlöndorff, A. Camargo, J. y Souza, M. 2001. Multi-strata silvopastoral systems for increasing productivity and conservation of natural resources in Central America. J.A. Gomide, W.R.S. Mattos, S. C. da Silva (Eds.) *Proceedings of the XIX International Grassland Congress*. Brazil, Piracicaba, Brazilian, FEALQ. 645-650 pp.
- InfoStat (2004). *InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- Janzen, D. 1981. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62(3): 593-601
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:105-116
- Jones, M.M; Tuomisto, H; Clark, D.B; Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of ecology* 94:181-195
- Kellman, M.C. 1974. The viable seed content of some tropical agricultural soils. *Journal of Applied ecology* 11: 669-678.
- Knoop, W.T; Walker, B.H. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of ecology* 73:235-254
- Legendre, P; Fortin, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138
- _____; Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Linhart, Y, B; Whelan, R, J. 1980. Woodland regeneration in relation to grazing and fencing in coed gorswen, North Wales. *Journal of applied ecology* 17: 827-840.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 177p.
- Malo, J.E; Suárez, F. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. *Journal of vegetation science* 6:169-174.

- McClanahan, T.R; Wolfe, R.W. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7:279-288
- McCune, B; Grace, J.B. 2002. Analisis of ecological communities. Software Desing, Oregon, USA. 300 P.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, E. A. S. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Para, Brazil. Pages 215 229 in A. B. Anderson, editor. Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest. Columbia University Press, New York.
- _____; Uhl, C; Serrao, E.A.S. 1991. Recuperation for a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20:248-255
- Pitman, N.C.A; Terborgh, J.W; Silman, M.R; Nuñez, V.P; Nelly, D.A; Ceron, C.E; Palacios, W.A; Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazon terre firme forest. *Ecology*: 82: 2101-2127
- Ricklefs, R. E; Schluter, D. 1993. Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. University of Chicago press, Chicago, IL.US.
- Ríos, J.N. Comportamiento hidrológico de sistemas de producción ganadera convencional y silvopastoril en la zona de recarga hídrica de la subcuenca del río Jabonal, cuenca del Río Barranca, Costa Rica. Tesis de Maestría, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE 116P.
- Rosenburg, M. S. 2006. *PASSAGE: Pattern Analysis, Spatial Statistic and Geographic Exegesis, Version 2.* <http://www.passagesoftware.net/>. Center for Evolutionary Functional Genomics / Bidesign Institute. Arizona state University.
- Ruokolainen, K; Tuomisto, H. 2002. Beta-diversity in tropical forest. *Science* 297:1439
- Sánchez Merlos, D; Harvey, C.A; Grijalva, A; Vilchez, S; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Rev. Biol. Trop.* 53 (3-4): 387-414
- Sauer, J; Struik, G. 1964. A posible ecological relation between soil disturbance light-flash and seed germination. *Ecology* 45(4): 884-886.
- Sesni, S. 2006. Tesis de doctorado.
- Sigma Plot, 2002. Sigma Plot[®] version 9.0. SPSS Publishing, Chicago, Illinois.
- Sisk, T. D. 1991. *Distribution of birds and butterflies in heterogenous landscapes. Ph.D. dissertation.* Stanford University, Stanford, California.
- Smith, J., Sabogal, C; De Hong, W; Kaimowitz. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Ocasional paper 13, Center for internacional forestry research.
- Smith, T.M; Schackleton, S.E. 1988. The effects of shading on the stablishment and growth of *Acacia tortilis* seedlings. *African journal of Botany* 54:375-379.
- Slocum, M.G; Horvitz, C.C. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62
- Sothwood, T.R.E; Kennedy, C.E.J. 1983. Trees as islands. *Oikos* 41: 359-371
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker & D. K. Moskovits. 1996. Neotropical Birds, Ecology and Conservation. Chicago: The University of Chicago Press.
- Tscharntke, T; Klein A.M; Kruess, A; Steffan-Dewenter, I; Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecological letter* 8:857 -874
- Tekle, K; Bekele, T. 2000. The role of sees banks in the rehabilitation of degraded hillslopes in Southern Wello, Ethiopia. *Biotropica* 32(1):23-32
- Tsuyuzaki, S; Kanda, F. 1996. Revegetation Patterns and Seedbank Structure on Abandoned Pastures in Northern Japan. *American Journal of Botany* 83 (11):1422-1428

- Uhl, C; Clark, K; Clark, H; Murphy, P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of Amazon basin. *Journal of ecology* 69: 631-64
- _____. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture. *Journal of Ecology* 75:377-407
- Van Ruremonde, R.H.A; Kalkhoven, J.T.R. Effect of woodland isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of vegetation science* 2: 377-384
- Vargas, G. 2001. Fitogeografía de ecosistemas secos en la meseta de ignimbritas de Guanacaste, Costa Rica. *Rev. biol. trop.* mar. 2001, vol.49, no.1, p.227-238. ISSN 0034-7744.
- Vieira, I.C.G; Uhl, C; Nepstad, D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. As a succession facilitator in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115:91-99.
- Williams-Linera, G; Domínguez-Gastelú, V; García -Zurita, M.E. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12(5): 1091-1102.
- Woods, P.V. 1989. Effects of logging, drought and fire on structure and composition of tropical forest in Sabah Malaysia. *Biotropica* 21:290-298.
- World Resources Institute (WRI). 1998. *World resources 1998-1999*. Oxford University Press, Oxford.
- Wunderle Jr, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry ecology and management* 99:223-235
- Young, A. 1997. *Agroforestry systems for soil management*. 2nd. ed. CAB International, New York, USA. 320 p.
- Zimmerman, J., J. Pasarella, M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:328-338.

4 ARTÍCULO II

Alcázar-Caicedo, C. 2006. Regeneración natural de especies leñosas bajo el dosel de árboles dispersos en pasturas activas en un paisaje ganadero Mesoamericano: Influencia de la estructura y función del árbol disperso. Tesis M.Sc. CATIE.

Resumen

Los árboles dispersos constituyen en la actualidad uno de los elementos más importantes de cobertura en paisajes fragmentados y se ha demostrado su papel como centros de reclutamiento de plantas de la flora local, además de sus ventajas para el ganado en zonas de pasturas. Sin embargo, poco se conoce sobre cuales características de los árboles y del paisaje donde se encuentran son realmente claves para los procesos de regeneración natural. Por esta razón se realiza este estudio, el cual se enfoca en la regeneración natural bajo el dosel de cinco especies arbóreas de importancia en las zonas de pastura de una de las principales zonas ganaderas de Costa Rica, bajo diferentes paisajes diferenciados por la cobertura arbórea dispersa en pastura y la carga animal, con el fin de establecer el efecto y relación de aspectos estructurales, y funcionales relacionados con la reproducción, sobre la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles de especies leñosas regenerados bajo su dosel. Las especies seleccionadas se agruparon según sus mecanismos de dispersión (Anemocoria, Vertebrados no voladores y Murciélagos) y bajo el dosel de cada árbol (137 en total) se realizó una parcela cuadrada de 4m² para registrar plántulas y juveniles. Para cada árbol disperso se midieron características estructurales (DAP, copa, altura total), distancia al bosque e individuos arbóreos acompañantes. Fueron determinados tres rasgos funcionales de las especies regeneradas bajo el dosel de los árboles dispersos: el mecanismo de dispersión, tipo de fruto y tipo de crecimiento. Se realizaron análisis de composición de la regeneración natural y su relación con las especies arbóreas dispersas, se determinó la capacidad de regeneración coespecífica. Se realizaron análisis de contingencia y de correspondencia múltiple para conocer la relación entre los rasgos funcionales seleccionados entre árboles dispersos, el paisaje y regeneración natural. Se determina en este estudio que la regeneración natural de especies leñosas bajo el dosel de árboles dispersos en pasturas es un proceso relacionado estrechamente a los rasgos funcionales como tipo de fruto, mecanismo de dispersión y tipo de crecimiento, así como a características del paisaje, más que a aspectos taxonómicos de los

árboles dispersos. No fueron encontradas relaciones florísticas-taxonómicas árbol parental *versus* comunidad de plantas regeneradas y establecidas bajo el dosel y la capacidad de regeneración coespecífica se vuelve un caso aislado en medio de una situación multiespecífica. La estructura de los árboles dispersos en pasturas si influye en el proceso de regeneración natural. El DAP y la altura total indicaron relación positiva con la riqueza de especies bajo el dosel de algunas especies. La distancia de los árboles dispersos al bosque no fue una variable significativa correlacionada con la riqueza de especies bajo el dosel de árboles dispersos. Este estudio evidencia la importancia de los árboles dispersos en procesos de regeneración natural y funciones ecosistémicas ligadas a este evento, además de la necesidad de vincular estudios funcionales para el manejo y conservación de agropaisajes.

4.1 Introducción

Los acelerados procesos de fragmentación en el trópico en las últimas décadas han reemplazado las áreas originales de bosque, por un paisaje compuesto de un mosaico de cultivos, bosques secundarios y pasturas, donde la ganadería representa por lo menos a nivel de Centro América, una de las principales fuentes de expansión y deforestación (Janzen 1988, Gerhardt 1993). Sin embargo, ganaderos han conservado muchos árboles en sus pasturas debido a los beneficios humanos y ganaderos, ya que proveen sombra, alimento y madera para la construcción (Torres 1983, Galindo y Murgueitio 2003). De esta forma, el paisaje actual se convierte en un agropaisaje donde además de pastos y bosques secundarios, existe una alta cobertura en las pasturas en forma de árboles dispersos (Harvey y Harber 1999, Sánchez *et al.* 2005).

La presencia de estos árboles dispersos ha sido de interés en las últimas décadas, no solo por el fomento de los sistemas silvopastoriles (Harvey *et al.* 1999; Villanueva *et al.* 2003) sino por su papel como centros de reclutamiento de plantas de la flora local (Guevara *et al.* 1986, 1992, 1993, Steppler y Nair 1987, Nepstad *et al.* 1996, Otero-Arnaíz *et al.* 1999, Toh *et al.* 1999; Dunn 2000, Esquivel y Calle 2002), debido a que permiten superar condiciones adversas para la germinación, brindando un microambiente bajo sus copas, que reduce la radiación solar, proporciona bajas tasas de transpiración, alta humedad del suelo y fertilidad, es decir, permiten establecer procesos ecológicos distintos a los de áreas abiertas (Campbell y Hatton 1990; Belsky *et al.* 1993, Guevara *et al.* 1993, Holl y Lulow 1997, Benítez 1998).

A pesar de toda esta información, poco se conoce sobre cuales características de los árboles y del paisaje donde se encuentran son realmente claves para los procesos de regeneración natural, entre ellas por ejemplo las posibles relaciones existentes entre la estructura del árbol disperso, sus rasgos reproductivos y su distribución espacial en el paisaje. Estas características y principalmente aquellas de carácter reproductivo (mecanismos de dispersión, tipo de fruto, tipo de crecimientos, entre otras) son relevantes debido a que son rasgos vinculados al mantenimiento de comunidades de flora y fauna a través del tiempo, como las interacciones planta-animal, el tipo de recursos disponibles (semillas, fruto), la reproducción y la dispersión; que al mismo tiempo han sido identificados como factor limitantes de la regeneración natural y los procesos de colonización (Grubb y Coomes 1997, Chazdon *et al.* 2003, Lundberg y Moberg 2003, Mayfield *et al.* 2006).

Guevara *et al.* 1986, Janzen 1988, Slocum y Horvit 2000, confirman que este conocimiento es más significativo si se estudia a nivel de sitio y a nivel de especies de árboles, con el fin de ser determinantes y revelar estrategias de conservación puntuales que permitan el desarrollo de la regeneración natural y que al mismo tiempo permitan predecir su composición, estructura, función, y los factores asociados a su permanencia.

De esta manera, la presente investigación se centra en el estudio de la regeneración natural bajo cinco especies arbóreas de importancia en las zonas de pastura de una de las principales zonas ganaderas de Costa Rica, con el fin de establecer el efecto y relación de aspectos estructurales y funcionales relacionados con la reproducción sobre la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles de especies leñosas regenerados bajo su dosel.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Área de estudio

Esta investigación se realizó en el área piloto del proyecto CATIE-GEF-Banco Mundial “Enfoques Silvopastoriles para el Manejo Integrado de Ecosistemas” (GEF-silvopastoril) (CATIE *et al.* 2004), en el Cantón de Esparza, provincia de Puntarenas, Costa Rica, entre los 10° 09’ de latitud norte y 84° 42’ de longitud oeste (Figura 26). El área de estudio se extiende en dos zonas de vida, la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (Bh-T) y el Bosque Muy Humedo Premontano (Bmh-P) (Holdrige 1987, Atlas de Costa Rica 2006),

presentando una época lluviosa de junio a diciembre y una época seca de enero a mayo y una temperatura promedio de 27 °C. La precipitación varía entre 1400 y 3000mm con más del 80% del área en las cotas pluviométricas entre 2000 y 3000 mm (CATIE *et al.* 2004, Atlas de Costa Rica 2004). El área de estudio es un agropaisaje, dominado por una matriz de pastos, siendo este tipo de uso el más común, con un 65% con respecto al resto de usos. Los bosques secundarios representan el 27% del área, y en menor proporción cultivos de ciclos cortos y perennes como plátano (CATIE *et al.* 2004).

El estudio fue realizado durante la época seca y estuvo desarrollado en cuatro cuadrantes de paisaje que han sido delimitados por el proyecto GEF-Silvopastoril y designados como áreas prioritarias de investigación y conservación por los intensos procesos de fragmentación en esta zona piloto (CATIE *et al.* 2004). Los cuadrantes presentan un área aproximada de 1.000 ha y abarcan en total 40 fincas cuya actividad principal es la ganadería (Figura 1). Cada cuadrante presenta información sobre el paisaje (Cuadro 17), manejo de las pasturas, composición y estructura florística de los fragmentos de bosque (Cuadro 18) y áreas de pastura con árboles dispersos, utilizando la metodología de bandas de 20 m x 50 m para el muestro de individuos arbóreos con un DAP>5 cm. Los fragmentos de vegetación presentan entre dos y quince hectáreas, con un promedio de 551.7 individuos/ha y 131 especies; y las áreas de pasturas presentan un promedio de 142.7 individuos/ha y cerca de 25 especies con un DAP>5 cm (Chacón y Mesén 2005, Valverde 2005).

Para el área de estudio fue definida la densidad de árboles mediante levantamiento de los árboles dispersos en potreros a partir de imágenes Quick bird (1 m de resolución) (Valverde 2005), determinando zonas de Baja densidad de árboles (B) para los cuadrantes C1 y C2 con < 8 árboles/ha, y Alta Densidad de árboles (A) para los cuadrantes C3 y C4 con > 8 árboles/ha.

Los cuadrantes de Baja densidad de árboles (B) (C1 y C2 en el mapa), están ubicados en un rango altitudinal por encima de los 250 msnm, en la zona de vida Bosque Muy Humedo Premontano (Bmh-P), sobre suelos del orden Inceptisoles, bajo una formación geológica de origen volcánico de la época Terciaria, conformado por Coladas, Tobas y brechas, sin embargo su particular diferencia con las partes bajas es la abundante presencia de rocas intrusivas que se imponen en este paisaje (Atlas de Costa Rica 2004). La pluviosidad en esta

parte alta tiende a ser mayor por ser la parte alta de la cuenca del río Barranca, y alcanza en épocas de invierno una precipitación promedio de 3.200 mm (Ríos 2006).

Cuadro 17. Características Generales del paisaje de los cuadrantes seleccionados

CUADRANTES	C1	C2	C3	C4
CARACTERÍSTICAS DEL PAISAJE	Baja Densidad de árboles	Alta Densidad de árboles		
Área (ha)	1150	1209	1089	1180
Número de fincas	12	11	8	9
Porcentaje de matriz de pasto (%)	61	44	63	50
Número de fragmentos de bosque	194	645	87	271
Área promedio del fragmento (ha)	5.93	1.87	12.52	4.35
Distancia media entre fragmentos (m)	81	41	94	44

Los cuadrantes de Alta densidad de árboles (A) (C3 y C4 en el mapa), están en la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (Bh-T) a elevaciones inferiores a 250 msnm, sobre suelos del orden Alfisoles, y una conformación geológica de rocas sedimentarias volcano-clásticas, de época Eoceno-Cuaternario. Las pendientes de esta zona no son superiores al 30% y el territorio es en gran mayoría planice. La precipitación promedio anual es inferior a los 2000 mm anuales.

Cuadro 18. Especies arbóreas con el mayor IVI en fragmentos de bosque y áreas de potrero

HÁBITAT	ESPECIE	IVI*
Fragmentos de vegetación	<i>Ficus jimenezi</i>	10.8
	<i>Luehea seemannii</i>	7.6
	<i>Anacardium excelsum</i>	7
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	7
	<i>Cupania guatemalensis</i>	4.7
	<i>Ardisia revoluta</i>	4.1
Árboles dispersos en pasturas	<i>Tabebuia rosea</i>	19.2
	<i>Cassia grandis</i>	15.7
	<i>Acrocomia aculeata</i>	12.9
	<i>Cordia alliodora</i>	10.9
	<i>Cedrela odorata</i>	9.8
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	5.7
	<i>Andira inermis</i>	3.1

Fuente: Chacón y Mesén 2005.

Con respecto a características de la intensidad de pastoreo, se tiene que cerca del 70% de las fincas en los cuadrantes establecidos tiene una carga animal entre 0.83 animales/ha y 3.10 animales/ha, con una media de 2 animales/ha. De tal manera que para el estudio se planteó una diferenciación de zonas según las cargas animales, siendo bajas las zonas con cargas animales inferiores a 2 animales/ha y altas, donde la carga animal fuera superior a 2 animales/ha.

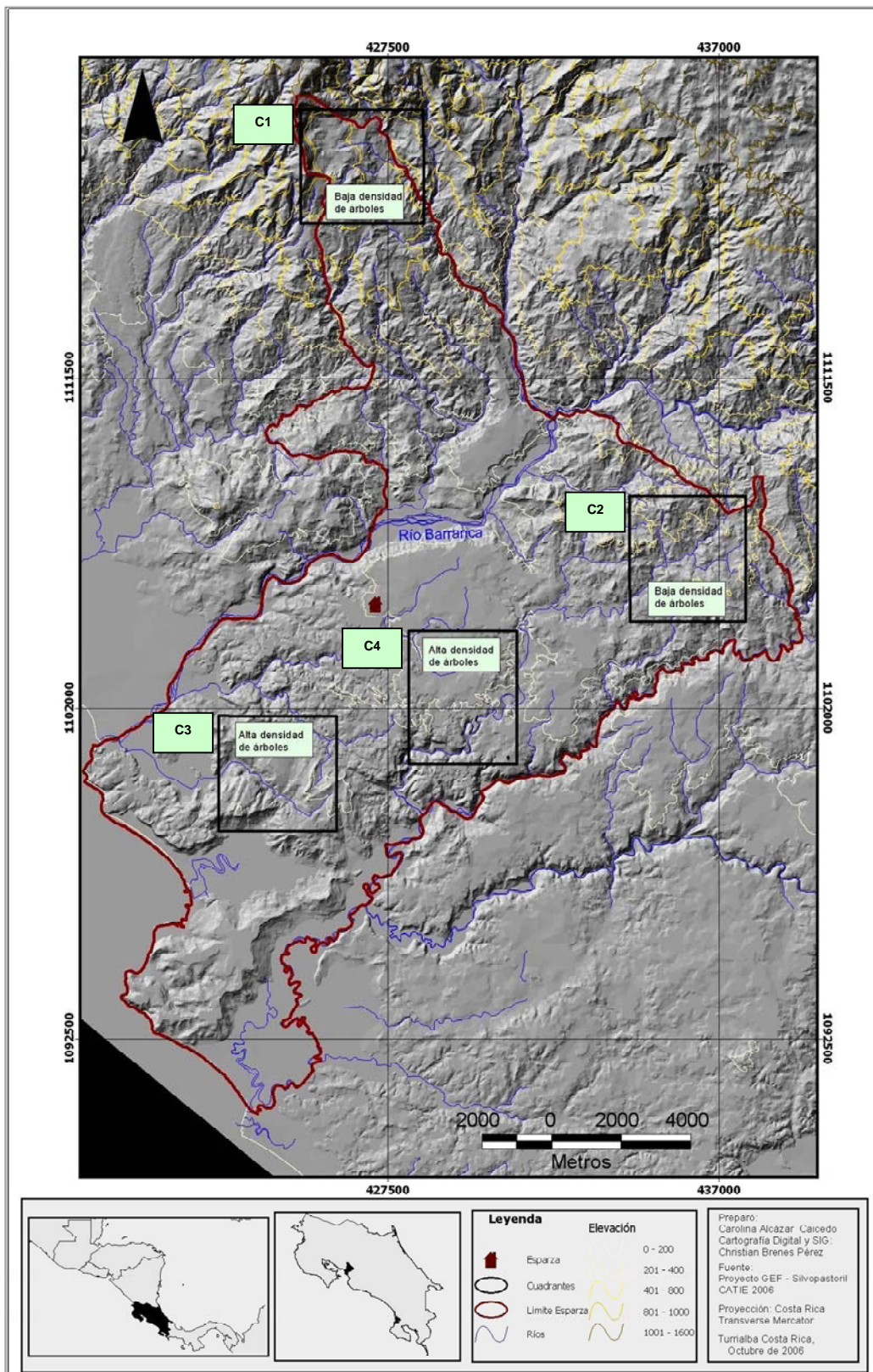


Figura 26. Localización del área de estudio y cuadrantes de muestreo (C1, C2, C3, C4).

4.2.2 Diseño general de muestreo

El diseño de muestreo estuvo basado en la diferenciación y selección de áreas en el paisaje con Alta y baja densidad de árboles dispersos en pasturas (No. árboles /ha), como variable de la estructura del paisaje; en zonas de alta y baja elevación (msnm) como variable biofísica y cargas animales altas o bajas (No. animales/ha) como indicadores directos de la intensidad de pastoreo en las áreas de pasturas por finca (Heitschmidt 1993, Esquivel 2005, Ospina 2005), en los cuatro cuadrantes determinados.

En la zona de estudio se presentó confundimiento del factor biofísico (elevación msnm), con el factor estructural del paisaje, ya que las zonas de Alta densidad de árboles (A) se ubican en las zonas de bajas elevaciones y viceversa. Para la investigación se establecieron 4 tratamientos, diferenciando 4 tipos de paisajes: i. *Alta densidad-baja elevación-baja carga animal (Ab)*, ii. *Alta densidad-baja elevación-alta carga animal (Aa)*, iii. *Baja densidad-alta elevación- baja carga animal (Bb)*; iv. *Baja densidad-alta elevación-alta carga animal (Ba)*. Estableciendo 4 repeticiones por tratamiento y seleccionando una finca por parcela circular (PC) (Figura 27).

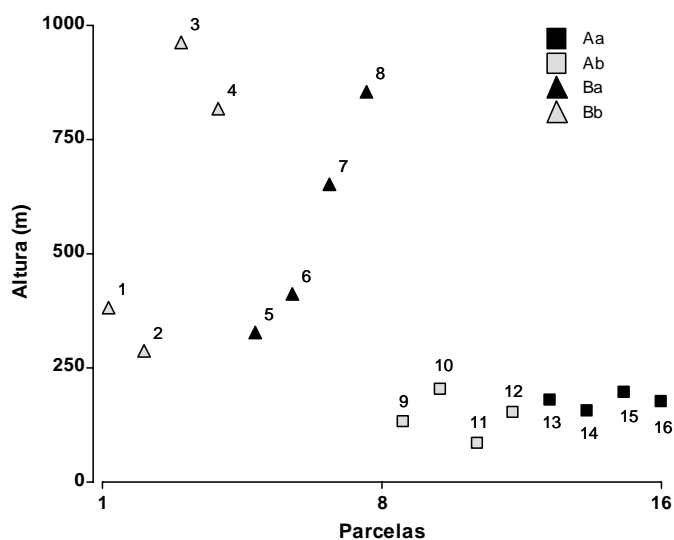


Figura 27. Distribución altitudinal de las parcelas principales en los tratamientos en estudio en la región de Esparza, Costa Rica. Los cuadros pertenecen a las parcelas de Alta densidad de árboles y los triángulos a las parcelas de Baja densidad de árboles.

La unidad de muestreo consistió en una parcela circular (PC) de 400 m de radio (50 ha), estableciéndose cuatro por tratamiento para un total de 16 PC (800 ha). Por cada PC

fueron seleccionadas tres áreas de bosque secundario siguiendo el concepto determinado por Finegan (1992), el cual hace referencia a la vegetación leñosa de carácter sucesional que se desarrolla sobre tierras cuya vegetación original fue destruida y que presenta una estructura vertical uniforme con áreas superiores a 0.5 ha. La selección de las unidades de muestreo, fue realizada mediante trabajo de SIG sobre fotografías Quick bird 2004 (Anexo 1).

4.2.3 Muestreo y caracterización de las comunidades de plántulas y juveniles bajo el dosel de árboles dispersos y especies arbóreas acompañantes

Al interior de cada PC fueron seleccionados de manera no aleatoria (juicio del investigador) árboles dispersos en la pastura con un DAP (diámetro a la altura del pecho) ≥ 10 cm, correspondientes a especies arbóreas de importancia ecológica (Cuadro 18) y con distintos mecanismos de dispersión que fueron: el viento (abiótico), la dispersión por animales no voladores incluyendo el ganado y la dispersión por murciélagos, la cual, después de la dispersión por aves, es uno de los mecanismos más significativos para la dispersión de especies de plantas en potreros y esenciales para la regeneración natural en paisajes fragmentados (Janzen 1978; Guevara *et al.* 1986; Medellín y Gaona 1999; Galindo-González *et al.* 2000 ;Sánchez *et al.* 2005). Las especies elegidas fueron: **i.** *Cordia alliodora* (Boraginaceae) y *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae): Dispersión por viento (Anemocoria) (**w**): **ii.** *Acrocomia aculeata* (Palmae) y *Enterolobium cyclocarpum* (Mimosoideae): Dispersión Zoócora - Vertebrados no voladores (**Vnv**): y **iii.** *Andira inermis* (Papilionoideae): Dispersión zoócora, Vertebrados voladores – Murciélagos (**Vv**).

Se seleccionaron al menos dos individuos arbóreos por especie, para un total de 137 árboles con un DAP > 10 cm dispersos en pasturas. El menor número de individuos arbóreos dispersos encontrados fueron los pertenecientes a la especie *Andira inermis*. El mayor número de individuos fue presentado por las especies dispersadas por viento, seguidas por *Acrocomia aculeata*, especie muy abundante en la zona y dispersada por vertebrados (incluyendo ganado). La especie *E. cyclocarpum* es escasa pero sus individuos fueron considerados debido a la relevancia fisionómica y ecológica en este tipo de paisajes ganaderos en áreas de bosque seco tropical (Figura 28).

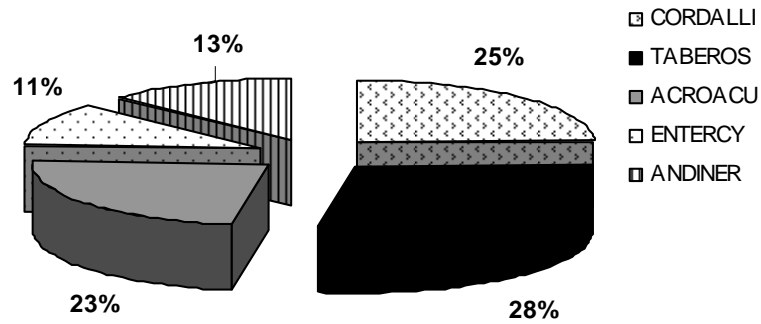


Figura 28. Porcentaje de individuos arbóreos dispersos con DAP > 10 cm muestreados en las áreas de pastura.

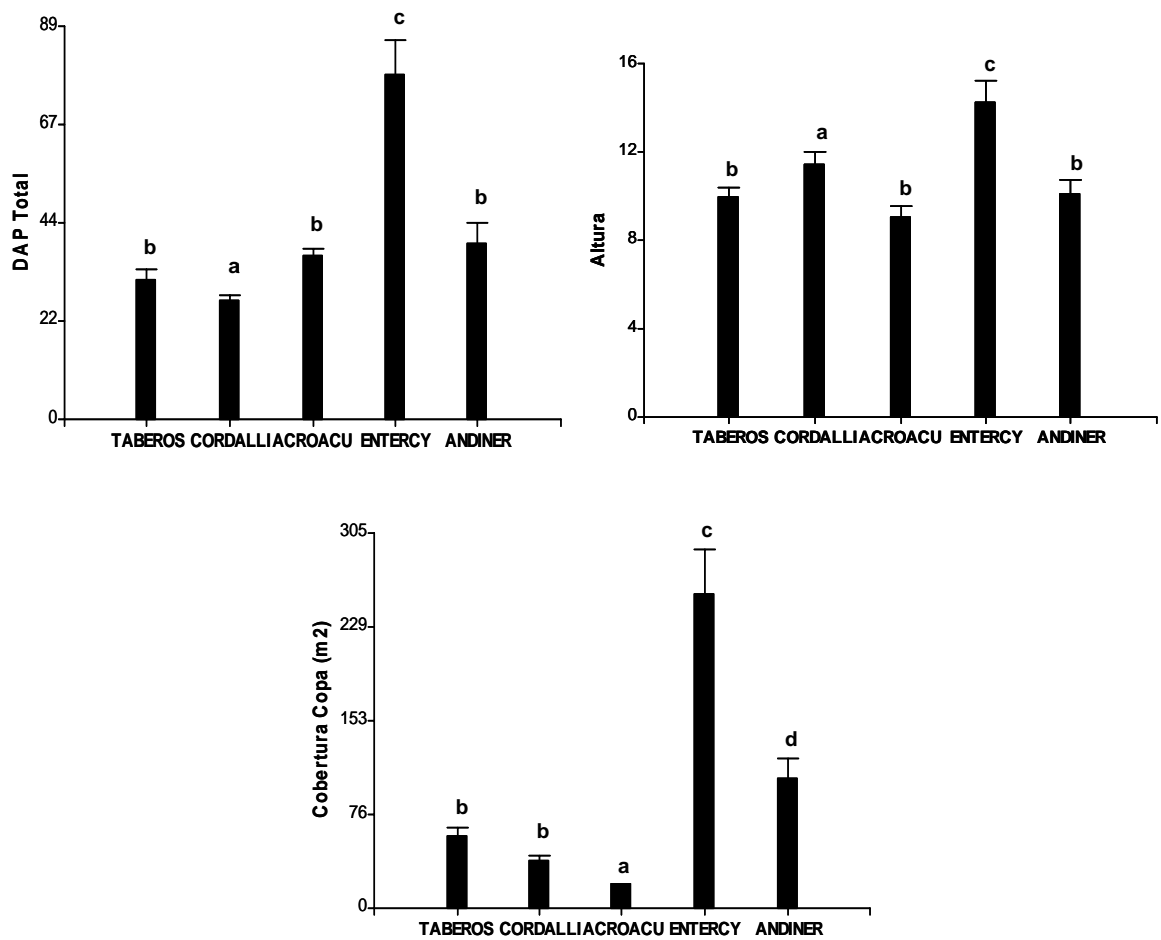


Figura 29. Rasgos estructurales (DAP, altura total y Cobertura de copa) de los árboles dispersos en pasturas seleccionados.

Las especies presentaron diferencias en relación a sus características estructurales ($p < 0.0001$). En cuanto al DAP, *Cordia alliodora* presentó el menor promedio (26.75 ± 1.35) en

contraste con *Enterolobium cyclocarpum* (77.97 ± 7.87) cuyo DAP supera al grupo de árboles seleccionados. *T. rosea*, *A. aculeata* y *A. inermis*, tienen un promedio de DAP similar entre 30 y 40 cm (). En altura total, *A. aculeata* presenta el menor promedio de altura (9.07 ± 0.47) y *E. cyclocarpum* alcanza alturas superiores a 15 m. *Andira inermis* y *E. cyclocarpum* presentaron las copas más amplias mientras que *T. rosea* y *C. alliodora* mostraron copas pequeñas con una cobertura promedio entre 35 y 55 m (Figura 29).

Para cada árbol disperso se registró: altura total (desde el suelo a la copa del árbol), diámetro de copa (medición de la copa proyectada (m^2), sumando las proyecciones x, y de cada individuo) (Rangel y Velásquez 1997) y DAP. Cada individuo fue georeferenciado en campo y por medio del programa Arc View. 3.3 e imágenes Quick bird (1 m de resolución) fue posible identificar la posición exacta del árbol, la distancia promedio en m del árbol a los bosques elegidos y características biofísicas como la elevación y la pendiente a partir de la ubicación en el modelo de elevación digital elaborado con curvas cada 10 m a escala 1:25 000 y una resolución de 5 *5 m (Anexo 1).

Bajo el dosel de cada árbol se realizó una parcela cuadrada de $4m^2$ y se muestrearon todos los individuos plántulas (> 10 y < 30 cm de altura) y juveniles (> 30 cm < 150 cm de altura) de especies leñosas. Se registró el número de individuos por especie y la altura total de cada individuo medida verticalmente desde el suelo a la yema terminal. Alrededor de cada árbol disperso de las cinco especies seleccionadas se realizó una parcela de $100m^2$, registrando todos los individuos arbóreos con un DAP > 10 cm, designados como Especies Arbóreas Acompañantes (EAA). Se registró la distancia en m de cada uno de los individuos EEA al árbol núcleo (Figura 30).

El diseño de muestreo de plántulas y juveniles bajo el dosel fue respaldado por el número de especies muestreadas con respecto a las esperadas (sección resultados), a pesar de las diferencias en el DAP de las especies arbóreas seleccionadas y su posible efecto sobre el área de muestreo. Se colectaron muestras botánicas de plántulas, juveniles y árboles acompañantes para la identificación y determinación taxonómica, la cual fue realizada en el Herbario INBIO, Costa Rica, en colaboración del Botánico Curador Nelson Zamora.

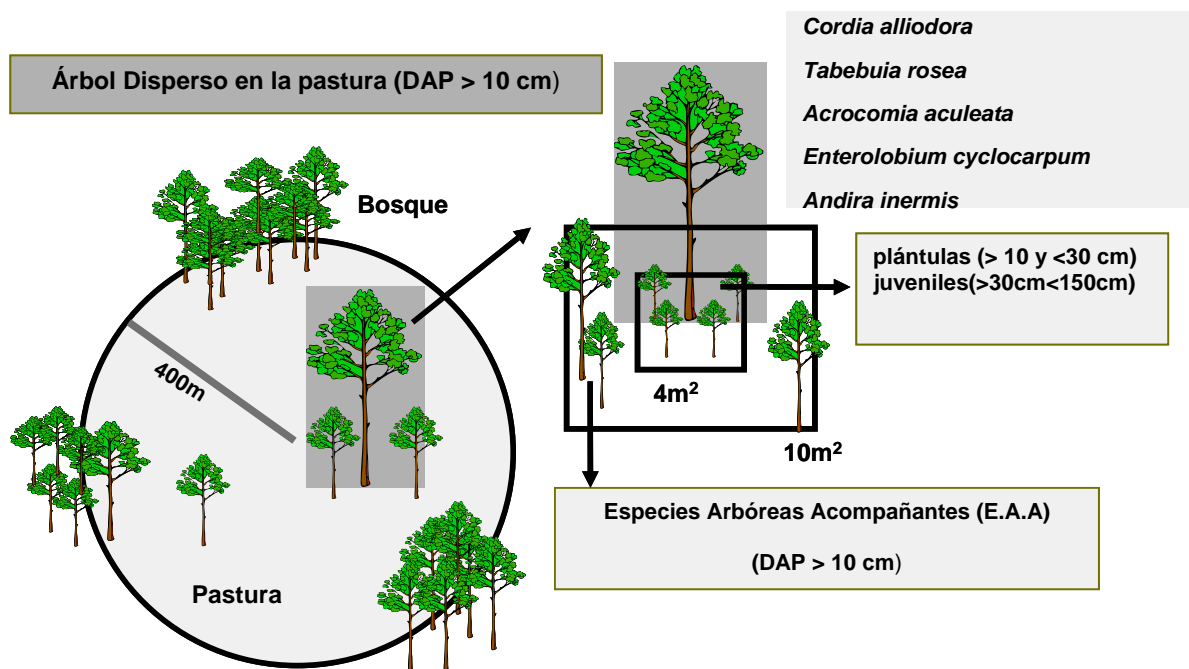


Figura 30. Esquema de muestreo al interior de la Parcela Circular PC: Selección de Árboles dispersos en la pastura y muestreo de la regeneración natural bajo su dosel (Parcela 4m²) y Especies Abóreas acompañantes (10 m²)

4.2.4 Rasgos Funcionales: Mecanismos de dispersión, tipo de fruto y tipo de crecimiento

A partir de recopilación de fuentes bibliográficas y de la base de datos de la Cátedra en Manejo de Bosques tropicales y Biodiversidad del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (Catedra-CATIE) fueron determinados el mecanismo de dispersión, tipo de fruto y tipo de crecimiento para cada una de las especies encontradas bajo el dosel de los árboles dispersos en pasturas (Cuadro 19).

La clasificación aquí retomada es una compilación de varios autores dentro de los cuales se destacan Chazdon *et al.* (2003), Vargas (2000), Croat (1978) y otros que pueden ser observados en la bibliografía correspondiente al Anexo 10. La información de tipo de crecimiento fue complementada con la base de datos del Missouri Botanical Garden W3Tropicos (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>).

Cuadro 19. Descripción general del tipo de mecanismos de dispersión, tipo de crecimiento y tipo de fruto.

Rasgos Funcionales	Descripción
MECANISMOS DE DISPERSIÓN	
A	Autorcoria
H	Hidrocoria
I	Insectos
V	Vertebrados en general
Vnv	Vertebrados no voladores
Vnv*	Vertebrados no voladores: Ganado vacuno, equino entre otros.
Vv	Vertebrados voladores: en general aves
Vv*	Vertebrados voladores: Murciélagos.
W	Anemocoria
TIPO DE CRECIMIENTO	
1	Liana
2	< 4.9 m de altura (Arbusto)
3	5 - 24.9 m de altura (Arbolito)
4	25 - 34.9 m de altura (Árbol)
5	>35 m de altura (Árbol del dosel)
9	Desconocido
TIPO DE FRUTO	
Cápsula	
Baya	
Drupa	
Folículo	
Legumbre	
Sámara	

4.2.5 Capacidad de Regeneración Coespecífica

La presencia o ausencia de plántulas y juveniles coespecíficas bajo o a corta distancia del dosel de una especie de árbol parental se determina como la capacidad de regeneración coespecífica y ha sido evaluada en investigaciones como las de Guevara y Laborde (1993), Chapman y Chapman (1995) de una manera cuantitativa y cualitativa y teniendo en cuenta principalmente individuos fuera del dosel, sin embargo para este trabajo se realiza una modificación de estos autores realizando un calculo que puede dar a conocer la capacidad de la especie de árbol disperso en regenerar y establecer plántulas y juveniles de la misma especie bajo su propio dosel con el fin de tener un punto comparativo entre especies de árboles dispersos adultos y también sobre la abundancia de plántulas y juveniles capaces de establecerse bajo el dosel de su propio parental. La capacidad de regeneración permite conocer el comportamiento de la población de la especie, el papel de los árboles parentales en la dispersión de semillas propias o bien su utilidad en el paisaje para la dispersión de otros.

La capacidad de regeneración coespecífica fue obtenida mediante la siguiente formula:

$$CRC = \frac{N_{plántulas} + N_{juveniles}}{N_{total\ regenerado}} \times 100$$

$$CRs = 100 - CRC$$

Donde:

CRC: Capacidad de regeneración coespecífica

CRs: Capacidad de regeneración de otras especies

N *plántulas*: abundancia de plántulas de la especie

N *juveniles*: abundancia de juveniles de la especie

N *total*: abundancia total de las especies regeneradas bajo dosel

4.2.6 Modelo estadístico y análisis de datos

El modelo de análisis corresponde a un diseño completamente aleatorizado con la estructura factorial de tratamientos, dada por la combinación de los factores densidad de árboles dispersos-Elevación (Alta y Baja) y el factor carga animal (Alta y Baja) y 4 repeticiones por tratamiento.

$$Y_{ijk} = \mu + D_i + C_j + D_i C_j + E_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} es la variable respuesta

μ es la media general

D_i es el efecto de la i-ésima densidad de árboles

C_j es el efecto de la j-ésima carga animal

$D_i C_j$ es el efecto de la interacción entre densidad de árboles y carga animal

E_{ijk} es el término de error aleatorio $N(0, \sigma^2)$

El modelo fue corrido para cada especie de árbol seleccionada de manera independiente incorporando dentro del modelo covariables (Análisis de Covarianza ANCOVA) las cuales correspondieron a todos los rasgos estructurales propios de la especie y características ambientales (elevación, pendiente, especies acompañantes, distancia al bosque, distancias de los acompañantes al árbol en estudio, entre otras).

Se realizó una descripción y evaluación florística tanto de la regeneración natural como de las especies arbóreas acompañantes por especie seleccionada para tener un conocimiento de la composición botánica de estas comunidades. La información fue agrupada y trabajada por especie de árbol disperso dentro de cada tratamiento. Se realizaron análisis de abundancia y riqueza en los niveles taxonómicos relevantes y curva de rarefacción, con un remuestreo de Monte Carlo que realiza una aleatorización acumulada de las muestras bajo muchas iteraciones (Colwell 2006), mediante el programa ESTIMATES 7.5. Se calcularon para esta curva los estimadores no paramétricos Chao1, Chao2 y estimadores de riqueza basado en la cobertura y abundancia ICE y ACE, para obtener el esfuerzo de muestreo bajo cada una de las cinco especies de árboles dispersos elegidos.

Para los análisis florísticos cuantitativos, tanto para plántulas como para juveniles se realizaron análisis de conglomerados (Método de Ward y Distancia de Bray-curtis) y análisis de ordenamiento indirecto con el método NMS -Nonmetric Multidimensional Scaling- para observar la ordenación y dimensionalidad de las especies regeneradas bajo las especies de árboles dispersos, que para el caso pueden ser comprendidas como parcelas. En ambos procedimientos se consideró la abundancia de las diferentes especies encontradas bajo el dosel de las 5 especies de árboles dispersos en las pasturas, todo mediante el programa PC-Ord versión 4.5 (McCune y Grace 2002). Ambos métodos permiten observar las tendencias de distribución y organización de las especies regeneradas vs especies arbóreas adultas dispersas en la pastura, así como también la relevancia de ciertas especies en definir comunidades bajo el dosel. Se realizó el análisis de especies indicadoras, el cual afirma la tendencia de las agrupaciones mediante la caracterización específica de los grupos.

Se realizó un análisis de regresión múltiple bajo el modelo estadístico que permitió seleccionar las variables estructurales tanto de la especie como del paisaje que estaban teniendo un efecto significativo ($p < 0.05$) sobre las variables respuesta (riqueza y abundancia de plántulas y juveniles) para cada especie. Se realizó ANCOVA para cada especie teniendo como covariables aquellas variables estructurales con efecto significativo sobre la regeneración de la especie y se realizaron comparaciones a través de matrices de comparación de las medias transformadas. Con los datos de estructura de cada especie se realizaron ANDEVAs y comparaciones con LSD fisher. Para los análisis se utilizaron los programas Infostat (2004), SAS (2007) y el programa SIGMAplot (2002) para la elaboración de gráficos.

En relación a los rasgos funcionales evaluados, se realizó una caracterización cualitativa por especie y por grupo de mecanismo de dispersión, fruto y crecimiento, tanto para plántulas como juveniles. Se realizó un análisis de contingencia con los tratamientos como criterio de clasificación utilizando el estadístico chi-cuadrado (Infostat 2004) y el análisis de Correspondencia Multiple ACM (Infostat 2004), un tipo de análisis multivariado que permite visualizar las asociaciones entre variables de tipo categórico y que trabaja también con el estadístico Chi-cuadrado, gráficamente muestra un biplot donde se representa la asociación entre las variables, en este caso los rasgos funcionales de especies regeneradas con respecto a las especies arbóreas seleccionadas.

4.3 Resultados

4.3.1 Composición florística de la regeneración natural y especies arbóreas acompañantes

En un área total de muestreo bajo dosel de 0.06 ha fueron registrados 1164 individuos distribuidos en 137 especies de plantas leñosas (Anexo 9). De este total, 381 individuos fueron plántulas, pertenecientes a 38 familias, 64 géneros y 74 especies. El 67% restante correspondió a individuos juveniles, los cuales se distribuyeron en un total de 44 familias, 77 géneros y 99 especies.

Las especies *T. rosea* y *C. alliodora* dispersadas por viento y *A. aculeata* concentran más del 70% de los individuos registrados así como también la diversidad genérica y específica, mientras que *A. inermis* y *E. cyclocarpum* es la especie que presenta el menor número de individuos y especies. Sin embargo, el esfuerzo de muestreo bajo el dosel de estas especies con diferentes características estructurales, entre otras cosas el DAP, permite afirmar que metodológicamente hubo un buen esfuerzo de muestreo de acuerdo con los estimadores, registrando para la mayoría de los casos un 70% de las especies esperadas (Figura 31, Cuadro 20).

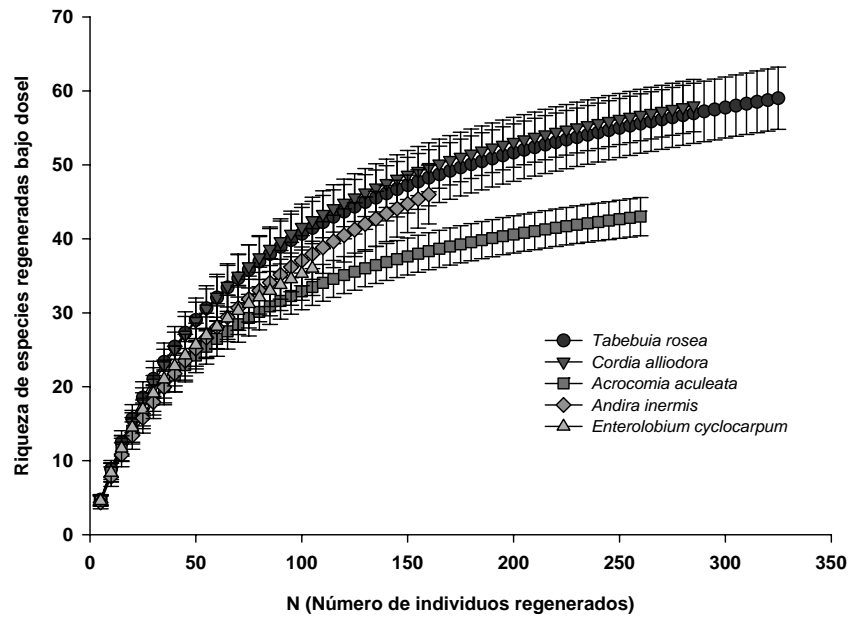


Figura 31. Curva de rarefacción para la especies regeneradas bajo el dosel de 5 especies de árboles dispersos en pastura.

Cuadro 20. Número esperado de especies de plántulas y juveniles según estimadores de riqueza y promedio del número estimado de especies y esfuerzo de muestreo.

Especie	Estimadores de riqueza					% Especies registradas			
	Sp.observ.	ACE	ICE	CHAO 1	CHAO 2	ACE	ICE	CHAO 1	CHAO 2
TABEROS	59	70	70	79	79	84.3	84.3	74.7	74.7
CORDALLI	58	67	66	73	71	86.6	87.9	79.5	81.7
ACROCAU	43	48	48	49	49	89.6	89.6	87.8	87.8
ENTERCY	36	51	51	54	53	70.6	70.6	66.7	67.9
ANDINER	46	67	66	67	66	68.7	69.7	68.7	69.7

4.3.1.1 Composición florística bajo el dosel de *Tabebuia rosea* y *Cordia alliodora*: Dispersión por viento

En plántulas *C. alliodora* registró un total de 68 individuos plántulas, 41 especies, 23 géneros y 23 familias. Rubiaceae, Boraginaceae, Bignoniaceae (4 especies c/u), y Sapindaceae y Fabaceae/mim (3 especies c/u), fueron las familias más diversas. En cuanto abundancia, Boraginaceae y Sapindaceae (8 individuos c/u) fueron las familias con el mayor número de individuos. *Cordia alliodora* (11.76%), *Curatella americana* (8.82%), *Randia karstenii* (8.82%), *Acrocomia aculeata* (7.35%), *Byrsonima crassifolia* (7.35%) y *Cupania guatemalensis* (5.88%) presentaron la mayor abundancia bajo el dosel de esta especie.

Para juveniles se registraron bajo esta especie un total de 221 individuos, constituidos en 30 familias, 44 géneros y 50 especies. Las familias más diversas fueron Fabaceae/Pap y

Malpighiaceae con 6 especies cada una. Boraginaceae (31 individuos), Fabaceae/Pap (29), Malpighiaceae (16), Meliaceae (14), Lauraceae y Sapindaceae (13), fueron las familias que presentaron la mayor abundancia de individuos. *Cordia alliodora* (14% del total de individuos), seguida por *Piper sp1*, *Myrospermum frutescens*, *Trichilia havanensis* y *Randia karstenii*, cada una con un 5% del total.

T. rosea, presentó bajo su dosel un total de 131 individuos plántulas, 45 especies, 44 géneros y 24 familias. Las familias más abundantes fueron Bignoniaceae (20 individuos), Myrtaceae (15), Fabaceae/Pap (13), Meliaceae (12) y Myrsinaceae (9). *Tecota stans* (11.45%), *Myrcia splendens* (8.39%), *Ardisia revoluta* (6.87%), *Trichilia martiana* (6.87%) y *Byrsonima crassifolia* (6.01%) fueron las especies más abundantes. A nivel de juveniles, se encontraron 195 individuos, divididos en 29 familias, 41 géneros y 47 especies. Las familias más importantes por su número de individuos fueron Apocynaceae (23), Melastomataceae (20), Fabaceae/mim y Fabaceae/Caes (12). *Miconia argentea*, *Stemmadenia obovata*, *Guazuma ulmifolia*, *Randia karstenii* y *Senna hayesiana* concentraron el 30% de los individuos, siendo *M. argentea* la más abundante.

4.3.1.2 Composición florística bajo el dosel de *Acrocomia aculeata* y *Enterolobium cyclocarpum*: Dispersión por vertebrados no voladores

Acrocomia aculeata presentó un total de 81 individuos, 21 familias, 37 géneros y 37 especies de plántulas. Las familias más diversas fueron Bignoniaceae, Myrtaceae, Sapindaceae y Sterculiaceae, cada una con 3 especies y según la abundancia de individuos, las familias Arecaceae y Dilleniaceae (8 individuos), Sterculiaceae (7), Elaeocarpaceae (6), Myrtaceae y Sapindaceae (5) fueron las más importantes. Las especies con el mayor número de individuos fueron *Acrocomia aculeata* (9.87%), *Curatella americana* (9.87%), *Guazuma ulmifolia* (8.64%), *Sloanea terniflora* (7.40%) y *Daphnopsis americana* (6.16%).

Bajo el dosel de *A. aculeata* fueron registrados un total de 184 individuos juveniles distribuidos en 27 familias, 34 géneros y 40 especies. Sapindaceae (28 individuos), Lauraceae (25) y Arecaceae (17) fueron las tres familias con la mayor abundancia de individuos. Sapindaceae y Lauraceae junto a Bignoniaceae y Myrtaceae fueron las familias con la mayor diversidad de especies y de géneros, con un número no superior a 3. Se pudo destacar que el 90% de las familias registradas presentó una única especie. Las especies más con el mayor

número de individuos fueron *Cupania guatemalensis* (13.04%) y *Cinnamomum brenesii* (11.41%); y así como en plántulas en este estadio, *Acrocomia aculeata* (9.23%), *Guazuma ulmifolia* (5.97%), *Curatella americana* (4.89%), y *Daphnopsis americana* (6.16%) fueron también relevantes.

Enterolobium cyclocarpum presentó 68 individuos plántulas, concentrados en 23 familias, 23 géneros y 41 especies. Las familias más ricas en especies fueron Myrtaceae (4), Rubiaceae (3) y Sapindaceae, Boraginaceae y Fabaceae/pap (2). En cuanto a las más abundantes, se destacaron Myrtaceae (11), Myrsinaceae (7), Ulmaceae (6) y Fabaceae/Pap (5). Las especies de plántulas más abundantes fueron *Eugenia hiraeifolia* (16.07%), *Ardisia revoluta* (12.5%), *Trema micrantha* (10.71%), *Lonchocarpus parviflorus* (8.92 %), *Cordia alliodora* (7.14%) y *Sapium glandulosum* (6.07%).

En juveniles hubo un registro de sólo 52 individuos, distribuidos en 20 familias, 24 géneros y 25 especies. Fabaceae/mim, Apocynaceae y Meliaceae fueron las familias con la mayor abundancia y riqueza de especies. *Stemmadenia obovata* con un 11.53% del total de individuos y *Randia karstenii*, *Lonchocarpus parviflorus* y *Crotalaria vitellina* cada una con un 7.68% del total de individuos, fueron las especies más abundantes.

4.3.1.3 Composición florística bajo el dosel de *Andira inermis*: Dispersión por murciélagos

Andira inermis, registró bajo su dosel un total de 45 individuos plántulas, 15 familias, 25 géneros y 27 especies. Mientras que a nivel de individuos juveniles los individuos fueron prácticamente el doble para un total de 116, distribuidos en 25 familias, 30 géneros y 33 especies. Las familias más abundantes a nivel de plántulas fueron Anacardiaceae (8 individuos), Myrtaceae (7), Bignoniaceae y Fabaceae/Pap (5) y las más diversas fueron Myrtaceae (4 especies), Fabaceae/Pap y Fabaceae/mim (3). *Anacardium excelsum* con el 17.7% del total de individuos, seguida por *Eugenia hiraeifolia* (16.07%), *Tabebuia rosea* (8.88%), *Acacia centralis* (6.66 %), *Cordia alliodora* (6.66 %) fueron las especies con la mayor abundancia de individuos.

Para los juveniles se destacaron en abundancia las familias Fabaceae/Pap (29), Anacardiaceae (16), Malpighiaceae (11), Lauraceae y Myrtaceae (8). Myrtaceae también fue la familia más diversa para este estadio con un total de 4 especies, seguida por las familias Fabaceae/Pap, Sapindaceae, Malpighiaceae y Meliaceae, con 3 especies cada una. Con

respecto a las especies con el mayor número de individuos, *Andira inermis* (25% de los individuos) fue la más importante seguida por *Anacardium excelsum* (12.06%), *Byrsonima crassifolia* (6.88%) y *Cinnamomum cinnamomifolium* (5.17%).

4.3.1.4 Composición florística de las Especies Arbóreas Acompañantes (EAA)

En el estudio se muestrearon un total de 359 árboles acompañantes con un DAP > 10 cm, con un promedio de 3 árboles por cada árbol disperso. Las EAA fueron muy similares entre sitios y entre especies seleccionadas debido a la gran influencia de los ganaderos en la selección de los árboles que están en los potreros, es evidente que las mismas especies seleccionadas como objetivo de estudio son a su vez las mismas especies que figuran como especies acompañantes, además de especies como *Guazuma ulmifolia* y otras muy reconocidas en áreas de potreros de las zonas secas y ganaderas (Harvey y Harber 1999; Sánchez *et al.* 2005).

Árboles de *Tabebuia rosea* fueron los más abundantes como acompañantes de *Cordia alliodora*, mientras que *Bursera simaruba* se destacó por ser la más abundante para tres de las especies seleccionadas (Figura 32). *Acrocomia aculeata* fue la única especie cuyos acompañantes más relevantes fueron individuos de su misma especie, situación que no sorprende, ya que esta especie de palma o está solitaria o bien, acompañada de individuos de su misma especie.

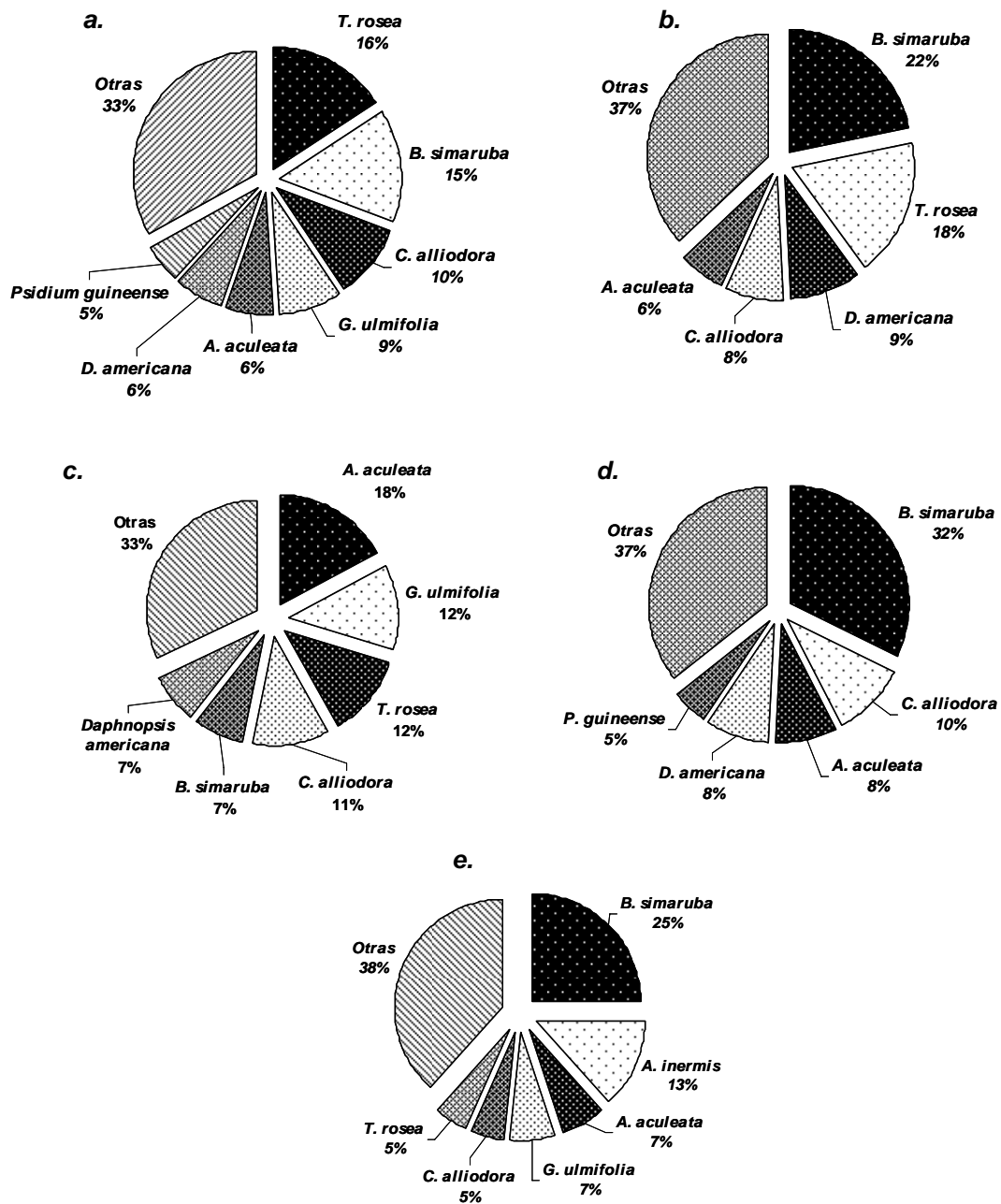


Figura 32. Abundancia de Especies Arbóreas Acompañantes paralas especies de árboles dispersos seleccionadas. **a.** *Cordia alliodora*; **b.** *Tabebuia rosea*; **c.** *Acrocomia aculeata*; **d.** *Enterolobium cyclocarpum*; **e.** *Andira inermis*.

4.3.2 Patrones de distribución florística de la regeneración natural bajo el dosel de árboles dispersos

El análisis de ordenación NMS para plántulas registró un estrés final de 24.03 para una solución de 3 dimensiones, una inestabilidad final de 0.00034 y un número de iteraciones igual

a 400, a partir de las cuales el estrés se estabilizó, y permite tener una solución del análisis estable, de acuerdo a lo recomendado por McCune y Grace (2002). De acuerdo al coeficiente de determinación r^2 para las correlaciones entre las distancias de ordenación y las distancias en el espacio original n -dimensional, realizado bajo la distancia de Sorensen (Bray-Curtis), se explica la variabilidad de los datos en dos de los tres ejes determinados con un 45.1% de la varianza. Los ejes 2 y 3, explicaron respectivamente el 24.4% y el 20.6% de la variación de la información florística bajo el dosel en las parcelas de muestreo, que aquí corresponden a las especies arbóreas dispersas en pasturas (Figura 33).

Este análisis al igual que el de conglomerados no muestra ningún agrupamiento por especies arbóreas dispersas en relación a las especies regeneradas, ni tampoco en relación a la distribución en los diferentes sitios de muestreo tanto para plántulas como para juveniles (Figura 34, Figura 35). Sin embargo, es posible proponer que existe una agrupación por especies regeneradas no precisamente en concordancia específica con el árbol núcleo de acuerdo al análisis de especies indicadoras, más sí a factores como los procesos de dispersión de sitio, que permiten identificar ciertas asociaciones de especies. En el caso de plántulas, se propone un agrupamiento de 4, basándose en los criterios de selección de agrupamientos propuesto por McCune y Grace (2002), a pesar de la ausencia de especies indicadoras para el grupo número 4 (Cuadro 21).

El grupo 1 estuvo caracterizado por *Cupania guatemalensis* y *Tabebuia rosea*, especies dispersadas por vertebrados no voladores y por viento respectivamente. Este grupo presenta otras especies asociadas las cuales tuvieron un alto valor indicador como *Tecotas stans*, *Ardisia revoluta*, *Stemadenia obovata*, *Psidium guineense*, *Sapium glandulosum* y *Trichilia martiniana* (Cuadro 5). El grupo 2 estuvo consolidado por la presencia de *Cecropia peltata* y *Luehea seemannii*, mientras que el grupo 3 presentó tres especies con un alto valor indicador, ellas fueron *Bursera simaruba*, *Cordia alliodora* y *Thouinidium decandrum*.

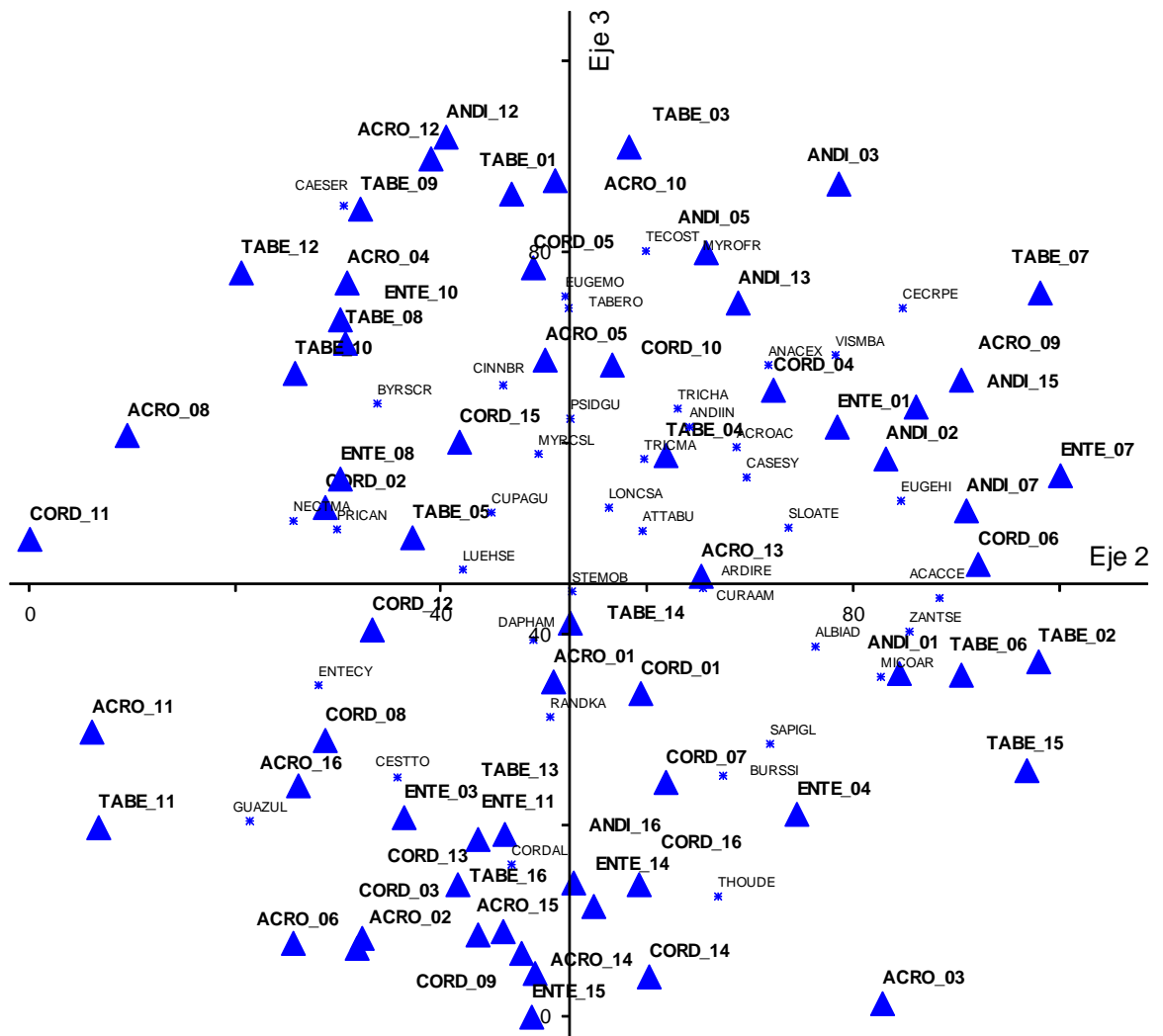


Figura 33. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las especies arbóreas dispersas en pasturas y las especies de plántulas regeneradas bajo su dosel en el paisaje al interior de las diferentes PC y tratamientos establecidos. Las especies arbóreas dispersas en pasturas están representadas por los triángulos ▲ con el código de la especie (ACRO: *Acrocomia aculeata*; ANDI: *Andira inermis*; CORD: *Cordia alliodora*; ENTE: *Enterolobium cyclocarpum*; TABE: *Tabebuia rosea*) y un número que representa el PC. Los asteriscos * son las especies regeneradas bajo dosel (Las abreviaturas de las especies aparecen en el Anexo 9).

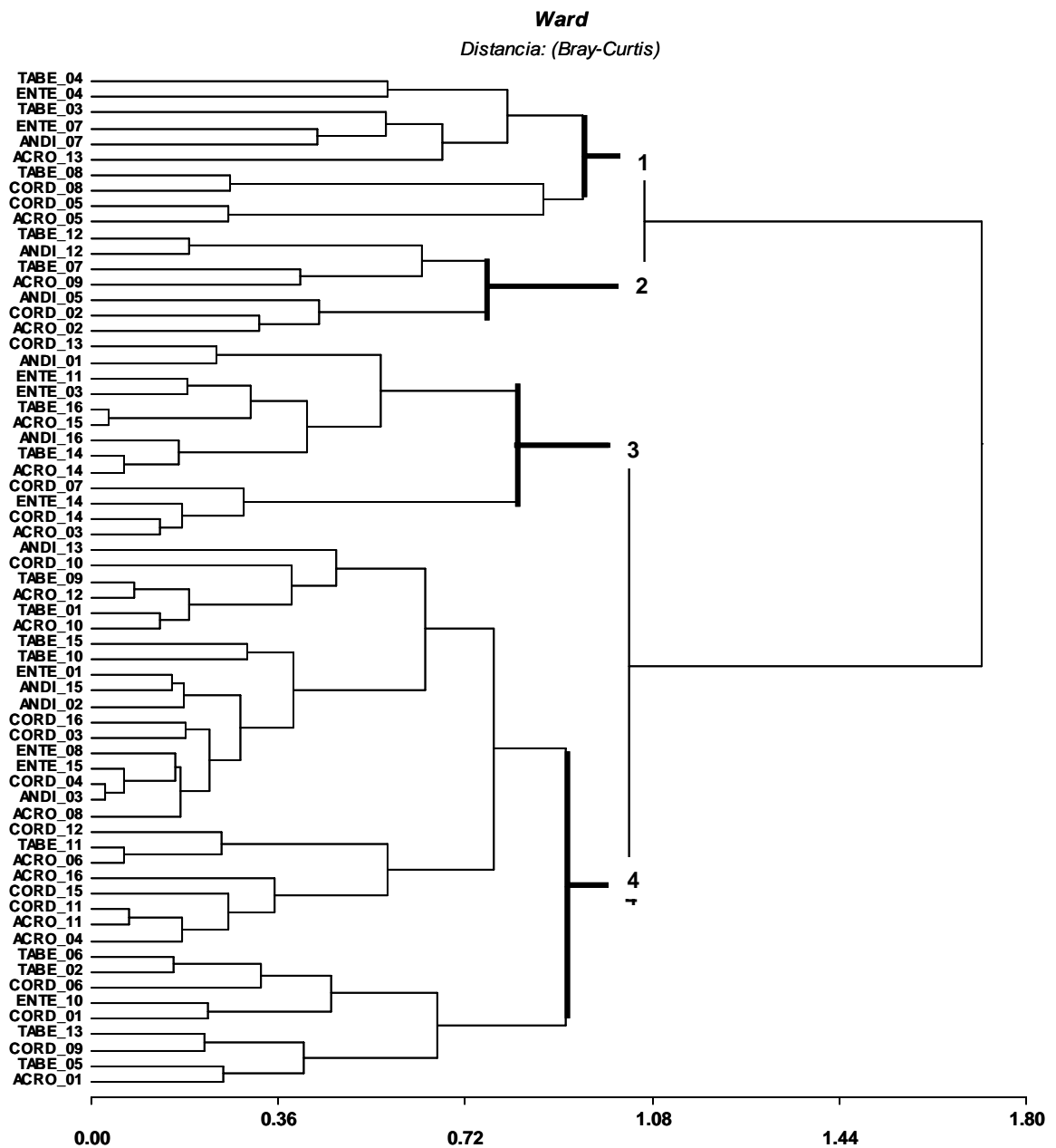


Figura 34. Análisis de Conglomerados realizado para las especies de plántulas en relación a las especies arbóreas dispersas en pasturas en las diferentes parcelas circulares de muestreo. **ACRO:** *Acrocomia aculeata*; **ANDI:** *Andira inermis*; **CORD:** *Cordia alliodora*; **ENTE:** *Enterolobium cyclocarpum*; **TABE:** *Tabebuia rosea*) y el número representa el PC.

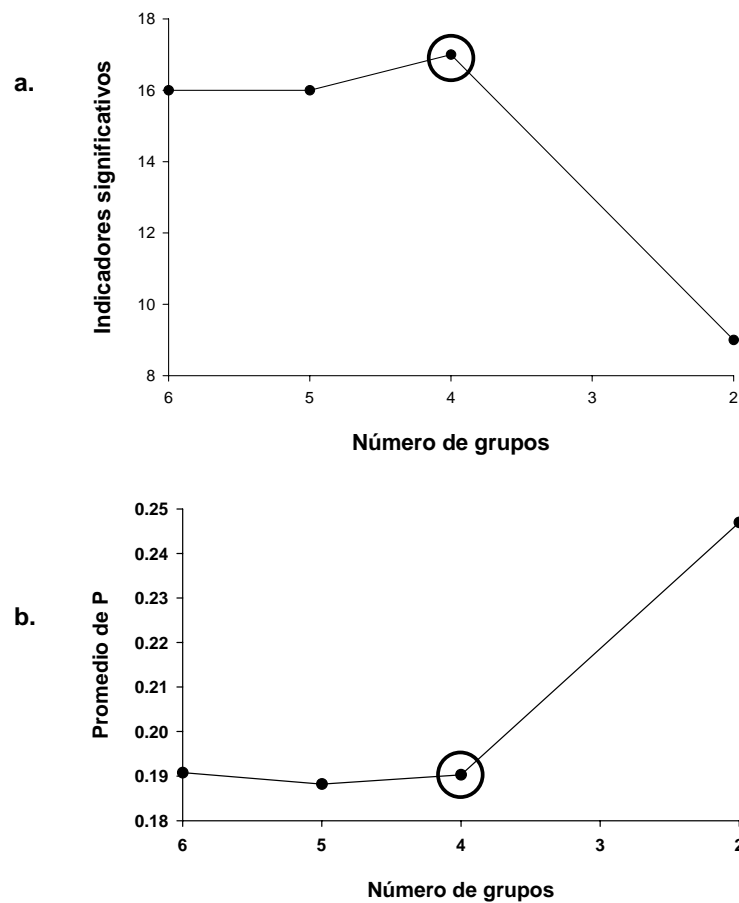


Figura 35. Criterios de selección para el agrupamiento de plántulas bajo el dosel de las especies de árboles dispersos en pasturas. **a.** Número de indicadores significativos; **b.** Promedio de los valores de p

El análisis de ordenación NMS para juveniles registró un estrés final de 18.98721 para una solución de 3 dimensiones, una inestabilidad final de 0.00115 y un número de iteraciones igual a 400, donde el estrés se estabilizó. De acuerdo al coeficiente de determinación la variabilidad de los datos en dos de los tres ejes determinados con un 43% de la varianza. Los ejes 2 y 3, explicaron respectivamente el 16.2% y el 26.8% de la variación de la información florística bajo el dosel en las parcelas de muestreo, que aquí corresponden a las especies arbóreas dispersas en pasturas (Figura 36).

Las comunidades definidas en juveniles son diferentes a las comunidades establecidas con especies de plántulas, empezando por que las agrupaciones no corresponden a las delimitadas en plántulas, específicamente en relación a los árboles dispersos, además de presentar especies indicadoras distintas. Como ocurrió con las plántulas bajo el dosel, el

análisis de especies indicadoras señaló que es posible tener 4 grupos para juveniles, de los cuales el grupo 2 no presentó especies significativas (Figura 37, Figura 38, Cuadro 22). El grupo 1 estuvo caracterizado por la especie *Myrospermum frutescens*, dispersada por el viento y fue la única especie con un valor indicador significativo. *Eugenia hiraefolia* y *Thouinidium decandrum* fueron características del grupo 3, acompañadas por otras especies con dispersión por viento y vertebrados voladores y no voladores. El grupo 4 estuvo caracterizado por las especies *Cupania guatemalensis*, *Byrsonima crassifolia* y *Trichilia martiniana*, dispersadas por vertebrados no voladores y voladores.

Cuadro 21. Especies indicadoras para los grupos de plántulas bajo el dosel de las especies arbóreas dispersas en potreros ($p \leq 0.05$).

PLANTULAS					
Familia	Especie	Mec. de disp.	Grupo	Valor indicador	Valor de p
SAPINDACEAE	<i>Cupania guatemalensis</i>	Vnv	1	34.4	0.01
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia rosea</i>	W	1	31.9	0.034
BIGNONIACEAE	<i>Tecoma stans</i>	W	1	27.7	0.017
MYRSINACEAE	<i>Ardisia revoluta</i>	Vnv	1	27.4	0.017
APOCYNACEAE	<i>Stemmadenia obovata</i>	Vnv-v	1	25.5	0.027
MYRTACEAE	<i>Psidium guineense</i>	Vnv-v	1	25.2	0.026
EUPHORBIACEAE	<i>Sapium glandulosum</i>	Vv	1	20	0.035
MELIACEAE	<i>Trichilia martiniana</i>	Vv	1	19.5	0.045
CECROPIACEAE	<i>Cecropia peltata</i>	Vnv-v	2	42.9	0.001
TILIACEAE	<i>Luehea seemanii</i>	W	2	42.9	0.001
FABACEAE/PAP.	<i>Myrospermum frutescens</i>	W	2	28.6	0.013
CLUSIACEAE	<i>Vismia baccifera</i>	Vnv-v	2	28.6	0.011
ARECACEAE	<i>Attalea butyracea</i>	Vnv	2	23.8	0.027
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	Vnv-v	3	21.5	0.034
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	W	3	60.7	0.002
SAPINDACEAE	<i>Thouinidium decandrum</i>	W	3	23.2	0.018
			4**		

** Grupo identificado mediante los criterios de selección de grupos (McCune y Grace 2002) pero que carece de especies con un valor de P significativo y un valor indicador muy bajo que no permiten calificar ninguna especie como indicadora del grupo.

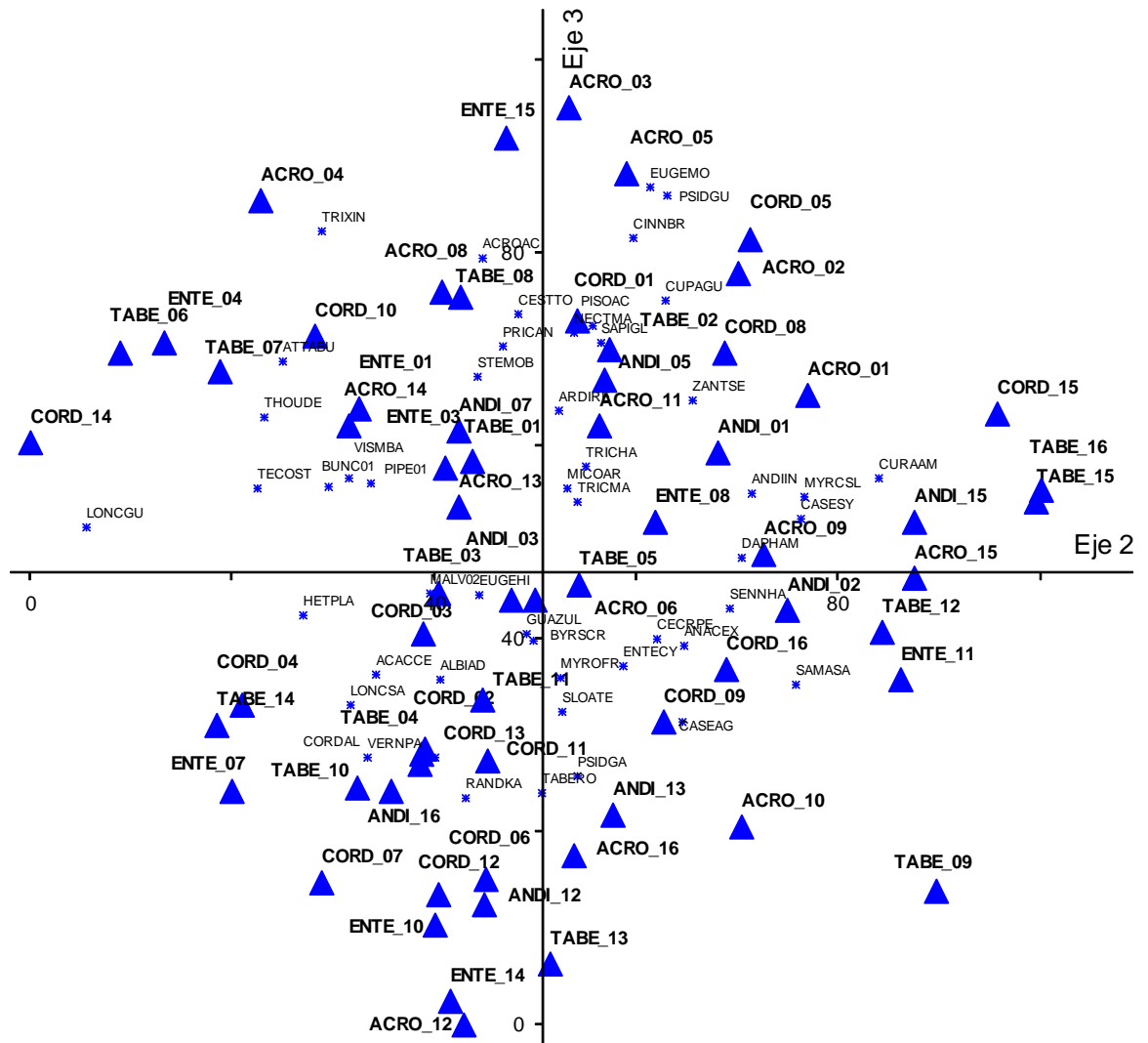


Figura 36. Diagrama de ordenación simple mediante el método NMS para la relación de las especies arbóreas dispersas en pasturas y las especies de Juveniles regeneradas bajo su dosel en el paisaje al interior de las diferentes PC y tratamientos establecidos. Las especies arbóreas dispersas en pasturas están representadas por los triángulos ▲ con el código de la especie (ACRO: *Acrocomia aculeata*; ANDI: *Andira inermis*; CORD: *Cordia alliodora*; ENTE: *Enterolobium cyclocarpum*; TABE: *Tabebuia rosea*) y un número que representa el PC. Los asteriscos * son las especies regeneradas bajo dosel (Las abreviaturas de las especies aparecen en el Anexo 9).

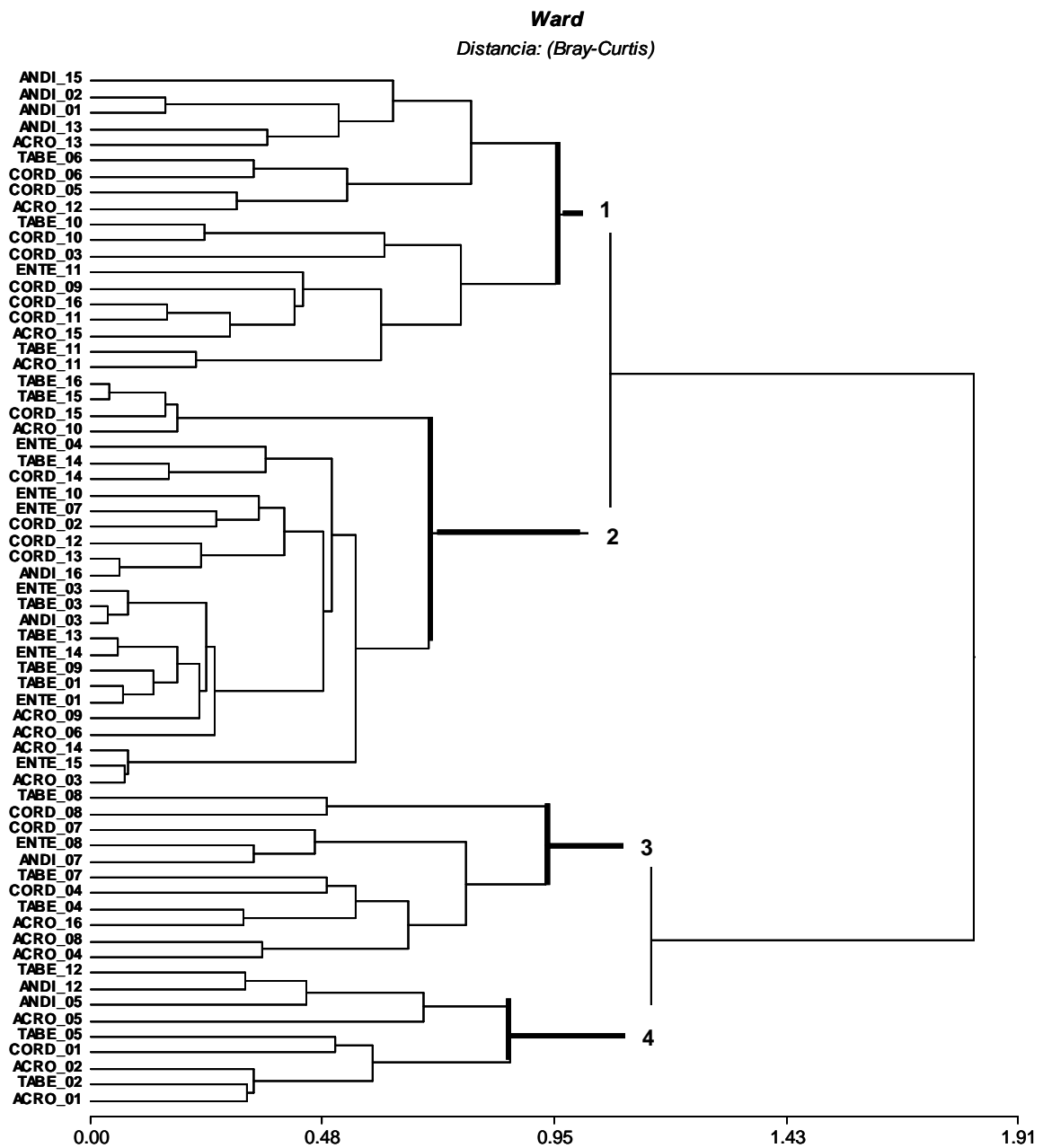


Figura 37. Análisis de Conglomerados realizado para las especies de juveniles en relación a las especies arbóreas dispersas en pasturas en las diferentes parcelas circulares de muestreo. **ACRO:** *Acrocomia aculeata*; **ANDI:** *Andira inermis*; **CORD:** *Cordia alliodora*; **ENTE:** *Enterolobium cyclocarpum*; **TABE:** *Tabebuia rosea*) y el número representa el PC.

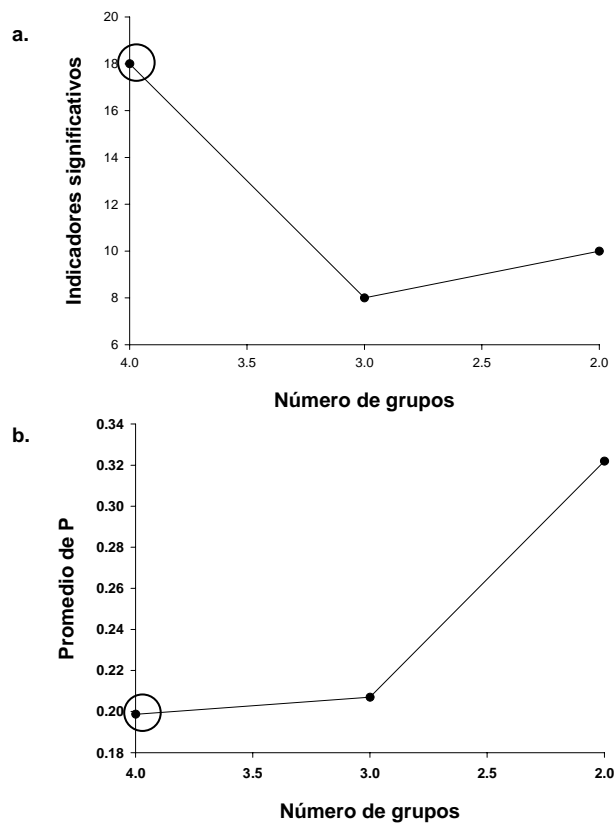


Figura 38. Criterios de selección para el agrupamiento de juveniles bajo el dosel de las especies de árboles dispuestos en pasturas. **a.** Número de indicadores significativos; **b.** Promedio de los valores de p .

Las especies *C. guatemalensis*, *Tecota stans*, *Myrospermum frutecens* y *Thouinidium decandrum* fueron especies que se presentaron tanto en las comunidades de plántulas como de juveniles, y fueron características de algunos grupos en los dos estadios, mas no bajo los mismos árboles. Todas estas especies regeneradas son anemócoras y en la mayoría de los casos estuvieron acompañadas por especies dispersadas por aves y otros vertebrados pero terrestres.

Los análisis de agrupamiento y NMS, que en conjunto permiten determinar ordenamiento u agrupamiento espacial y relaciones florísticas, permiten afirmar que tanto para plántulas como para juveniles regenerados no existió ningún patrón de ordenamiento bajo el dosel de las diferentes especies arbóreas dispersas seleccionadas, ni por afinidad florística o taxonómica ni con relación a la ubicación geográfica de las especies. De esta forma, las agrupaciones tanto de plántulas como de juveniles no siguen un patrón de agrupamiento que permitiera correlacionar regeneración versus árbol parental o especie núcleo y tampoco con

factores como la ubicación geográfica en el caso de tener en cuenta las parcelas principales donde se distribuyen los árboles dispersos, en consecuencia, los patrones de composición pueden estar respondiendo a otro tipo de factores ligados a procesos de funcionamiento como los procesos de dispersión e influencia de la vegetación circundante y en un segundo nivel a patrones de carácter estructural del árbol núcleo.

Cuadro 22. Especies indicadoras para los grupos de juveniles bajo el dosel de las especies arbóreas dispersas en potreros ($p \leq 0.05$).

JUVENILES					
Familia	Especie	Mec.de Disp.	Grupo	Valor indicador	Valor de p
FABACEAE/PAP.	<i>Myrospermum frutescens</i>	W	1	23.9	0.015
			2		
MYRTACEAE	<i>Eugenia hiraefolia</i>	Vv	3	42.1	0.001
SAPINDACEAE	<i>Thouinidium decandrum</i>	W	3	40.6	0.003
LAURACEAE	<i>Nectandra martinicensis</i>	Vv	3	36.4	0.002
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia centralis</i>	Vnv	3	36.4	0.003
APOCYNACEAE	<i>Stemmadenia obovata</i>	Vnv-v	3	34.4	0.003
FABACEAE/MIM.	<i>Albizia adinocephala</i>	H-Vnv	3	27.3	0.005
BIGNONIACEAE	<i>Tecoma stans</i>	W	3	24.6	0.008
SIMAROUBACEAE	<i>Pricamnia antidesma</i>	Vv	3	18.2	0.046
ASTERACEAE	<i>Trixis inula</i>	W	3	18.2	0.046
SAPINDACEAE	<i>Cupania guatemalensis</i>	Vnv	4	70.8	0.001
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima crassifolia</i>	V	4	35.6	0.006
MELIACEAE	<i>Trichilia martiana</i>	Vv	4	34.8	0.003
CECROPIACEAE	<i>Cecropia peltata</i>	Vnv-v	4	33.3	0.003
LAURACEAE	<i>Cinnamomum brenesii</i>	Vv	4	31.7	0.009
FABACEAE/CAES.	<i>Senna hayesiana</i>	A	4	22.2	0.015
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Vv	4	19.2	0.031
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia arguta</i>	Vnv-v	4	18.8	0.025

2 Grupo identificado mediante los criterios de selección de grupos (McCune y Grace 2002) pero que carece de especies con un valor de P significativo y un valor indicador muy bajo que no permiten calificar ninguna especie como indicadora del grupo.

4.3.3 Capacidad de Regeneración Coespecífica (CRC)

La especie con la mayor CRC bajo su propio dosel fue *Andira inermis*, seguida por *Cordia alliodora* con un porcentaje del 13.42% con respecto al total de individuos leñosos regenerados bajo su misma especie (Figura 39). En estas dos especies la mayor presencia de individuos de la misma especie parental ocurre a nivel de juveniles, mientras que a nivel de plántulas el número de individuos tiende a ser bajo con respecto al total de los registros, y en general es un caso para las 5 especies de árboles seleccionadas.

Tabebuia rosea, es la especie que presentó la menor CRC, por lo menos bajo el radio de su propio dosel, de tal forma que cerca de un 98% de los individuos regenerados correspondieron a otras especies; situación ésta que parece repetirse para la especie *E. cyclocarpum*. *Acrocomia aculeata* es capaz de reclutar individuos de su misma especie, aunque en una baja capacidad (inferior al 10%).

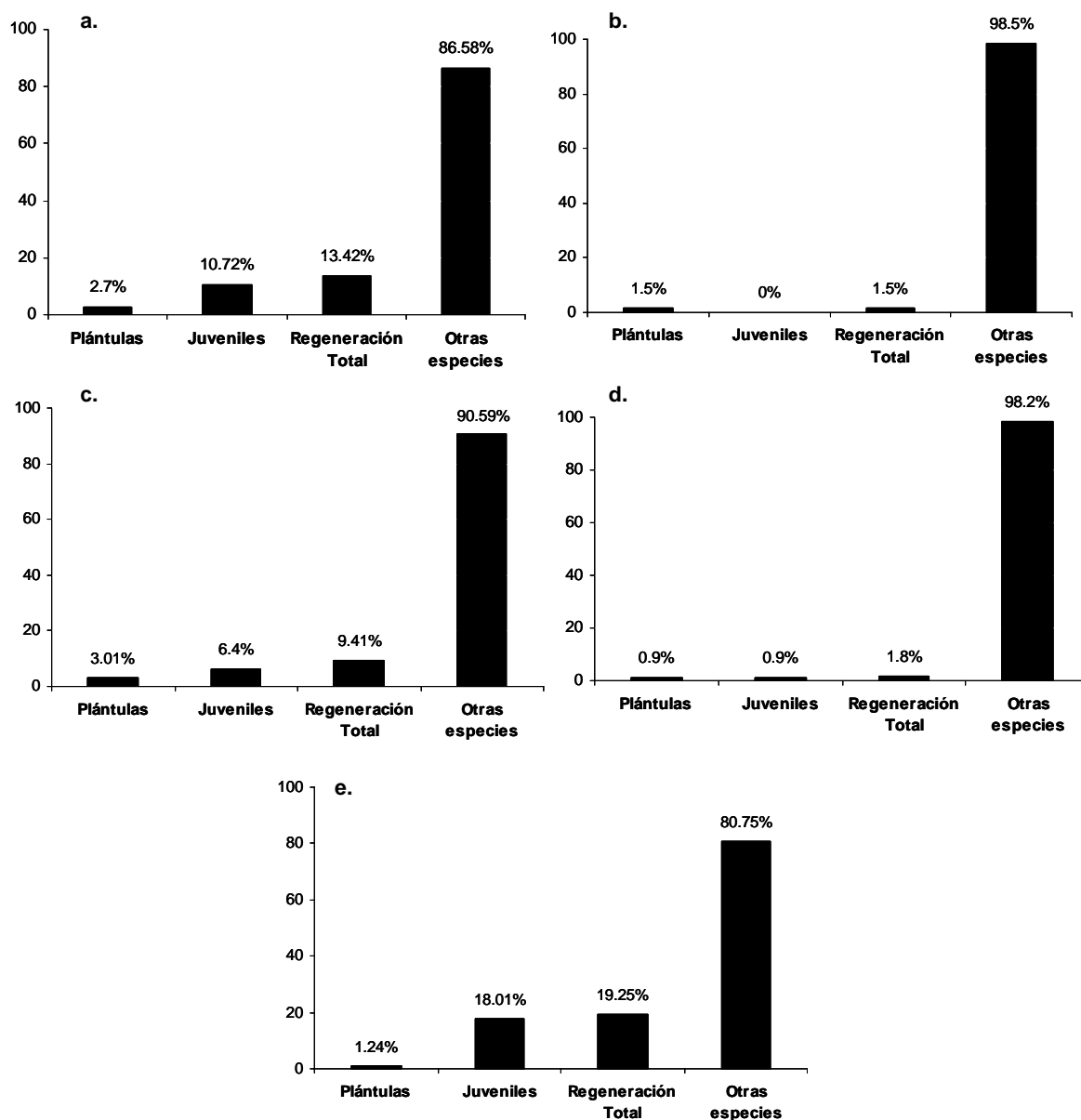


Figura 39. Regeneración natural coespecífica para cada una de las especies de árboles dispersos seleccionadas. a. *Cordia alliodora*; b. *Tabebuia rosea*; c. *Acrocomia aculeata*; d. *Enterolobium cyclocarpum*; e. *Andira inermis*.

4.3.4 Rasgos funcionales: relaciones entre el árbol disperso y las especies regeneradas bajo su dosel

Se presentó asociación entre los diferentes rasgos funcionales de las especies regeneradas bajo el dosel y el mecanismo de dispersión de las especies arbóreas adultas o árboles núcleo. Los resultados que aquí se muestran se presentan en relación al mecanismo de dispersión de las especies arbóreas dispersas, y no con las especies como elementos taxonómicos a pesar de que mediante análisis estadísticos en ambos casos la asociación fue significativa. Existió un patrón de regeneración natural bajo el dosel de los árboles que no se asocia específicamente a nivel taxonómico sino a nivel funcional y geográfico, ya que para todos los casos los tratamientos fueron significativos.

4.3.4.1 Mecanismos de dispersión

En el caso de Mecanismos de dispersión, se presentó tanto para plántulas como para juveniles asociación con el tipo de mecanismo de dispersión del árbol disperso en la pastura de acuerdo a los valores significativos del estadístico Chi-cuadrado ($p < 0.0001$), y las asociaciones con valores de inercia cercanos al 10% en ambos ejes en los ACM (Figura 40).

La regeneración bajo las especies dispersadas por viento (W) (*Cordia alliodora* y *Tabebuia rosea*) estuvo asociada a los tratamientos de Baja densidad de árboles y a las especies dispersadas por vertebrados voladores, aves en general (Vv) y a especies dispersadas por viento (w), no necesariamente correspondientes a la misma especie parental, tal como se mostró en los análisis de composición florística, de tal forma que la capacidad de regeneración bajo los árboles dispersos en las pasturas de la zona de estudio si esta mas ligada a factores funcionales que a un patrón de regeneración coespecífica. En plántulas, un porcentaje de 33% de total correspondieron a dispersión por aves y 22% a dispersión por viento; y en juveniles un porcentaje similar, 35% fueron Vv y 25% w (Figura 40).

Por otro lado la regeneración bajo Vnv (*Acrocomia aculeata* y *Enterolobium cyclocarpum*) estuvo asociada a especies dispersadas mediante este mismo mecanismo de dispersión y vertebrados voladores (Vv), apreciándose un mayor porcentaje de individuos Vnv plántulas que juveniles (32% en plántulas y 20% en juveniles).

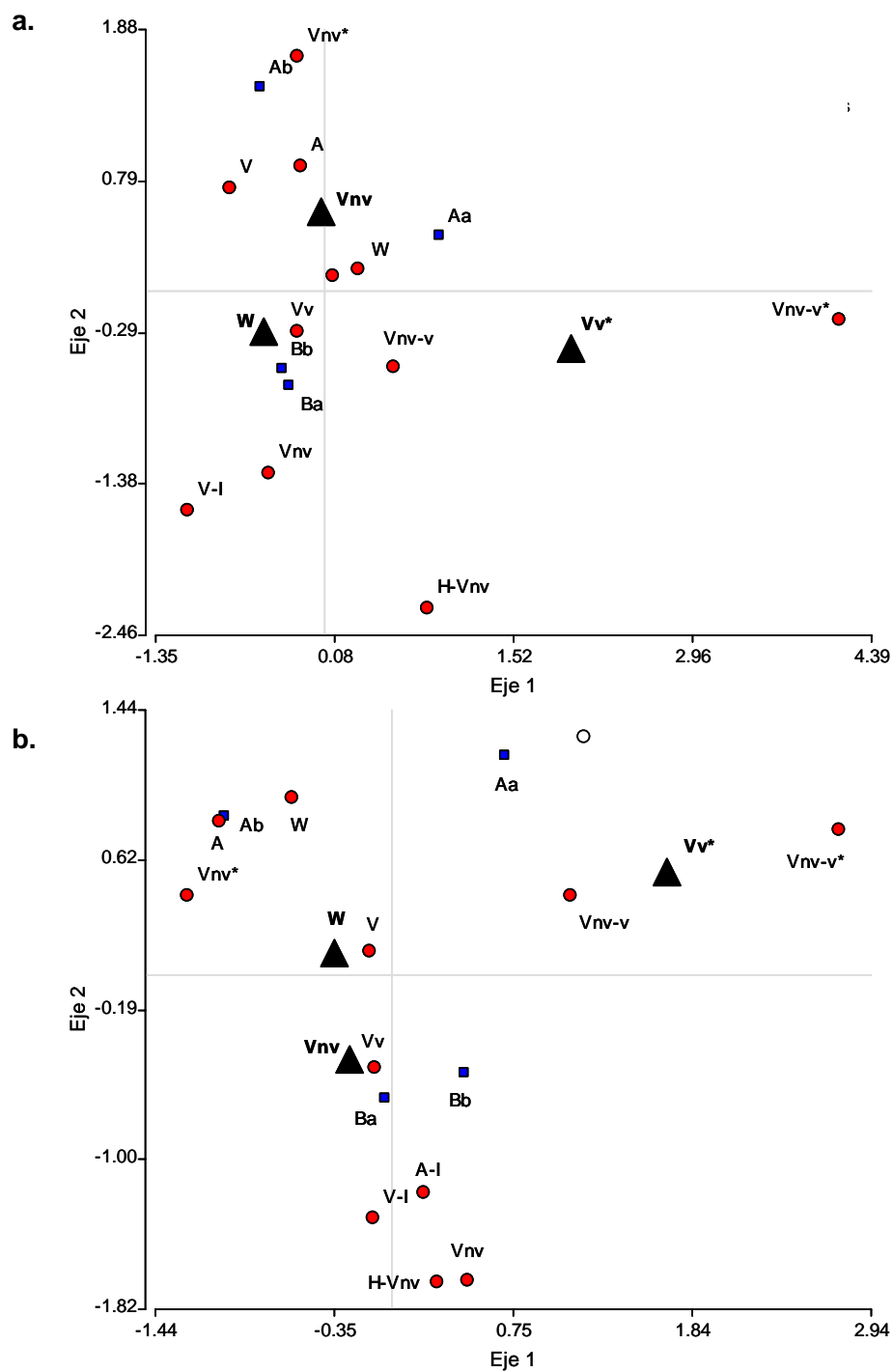


Figura 40. Biplots correspondientes al ACM entre los tipos de Mecanismos de dispersión de los árboles dispersos (*W*: viento; *Vnv*: vertebrados no voladores; *Vv**: Murciélagos) en pasturas y los Mecanismos de dispersión de las especies de plántulas y juveniles regeneradas bajo su propio dosel en los diferentes tratamientos evaluados. ▲ Mecanismos de dispersión de Árboles Dispersos; ■ Tratamientos; ● Mecanismos de dispersión de las especies regeneradas bajo dosel (Cuadro 3) **a. PL: Plántulas; b. JUV: Juveniles.**

Bajo *Andira inermis* (Vv*), tanto para plántulas como para juveniles se presenta un mismo patrón, en el cual las especies regeneradas pertenecen en un 50% de total de individuos a especies dispersadas por vertebrados voladores y no voladores, incluyendo murciélagos y en este caso correspondientes a la misma especie *Andira inermis*. También es relevante que la regeneración de esta especie esta más asociada a lugares con Alta densidad de árboles (Figura 40).

4.3.4.2 Tipo de fruto

El rasgo tipo de fruto también estuvo asociado al tipo de mecanismo de dispersión de la especie de árbol disperso en la pastura, tanto para plántulas como para juveniles de acuerdo a los valores significativos de Chi-cuadrado ($p < 0.0001$) y para el ACM valores de inercia tanto para plántulas como juveniles con valores entre 10 y 12% para el eje 1 (Figura 41). Al igual que en el caso del rasgo de mecanismos de dispersión existe un patrón similar de comportamiento en relación a plántulas y juveniles más no con el mismo porcentaje del total de individuos, situación que puede tener una posible relación con el grado de supervivencia.

Bajo las especies dispersadas por viento, la regeneración natural estuvo asociada a especies con tipo de fruto baya y cápsula, tanto para plántulas como para juveniles. Un 23% del total de plántulas bajo W fueron individuos de especies con fruto baya y 32% fueron con tipo cápsula, y en el caso de juveniles, las especies de baya y drupa fueron las más abundantes con un 23% cada una (Figura 41).

La regeneración natural de plántulas de especies con tipo de fruto drupa (48% del total bajo el dosel) y cápsula (28%) estuvo asociada a los árboles con mecanismo de dispersión Vnv (*Acrocomia aculeata* y *Enterolobium cyclocarpum*). En el caso de juveniles, ocurre que hay una mayor asociación con especies regeneradas con tipo de fruto cápsula (35% del total) y el tipo drupa a diferencia de plántulas no aparece como relevante en este estadio bajo el mismo dosel.

Las especies regeneradas bajo el dosel de *Andira inermis* (Vv*), asociadas también al tipo de paisaje de Alta densidad de árboles, tanto en plántulas como en juveniles estuvieron relacionadas directamente con el tipo de fruto drupa con un 48% y el 60% del total de individuos respectivamente.

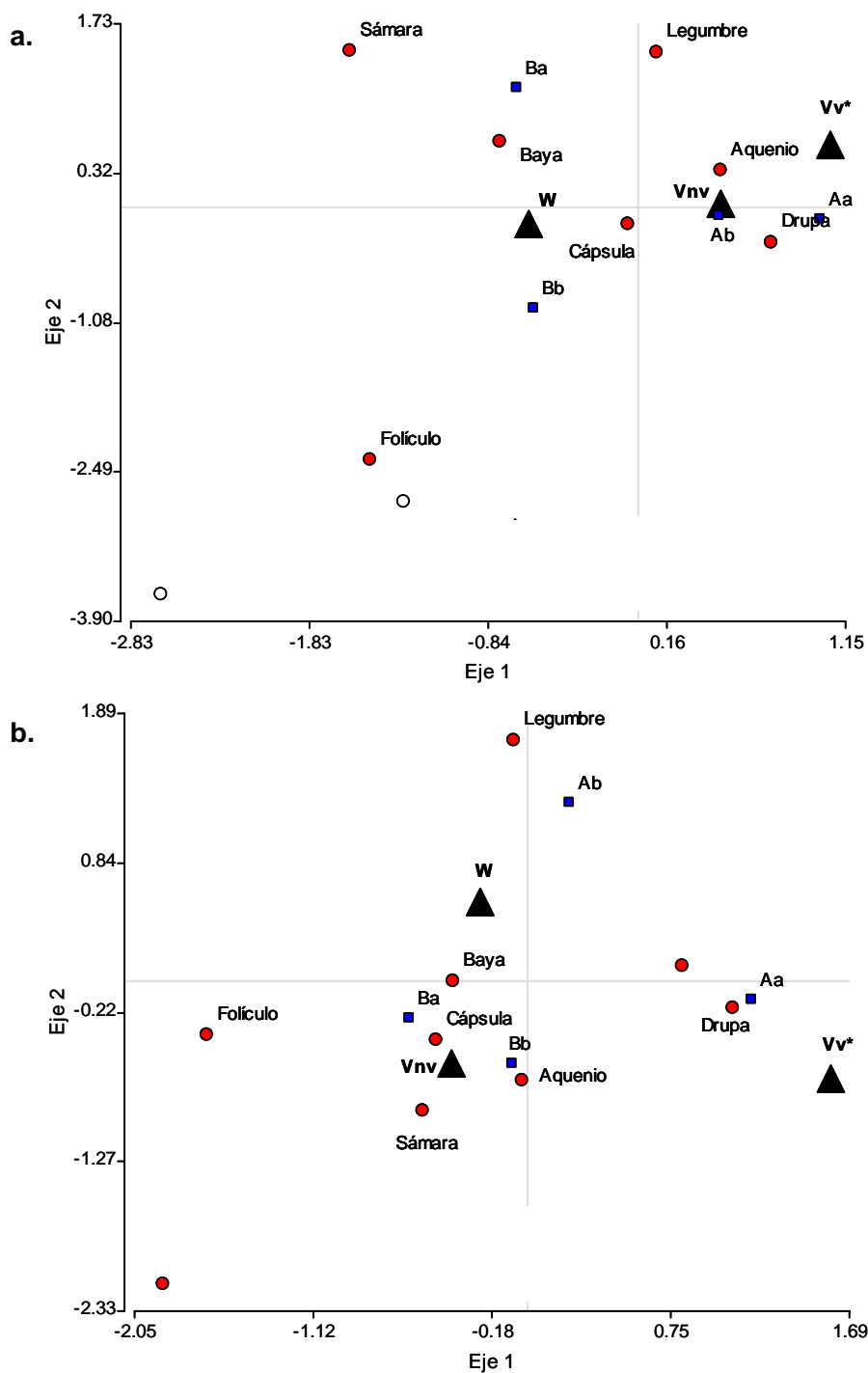


Figura 41. Biplots correspondientes al ACM entre los tipos de Mecanismos de dispersión de los árboles dispersos (W: viento; Vnv: vertebrados no voladores; Vv*: Murciélagos) en pasturas y los Mecanismos de dispersión de las especies de plántulas y juveniles regeneradas bajo su propio dosel en los diferentes tratamientos evaluados. ▲Mecanismos de dispersión de Árboles Dispersos; ■ Tratamientos; ● Tipo de fruto (Cuadro 3) a. PL: Plántulas; b. JUV: Juveniles.

4.3.4.3 Tipo de crecimiento

El tipo de crecimiento estuvo asociado al tipo de mecanismo de dispersión de la especie de árbol disperso en la pastura, tanto para plántulas como para juveniles (Chi-cuadrado $p < 0.0001$ para plántulas y juveniles) (Figura 42). Para este rasgo también el tratamiento tiene influencia sobre la regeneración natural y existió asociación al tipo de mecanismos de dispersión de las especies arbóreas. De esta manera, los árboles adultos dispersados por anemocoria y por vertebrados no voladores estuvieron asociados a los tratamientos B, mientras que los tratamientos A, se asocian a *Andira inermis*.

Este último caso es de interés, si se observa también que bajo *A. inermis* solo se asocian individuos de especies con un crecimiento tipo árbol y árbol de dosel, es decir especies más de bosque y en áreas con una alta densidad de árboles, además de la evidencia que estas especies corresponden también a especies dispersadas por vertebrados voladores como aves y murciélagos. De tal forma que hay un efecto de sitio y de procesos funcionales (caso de los rasgos evaluados) que se manifiestan más que la especie núcleo, a pesar de que *Andira inermis* es la única especie que muestra cierto grado de dependencia con la regeneración natural bajo su dosel.

Bajo (W) (*Cordia alliodora* y *Tabebuia rosea*), y bajo Vnv (*Acrocomia aculeata* y *Enterolobium cyclocarpum*) las asociaciones se establecen con especies arbustivas y de tipo de crecimiento arbolito es decir, especies cuyos individuos no superan los 5 m de alto y el patrón de abundancia es muy semejante tanto entre tipos de crecimiento como entre plántulas y juveniles.

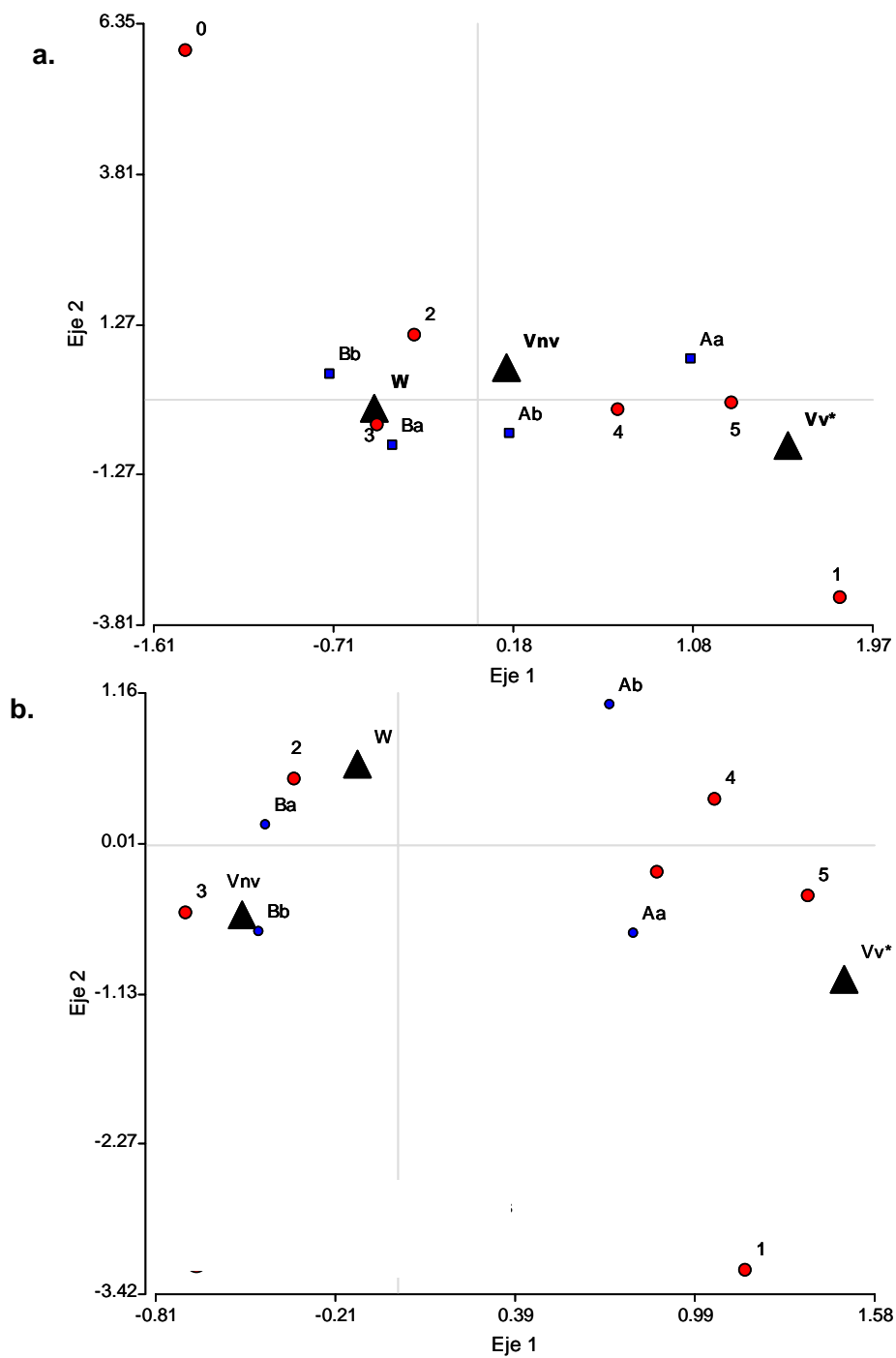


Figura 42. Biplots correspondientes al ACM entre los tipos de Mecanismos de dispersión de los árboles dispersos (*W*: viento; *Vnv*: vertebrados no voladores; *Vv**: Murciélagos) en pasturas y el tipo de crecimiento de las especies de plántulas y juveniles regeneradas bajo su propio dosel en los diferentes tratamientos evaluados. ▲ Mecanismos de dispersión de Árboles Dispersos; ■ Tratamientos; ● Tipo de crecimiento (Cuadro 3) a. PL: Plántulas; b. JUV: Juveniles.

4.3.5 Relaciones estructurales de los árboles dispersos en pasturas y la regeneración natural bajo su dosel

Las características estructurales de las especies seleccionadas y de las EAA, permitieron afirmar que existe una variabilidad por especie y que esto incide en los procesos de regeneración natural. No existieron diferencias significativas para la variable de número de especies acompañantes ($p=0.0811$), y la mayoría de árboles dispersos está rodeado por dos o tres especies.

4.3.5.1 Efecto de las variables ambientales y estructurales de las especies arbóreas dispersadas por el viento (W: Cordia alliodora y Tabebuia rosea) sobre la regeneración natural bajo su dosel

Las especies dispersadas por el viento (W), presentaron efecto de la carga animal y hubo efecto del tratamiento sobre la riqueza y abundancia de la regeneración bajo su dosel. La carga animal tuvo un efecto significativo sobre la riqueza de especies de plántulas ($p=0.0125$) y sobre la abundancia de individuos juveniles ($p=0.0207$) regenerados bajo el dosel de *Cordia alliodora*. En ambos estadíos, la alta carga animal se manifiesta en alta diversidad de especies y en alto número de individuos (Figura 43).

En *Tabebuia rosea* se presentó efecto del tratamiento sobre el establecimiento de juveniles, tanto en abundancia como en riqueza de especies. En relación a la riqueza, se presentaron diferencias significativas entre *Aa* y *Ab* ($p=0.014$), así como también entre *Ba* y *Bb* ($p=0.039$), sin embargo el número de especies que se presenta en *Ab* y *Ba* es similar con medias de 2.590 y 2.655 especies de juveniles, respectivamente. El tratamiento *Bb* presentó el menor número de individuos (Media transformada 2.28) con diferencias significativas con respecto a los demás tratamientos ($p=0.0429$), seguido de *Aa*, con una media de 3.43 individuos juveniles ($p=0.0160$). Entre los tratamientos *Ab* y *Ba* no existieron diferencias significativas, y presentaron el mayor número de individuos (Figura 43).

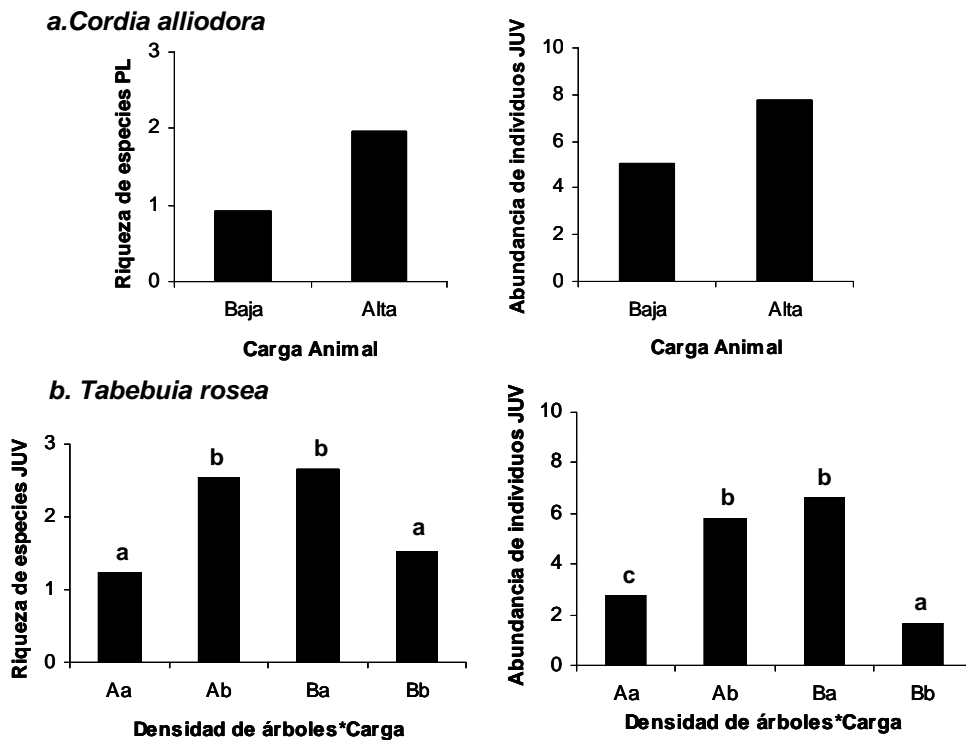


Figura 43. Efecto de los tratamientos (Carga animal y Densidad de árboles) sobre la regeneración natural de plántulas y juveniles bajo la sombra de *C. alliodora* y *T. rosea*.

La abundancia de plántulas regeneradas bajo *C. alliodora* no se muestra afectada por ninguna de las variables estructurales evaluadas; sin embargo, el resto de las variables respuesta están influenciadas por algún aspecto estructural ya sea de la especie o bien del terreno donde ésta crece. El DAP de la especie presentó una relación negativa con respecto a la riqueza de especies tanto de plántulas como de juveniles, de tal forma que a mayor DAP menor riqueza, mientras que la clase diamétrica de las EAA presentes a su alrededor si tienen un efecto positivo en relación a la riqueza como es el caso de la presencia de individuos de las clases 40-49 y 60-69 cm (Cuadro 23).

La riqueza de plántulas y el número de individuos juveniles bajo *C. alliodora* presentan una influencia de la elevación sobre el nivel del mar, presentándose mayor riqueza y mayor abundancia de plántulas a mayor elevación (Cuadro 23).

Para *Tabebuia rosea*, el número EAA y el diámetro de copa fueron factores que presentaron una relación positiva con respecto a la riqueza y abundancia de plántulas bajo su dosel. La presencia de un tallo con diám múltiples fue otra característica importante para el

estableciendo de individuos plántulas, sin embargo este número no supera el de 3 diám para la especie en la zona, sobre todo en individuos de gran tamaño (Cuadro 23).

La elevación sobre el nivel del mar fue el rasgo del paisaje que presentó mayor significancia para el establecimiento de plántulas, destacando que a mayor elevación mayor diversidad y abundancia (Cuadro 23). Por otro lado, la altura total fue el único factor estructural de *T. rosea* que influyó sobre la abundancia y riqueza de individuos juveniles bajo su dosel, a mayor altura del árbol se presenta una mayor presencia de juveniles.

Cuadro 23. Rasgos estructurales con efecto sobre el establecimiento de especies y número de individuos de plántulas y juveniles de especies leñosas bajo el dosel de C.alliodora y T. rosea, especies dispersadas por el viento.

<i>Cordia alliodora</i>	Variable Estructural	p	Pendiente
Abundancia PL	x	x	x
Riqueza PL	Carga	0.0125	
	Elevación(m.s.n.m)	0.0385	0.00123(+)
	DAP de la especie	0.0023	-0.05144
	sp Asociadas C 40-49	0.0234	0.74963(+)
	sp Asociadas C 60-69	0.0024	2.60606(+)
Abundancia JUV	Elevación	0.0039	0.00915(+)
	Carga	0.0207	
Riqueza JUV	DAP de la especie	0.0178	-0.07102
	sp Asociadas 60-69	0.033	2.8425
<i>Tabebuia rosea</i>	Variable Estructural	p	Pendiente
Abundancia PL	Elevación (m.s.n.m)	0.0201	0.00897 (+)
	Especies asociadas	0.0194	1.6425 (+)
	Diámetro de copa	0.0196	0.66197(+)
Riqueza PL	Elevación (m.s.n.m)	0.006	0.00262(+)
	Especies asociadas	< 0.0001	0.58178
	Diámetro de copa	0.049	0.2522(+)
	Diám múltiples	0.0341	2.07758(+)
Abundancia JUV	Densidad*Carga	0.027	
	Altura del árbol	0.043	0.72737(+)
	sp Asociadas C 40-49	0.0191	5.81096(+)
Riqueza JUV	Densidad *Carga	0.0321	
	Altura del árbol	0.0026	0.24894

*PL: Plántulas; JUV: Juveniles

4.3.5.2 Efecto de las variables ambientales y estructurales las especies arbóreas dispersadas por vertebrados no voladores (Vnv) sobre la regeneración natural bajo su dosel.

Las especies dispersadas por vertebrados no voladores, que incluyen el ganado como dispersor en la zona de estudio, presentaron efecto de los tratamientos sobre la regeneración bajo su dosel. Para *Acrocomia aculeata*, la carga animal ($p=0.0417$) fue un factor significativo en el establecimiento de especies de plántulas, mientras que la densidad de árboles dispersos lo fue en el caso de individuos juveniles ($p=0.0312$). La interacción de densidad de árboles y

carga animal fue significativa ($p=0.04$) para el establecimiento de juveniles bajo el dosel de *Enterolobium cyclocarpum* (Figura 44).

Bajo *A. aculeata* la mayor riqueza de especies de plántulas se establece en zonas con carga animal alta, y en el caso de individuos juveniles, la mayor abundancia se presenta en zonas de Alta densidad de árboles. Para la especie *E. cyclocarpum* el menor número de individuos se presentó en zonas Bb, las cuales se diferencian significativamente de las demás ($p= 0.046$). Los tratamientos de Alta densidad de árboles presentaron la mayor cantidad de individuos juveniles indiferentemente de la carga animal, de tal manera que para esta especie la alta densidad de árboles es un beneficio para la regeneración bajo su dosel (Figura 44).

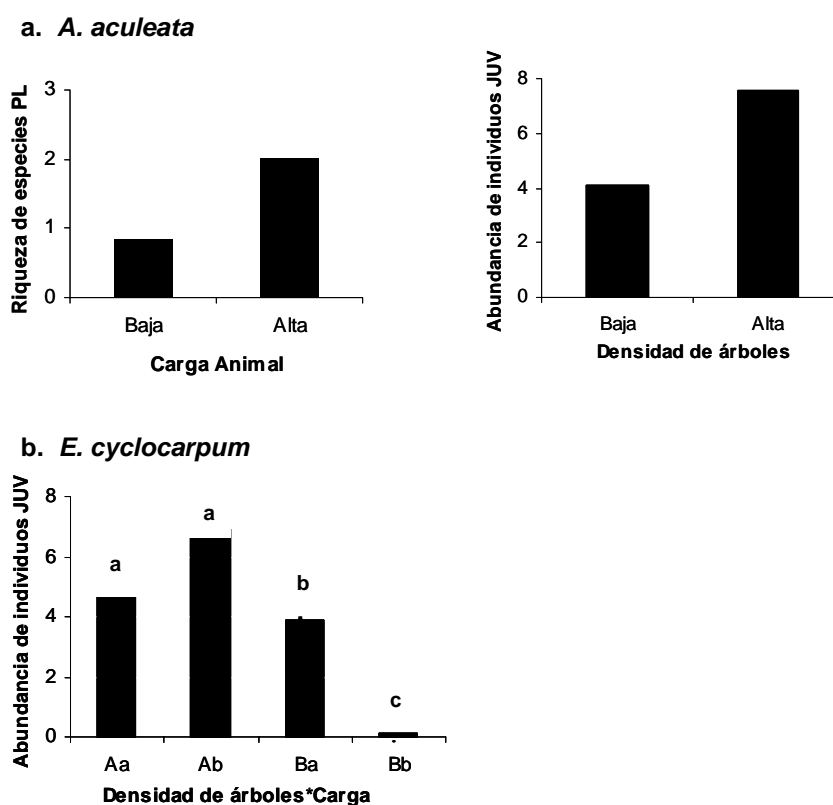


Figura 44. Efecto independiente de los factores de los tratamientos (Carga animal y Densidad de árboles) y de su interacción sobre la regeneración natural de plántulas y juveniles bajo la sombra de *A. aculeata* y *E. cyclocarpum*.

La abundancia de plántulas bajo el dosel de *A. aculeata* tiene una influencia positiva en relación a la presencia de individuos acompañantes con clases diamétricas entre 30 y 39 cm , mientras que la riqueza de plántulas presentó una relación negativa (-1.644 de pendiente) con respecto a la presencia de individuos acompañantes con una clase diamétrica entre 60 y 69 cm. El número de especies acompañantes fue un rasgo relevante en relación a la riqueza de

plántulas bajo el dosel de *A. aculeata* estableciendo una relación positiva (0.6297). Ninguna de las variables estructurales fue significativa en relación a la riqueza de juveniles (Cuadro 24).

Bajo el dosel de *E. cyclocarpum*, los individuos acompañantes con clases diamétricas entre 90 y 99, fueron una variable significativa tanto para abundancia como para riqueza de juveniles. La elevación sobre el nivel del mar estuvo relacionada positivamente con la abundancia de individuos juveniles, es decir, a mayor elevación mayor abundancia de juveniles bajo el dosel de *E. cyclocarpum* (Cuadro 24).

Cuadro 24. Rasgos estructurales con efecto sobre el establecimiento de especies e individuos de plántulas y juveniles de especies leñosas bajo el dosel de A. aculeata y E. cyclocarpum, especies dispersadas por vertebrados no voladores, incluyendo ganado.

<i>Acrocomia aculeata</i>	Variable estructural	<i>p</i>	Pendiente
Abundancia PL	C 30-39	0.0152	1.901(+)
Riqueza PL	Carga animal	0.0417	
	Especies Acompañantes	0.0037	0.62971 (+)
	C 60-69	0.0399	-1.64405
Abundancia JUV	Densidad de árboles	0.0312	
Riqueza JUV	x	x	x
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Variable estructural	<i>p</i>	Pendiente
Abundancia PL	sp Asociadas C 90-99	0.0046	12.0714 (+)
Riqueza PL	sp Asociadas C 90-99	0.0136	4.42857(+)
Abundancia JUV	Densidad*Carga	0.046	
	Elevación (m.s.n.m)	0.045	0.00539(+)
Riqueza JUV	sp Asociadas C 20-29	0.019	

4.3.5.3 Efecto de las variables ambientales y estructurales de la especie *Andira inermis* (*Vv**: Dispersión por murciélagos) sobre la regeneración natural bajo su dosel

La regeneración natural bajo *Andira inermis*, especie dispersada por murciélagos no tuvo relación o influencia con los tratamientos y en el caso de las variables estructurales restantes tanto a nivel de árbol como de paisaje ninguna tuvo efecto sobre la abundancia y riqueza de plántulas bajo su dosel.

La abundancia de juveniles estuvo influenciada significativamente por la presencia de individuos con diám entre 20 y 69 cm de DAP (Cuadro 10) y por el número de diám del tallo de la especie, la cual al igual que *T. rosea* no presentó mas de tres DAP, pero este número es suficiente para influir en el desarrollo y establecimiento de un mayor número de individuos. La altura del árbol y la riqueza de especies juveniles establecieron una relación directamente proporcional.

Cuadro 25. Rasgos estructurales con efecto sobre el establecimiento de especies e individuos de plántulas y juveniles de especies leñosas bajo el dosel de *A. aculeata* y *E. cyclocarpum*, especies dispersadas por vertebrados no voladores, incluyendo ganado

<i>Andira inermis</i>	Variable estructural	<i>p</i>	Pendiente
Abundancia PL	x	x	x
Riqueza PL	x	x	x
Abundancia JUV	sp Asociadas C 10-19	0.002	0.65615
	sp Asociadas C 40-49	0.0096	-5.01237
	sp Asociadas C 60-69	0.018	10.05882
	Díam múltiples	0.0116	3.18123
Riqueza JUV	Altura del árbol	0.043	0.26007

4.4 Discusión

Existen tres importantes conclusiones que pueden ser delineadas de la siguiente manera: Primero, la regeneración natural de especies leñosas bajo el dosel de árboles dispersos en pasturas en Esparza es un proceso dinámico (la regeneración implica dinámica desde la producción y la dispersión de semillas, germinación, y posterior crecimiento de juveniles hasta su madurez (Ulft 2004)) relacionado estrechamente a factores o rasgos funcionales y del paisaje, más que a aspectos taxonómicos *per se*. En segundo lugar, las relaciones florísticas-taxonómicas árbol parental *versus* comunidad de plantas regeneradas y establecidas bajo su dosel no fueron encontradas y la capacidad de regeneración coespecífica se vuelve un caso aislado en medio de una situación multiespecífica. Y por último, la estructura de los árboles dispersos en pasturas si influye en el proceso de regeneración, no sólo por las condiciones micro ambientales bajo dosel con respecto al exterior, sino por que el árbol es un conjunto estructural inmerso en un contexto de procesos ecológicos.

Los rasgos funcionales evaluados en este estudio fueron seleccionados por su relevancia en procesos ecológicos vinculados con la regeneración natural y el mantenimiento de comunidades de flora y fauna a través del tiempo, como las interacciones planta-animal, la reproducción y la dispersión, es decir, procesos por los cuales las comunidades vegetales son capaces de sobrevivir en un determinado hábitat (Chazdon *et al.* 2003; Lundberg y Moberg 2003). Sin embargo, estos rasgos no expresan lo que puede estar ocurriendo con estos procesos de manera directa, por lo menos en este estudio no es posible llegar a un acercamiento de tipo funcional de manera concisa, por que no hay evaluaciones de diversidad funcional o evaluaciones de respuesta de estos rasgos a un cambio o perturbación (Hooper y Vitousek 1997; Díaz *et al.* 1998, Díaz y Cabido 2001). Sin embargo, los resultados son una

evidencia de las posibles interacciones existentes, como por ejemplo el tipo de recursos disponibles (semillas, tipo de fruto) y sus interrelaciones con la fauna de sitio, las estrategias de regeneración y en el caso del rasgo de crecimiento, un conocimiento de la estructura de la vegetación (Boring *et al.* 1981, Uhl *et al.* 1981, Grubb y Coomes 1997, Lundberg y Moberg 2003, Mayfield *et al.* 2006).

Los rasgos definieron un tipo de patrón y distribución espacial actual de la regeneración natural del sitio, situación que no fue definida por los análisis de distribución florística y taxonómica como NMS y de conglomerados, los cuales solo revelaron una nube de puntos de especies inmersa en un paisaje sin una diferenciación específica. Y aunque autores como Ribbens *et al.* (1994), afirman que la producción de semillas y los datos de dispersión de individuos aislados, no puede ser un dato representativo de las especies debido a las diferencias bióticas y abióticas al sitio de origen donde la especie se encontraba (especialmente bosque), es evidente que en los agropaisajes también existe una dinámica de sucesión y regeneración de las especies registrada bajo los árboles dispersos en pasturas (Guevara *et al.* 1986, 1992; Guevara y laborde 1993; Cardoso da Silva 1996; Nepstad *et al.* 1996; Holl 1998, 1999; Harvey y Harber 1999; Holl y Lulow 1999; Otero-Arnaíz *et al.* 1999; Dunn 2000).

Además, así como ocurre en las áreas de bosque, las plántulas de las especies arbóreas tropicales no se distribuyen aleatoriamente en el espacio, y exhiben un grado de agrupamiento (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Forget *et al.* 1999, Hubbell *et al.* 1999, Itoh *et al.* 1997, Kitajima and Augspurger 1989, Nicotra *et al.* 1999), de tal manera que los resultados de este estudio evidencian que la regeneración natural exhibe un agrupamiento ligado a los rasgos funcionales y de lugar, situación que no puede ser pormenorizada a pesar de ocurrir en áreas perturbadas o agropaisajes; sino por el contrario, resaltada, debido a que estos paisajes dominan el planeta y es poco lo que se conoce sobre sus patrones y rasgos funcionales y la implicación de éstos en la conservación (Daily 2001; Mayfield y Daily 2005). Recientemente, estudios ya se han planteado la pregunta de cómo el paisaje actual influye en el funcionamiento de las comunidades animales y florísticas que allí se establecen, con el fin de brindar una nueva visión de manejo y conservación de las poblaciones arbóreas en agropaisajes tropicales (Alcamo *et al.* 2003; Mayfield 2006).

Bajo las especies núcleo W, existe una regeneración natural de especies arbustivas y arbolitos dispersadas por viento en su mayor proporción, seguido por las dispersadas por aves, con frutos en cápsula y baya asociados a un paisaje de baja densidad de árboles dispersos. Este tipo de relación es interesante, si se contruye un escenario desde diferentes aspectos bioecológicos. Los frutos tipo cápsula son frutos dehiscentes secos, cuya relevancia es su vinculación a la eficiencia estratégica de las angiospermas para la dispersión abiótica (Howe y Westley 1997), en la que se produce liberación de semillas comprimidas, livianas y con tegumentos alados; rasgos anemocóricos que se relacionan con la mayor capacidad de dispersión para colonizar nuevos ambientes o ampliar límites de distribución (Augspurger 1986, Colombo y De Viana 2000; De Noir *et al.* 2002) (Figura 45). De esta forma, las semillas dispersadas por el viento en Esparza viajan a través del paisaje de baja densidad de árboles y buscan sitios seguros para su establecimiento (bajo la copa de árboles (Young 1989; Frost y Mc Dougald 1989; Belsky *et al.* 1993)) sin tantos obstáculos, ya que la dispersión por viento se puede ver detenida cuando existen especies acompañantes o alta población arbórea, donde las semillas no pueden viajar más de 1 m lejos del árbol parental, dificultando enormemente su germinación debido a la competencia con otros individuos (Augspurger 1983).



Figura 45. Regeneración de especies leñosas bajo el dosel de *Tabebuia rosea*.

Finalmente, las especies W, son especies que presentaron características estructurales similares, con copas de tamaño medio entre 35 y 50 m, poco robustas, caducifolias en época

seca y patrones de floración explosiva en el caso de *T.rosea* y/o de alta producción floral con un promedio de tres mil flores por inflorescencia en *C. alliodora* (Cordero y Boshier 2003). Estas características, permiten argumentar el por qué la presencia de especies dispersadas por aves bajo el dosel de W, ya que en estas especies con floración masiva, la planta invierte toda su energía en la atracción de un gran pool de insectos, que son el alimento de aves insectívoras, las cuales además de ser agentes dispersores de otras especies, muy posiblemente sirven a la planta por estar involucrados en mecanismos como la polinización cruzada (Gentry 1978, 1982).

Por otro lado, se puede describir el caso de *Andira inermis*. Esta fabaceae de poblaciones aisladas y cuyos frutos con semilla grande (1.5 cm) y ricos en agua mas que otro tipo de elemento, es la especie que presentó la mayor capacidad de regeneración coespecífica (18% de total de especies regeneradas) y también una asociación con zonas de alta densidad de árboles. Sin embargo, el número de plántulas y juveniles de su misma especie sigue siendo mínimo al lado de la heterogeneidad de especies regeneradas y establecidas bajo su dosel, conformada por especies de árboles con alturas superiores a 25 m, dispersados por aves y murciélagos, presentando estos últimos una alta proporción, a pesar de que la dispersión por murciélagos generalmente se ve limitada a zonas de pasturas abiertas (Charles-Dominique 1986; Thomas *et al.* 1988).

Artibeus lituratus y *Artibeus jamaicensis* son los principales dispersores de *Andira inermis*, y de acuerdo con Janzen (1976), estos murciélagos pasan un tiempo corto en la copa de *A. inermis*, se alimentan y durante ese tiempo muchos frutos caen habiendo sido utilizados solo en un 50%, y no sufren ataques de ganado, sino predación severa bajo el dosel por las larvas de escarabajos del género *Cleogonus*. De tal manera, que las semillas de *Andira* que logran germinar bajo su propio dosel son las que sobreviven a este ataque y comparten su crecimiento con otras especies de bosque que han sido depositadas en el suelo durante la percha, pero que finalmente aseguran la viabilidad de especies de dosel del bosque en zonas de potrero, como es el caso *Anacardium excelsum*, especie dispersada por murciélagos con la mayor abundancia bajo *Andira inermis*. Las especies de murciélagos son calificadas como frugívoros esenciales en la regeneración de los bosques y potencializan la dispersión de árboles y arbustos en áreas abiertas (Galindo-González *et al.* 2000), de tal manera que si se correlaciona esta capacidad a la presencia de árboles como *Andira inermis* dispersados

también por murciélagos en las áreas de pastura, se convierte en una conexión interesante de dispersión de especies arbóreas y supervivencia en el tiempo de las poblaciones aisladas de *A. inermis*.

Bajo el otro tipo de árboles muestreados, las plantas dispersadas por viento pasan a ser menos relevantes, y le dan el primer lugar a las especies con frutos en baya y drupa (En el caso de *V. n.* existe mayor relación con frutos en drupa) dispersados por vertebrados voladores o no voladores, rodeados de un paisaje con mayor densidad de árboles. Chazdon *et al.* (2003) aseguran que el incremento de la abundancia relativa de especies de plántulas dispersadas por animales y el evento contrario de disminución de aquellas dispersadas por viento es una ventaja evolutiva de las semillas dispersadas por animales en áreas abiertas. Finalmente, es evidente que los agentes dispersores no se ubican en un árbol *per se*, lo hacen por que estructural y funcionalmente le es útil para su supervivencia y desarrollo (Cardoso da Silva 1996; Holl 1998, 1999).

La definición de patrones encontrados no son un obstáculo para apoyar la denominación de los árboles dispersos como centros potenciales de procesos de regeneración de especies leñosas como lo han determinado ya muchos autores (Wegner y Merriam 1979; Guevara *et al.* 1986, 1992, 1993; Stepler y Nair 1987; Nepstad *et al.* 1996; Otero-Arnaiz *et al.* 1999; Dunn 2000). Sin embargo, estos árboles son centros de regeneración de especies de la flora local independiente de su especie, es decir lo que se ha determinado aquí como baja capacidad de regeneración coespecífica y se convierten en centros potenciales pero de los actuales procesos ecológicos que llevan acabo las especies para poder mantenerse y colonizar áreas en constante dinámica como los agropaisajes.

La divergencia entre taxonomía y funcionalidad ya ha sido expresada recientemente en trabajos como el de Mayfield *et al.* (2006), donde afirman que existe diferencia entre los patrones de diversidad de especies y patrones de riqueza de rasgos funcionales, especialmente cuando se examina la especificidad de estos patrones. Mayfield *et al.* (2006) indican que los patrones de los rasgos funcionales variaron entre localidades aún muy cercanas y que las diferencias estuvieron dadas en rasgos funcionales como mecanismos de dispersión y tipo de fruto. Lo anterior indica que las comunidades de plantas pueden estar ecológicamente influenciadas por condiciones microambientales, patrones de diversidad animal y otros patrones ambientales mas que lo que puede estar evidenciando un estudio de composición y diversidad

florística, tal como ocurre en este estudio. La abundancia y diversidad de los rasgos funcionales indican que ciertos tipos de funciones ecosistémicas pueden ser mantenidas en paisajes manejados y alterados, con la premisa de que la diversidad funcional (definida como el rango y valor de los rasgos de los organismos que influyen las propiedades ecosistémicas (Tilman 2001)) influye en las funciones ecosistémicas (Naeem 2002, Hooper 2005).

La baja capacidad de regeneración coespecífica bajo los árboles dispersos seleccionados y al mismo tiempo la concentración de una alta diversidad de especies producto de los eventos ecológicos evidenciados anteriormente, más allá de sorprender pueden ser una demostración de varias teorías ecológicas ampliamente conocidas en árboles tropicales sobre la regeneración natural, los procesos de dispersión y demás mecanismos relacionados con el mantenimiento de la alta diversidad florística en el trópico, pero al interior de bosque; las cuales aún no han sido validadas concretamente fuera de él en áreas de agropaisajes, y aunque el propósito no es validarlas con este trabajo si es posible observar que las especies aisladas también presentan comportamientos compartidos y que al igual que las especies de bosque, éstas han evolucionado hacia la supervivencia, conservación y adaptación de sus poblaciones en las condiciones del agropaisaje (Janzen 1970, Connell 1971, Hubbell 1979, Denslow 1980, Clark y Clark 1984, Hubbell y Foster 1986, Schupp 1992, Clark *et al.* 1999, Dalling *et al.* 2002, De Steven y Wright 2002, Hyatt *et al.* 2003).

En este sentido, la alta diversidad y coexistencia de múltiples especies de flora bajo el dosel de cinco árboles dispersos en un agropaisaje tropical, puede verse reflejado en la capacidad de muchas especies en coexistir en un área debido a que cada especie tiene condiciones para su reclutamiento, crecimiento y mortalidad (Teoría de diferenciación de nicho) (Grubb 1977, Denslow 1980, Poorter and Arets 2003), que para el caso de estudio, son situaciones mediadas no sólo por factores biofísicos o climáticos sino también por patrones de tipo funcional como se mostró. Por otro lado, la baja capacidad coespecífica bajo el dosel y la evidencia de plántulas y juveniles de la especie núcleo a pocos m pero fuera de él (*Observación personal*, Figura 46) explica el mantenimiento de la diversidad a través del modelo de Janzen-Connell (Connell 1971, Janzen 1970) (Aunque existan especies arbóreas con comportamientos distintos que rechacen en algunos puntos este modelo (Condit *et al.* 1992)) y de otras hipótesis de apoyo, como las hipótesis de escape y de colonización (Augspurger 1984), donde la densidad de plántulas de una especie decrece con la distancia al

árbol parental y que debido a depredación, patógenos y herbivoría bajo el dosel la mortalidad es intensa, de tal forma, que la densidad será mayor fuera del dosel.



Figura 46. Regeneración natural de Tabebuia rosea fuera del dosel de su misma especie. Bajo el dosel de T. rosea, se observan solo semillas en abundancia sin germinar por motivos tal vez asociados a situaciones de competitividad y/o factores bioclimáticos específicos, mas no existe presencia de plántulas o juveniles. Al alejarse del árbol parental, se presentan círculos concéntricos alrededor del árbol parental de plántulas. En promedio, las plántulas se presentan mas o menos a 2 m del árbol y de allí hasta los 20 m Augspurger 1984, Howe et al. 1985, Chapman y Chapman 1995 (Schupp 1988) señalan este mismo comportamientos con otras especies dispersas en potreros.

Finalmente, el bajo reclutamiento bajo un árbol parental con relación a su misma especie, permite que bajo el dosel exista un espacio y recursos que pueden ser tomados por otras especies para su beneficio y establecimiento, las cuales pueden ser menos susceptibles a las plagas y demás enemigos que la especie del parental. Esta situación es la base de la coexistencia multiespecífica (Peters 2003) donde el mejor competidor puede estar ausente de los sitios seguros de establecimiento, otorgando oportunidad a especies menos competitivas a establecerse y persistir, disminuyendo de alguna manera la competitividad de exclusión (Dalling *et al.* 2002, Hurtt y Pacala 1995, Tilman 1999).

A nivel estructural, varias características seleccionadas tuvieron un efecto sobre la abundancia y riqueza de plántulas y juveniles dependiendo de la especie. El caso del DAP, rasgo que fue muy variable en las cinco especies muestreadas, indicó para *Tabebuia rosea* una relación positiva con la riqueza de especies bajo su dosel. Aunque son pocos los estudios sobre este tema, se ha observado que la producción de semillas de un árbol es directamente

proporcional a su área basal, y asumen en varios modelos que la riqueza de semillas está distribuida de manera circular alrededor del árbol, y toman una simetría en cuanto al radio de evaluación (Ribbens *et al.* 1994; Clark *et al.* 1998). Sin embargo, como planteamiento relevante de esta investigación se indica la necesidad de trabajos en los que se estudien cambios metodológicos que permitan tener el DAP como una variable que no afecte los resultados finales debido a su variabilidad, ni en el área de muestreo bajo el dosel, ni en los modelos que lo asuman como una variable importante en el reclutamiento de plántulas, ya que de alguna manera por esta razón modelos como los descritos por Greene y Johnson (1994), Clark *et al.* (1998) y Ribbens *et al.* (1994) el DAP se ha tomado como una variable simétrica o con un número o rango de determinado valor.

La altura total fue un factor relevante en la presencia de especies bajo el dosel de *Tabebuia rosea* y *Andira inermis*. Sin embargo no es la primera vez que se plantea esta relación directamente proporcional altura-riqueza de especies y sus relaciones con la dispersión de semillas, ya que muchos autores plantean que los árboles de tamaño alto son más importantes en la dispersión debido a que son más atractivos para la mayoría de animales dispersores, ofrecen mayores oportunidades de protección y forrajeo (Guevara *et al.* 1992, Duncan y Chapman 1999, Toh *et al.* 1999). Sin embargo, debido a la alta variabilidad de esta característica estructural, otros autores como Mc Donnell 1986, McClanahan y Wolfe 1987, no encontraron patrones consistentes entre la altura de percha y la lluvia de semillas bajo el dosel.

Tal como ocurrió en este estudio, la distancia de los árboles al bosque parece no ser una variable significativa correlacionada con la riqueza de especies bajo el dosel de árboles dispersos (Galindo-González *et al.* 2000). De tal manera que la regeneración en este aspecto esta dependiendo más de los agentes dispersores que de la distancia, y los dispersores se han adaptado a cruzar distancias a través de los poteros participando activamente en los procesos de colonización y dispersión.

Por otro lado, la cobertura de la copa fue una variable estructural que tuvo un efecto positivo sobre la riqueza y abundancia de *Tabebuia rosea*, pero no en otras especies, indicando de alguna manera que son rasgos de valor adaptativo de la arquitectura de las plantas sobre su regeneración natural y permanencia en paisajes actuales (Kitajima 1996, Veneklaas y Poorter 1998). Sin embargo, pocos estudios han medido este efecto arquitectural sobre el crecimiento

y supervivencia de plántulas. Sterck *et al.* 2003, presentan uno de trabajos pioneros en el estudio de rasgos arquitecturales de copa sobre dos especies de árboles donde comprueban que la supervivencia de plántulas bajo el dosel si depende de los rasgos de la copa, entre ellos el ancho de la copa y el número de hojas.

4.5 Conclusiones

- La regeneración natural de especies leñosas bajo el dosel de árboles dispersos en pasturas es un proceso relacionado estrechamente a los rasgos funcionales como tipo de fruto, mecanismo de dispersión y tipo de crecimiento, así como a características del paisaje, más que a aspectos taxonómicos de los árboles dispersos.
- Los análisis de agrupamiento y NMS, permitieron afirmar que no fueron encontradas relaciones florísticas árbol prenatal - comunidad de plantas regeneradas y establecidas bajo el dosel, y la capacidad de regeneración coespecífica fue un caso aislado en medio de una situación de regeneración multiespecífica.
- Bajo las especies núcleo W, existe una regeneración natural de especies arbustivas y arbolitos dispersadas por viento y aves, con frutos en cápsula y baya asociados a un paisaje de baja densidad de árboles dispersos.
- Bajo la plantas dispersadas por Vnv, se presenta una relación con especies arbustivas dispersadas por vertebrados voladores o no voladores en un paisaje con mayor densidad de árboles especies con frutos en baya y drupa.
- *Andira inermis* presentó la mayor capacidad de regeneración coespecífica (18% de total de especies regeneradas) y asociación conformada plántulas y juveniles de especies de árboles con alturas superiores a 25 m, dispersados por aves y murciélagos con zonas de alta densidad de árboles.
- Los agentes dispersores no se ubican en un árbol *per se*, lo hacen por que estructural y funcionalmente le es útil para su supervivencia y desarrollo.
- Los árboles dispersos en pasturas son centros de regeneración de especies de la flora local independiente de su especie, determinándose una baja capacidad de regeneración coespecífica, y se convierten en centros potenciales pero de los actuales procesos

ecológicos que llevan acabo las especies para poder mantenerse y colonizar áreas en constante dinámica como los agropaisajes

- La estructura de los árboles dispersos en pasturas si influye en el proceso de regeneración natural. El DAP indicó para *Tabebuia rosea* una relación positiva con la riqueza de especies bajo su dosel y la altura total fue un factor relevante en la presencia de especies bajo el dosel de *Tabebuia rosea* y *Andira inermis*.
- El número de especies acompañantes y sus diámetros tuvieron efecto sobre la regeneración natural de algunas especies, sin embargo la variabilidad y el efecto de los diámetros fue variable al interior de cada especie y no define ningún patron.
- La distancia de los árboles dispersos al bosque no fue una variable significativa correlacionada con la riqueza de especies bajo el dosel de árboles dispersos.

4.6 Recomendaciones

- Continuar con investigaiones sobre la regeneracion natural bajo el dosel de arboles dispersos en pasturas, dirigidas al estudio de un número mas amplio de rasgos funcionales, no sólo reproductivos (tipo de semilla, peso de la semilla, entre otras) sino tambien estructurales, como es el caso relaciones regeneracion-copa, número de hojas, número de ramas, altura total y de fuste, entre otras cosas que surgen como relevantes en el momento de apreciar la gran influencia de estos factores en la regeneracion natural bajo dosel.
- Es importante generar trabajos en los que se estudien cambios metodológicos de muestreo bajo dosel que permitan tener el DAP como una variable que no afecte los resultados finales debido a su heterogeneidad, ni en el área de muestreo bajo el dosel, ni en los modelos que lo asuman como una variable importante en el reclutamiento de plántulas.
- Transmitir la relevancia de los árboles dispersos en potreros debido a su potencial como centros de regeneración y su influencia en procesos ecológicos regionales. Destacar con los finqueros y tomadores de decisiones las asociaciones de rasgos

funcionales y de paisaje aquí indicadas para evaluar el futuro de la sucesión secundaria en estas zonas.

4.7 Bibliografía

- Alcamo, J; Hassan, R.M; Pauly, D; Ash, N.J; Lambin, E.F; Percy, S. 2003. Ecosystems and Human well-Being: a framework for assessment. Island press, Washington, CD.
- Alvarez-Buylla, E.R; Martínez-Ramos M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- Augsburger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, Light gaps and pathogens. *Ecology* 65 (6):1705-1712
- Belsky A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892
- Boring, L.R., Monk, C.D; Swank, W.T. 1981. Early regeneration of a clear-cut southern Appalachian forest, USA. *Ecology* (Tempe), 62: 1244–1253.
- Cardoso da Silva, J.M; Uhl, C; Murria, G. 1996. Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation biology* 10: 491-503
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CR); CIPAV (Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria); NITLAPAN. 2004. Enfoques silvopastoriles integrados para el manejo de ecosistemas. Informe anual de avance No 2. Eds. L Ibrahim; J Gobbi; F Casasola; E Murgueitio; E Ramírez. s.l. s.e. 167 p.
- Colombo, S.F; y De Viana, M. 2000. Requerimientos de Escarificación en Semillas de Especies Autóctonas e Invasoras. *Ecología Austral* 10: 123-131.
- Chacón, M; Mesén, M. 2005. Caracterización de la vegetación en diferentes usos de la tierra, esparza, costa rica. Informe de resultados para uso interno del proyecto: Enfoques Silvopastoriles Integrados Para El Manejo De Ecosistemas. GEF-Banco Mundial- CATIE-CIPAV-Nitlapán. Esparza, Costa Rica
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia birds and bats in French Guyana. In Estrada, A; Fleming, T.H (eds). *Frugivores and seed dispersal*. p: 119-13 Netherlands.
- Chapman, C.A; Chapman, L.J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Research notes. Conservation Biology* 9(3):675-678
- Chazdon R.L, Careaga S, Webb, C, Vargas O. 2003. Community and phylogenetic structure of traits of woody species in wet tropical forest. *Ecological monographs* 73:331-347.
- Clark, D.A; Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124:769-788
- Clark J.S., Macklin E. and Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- _____; Silman, M; Kern, R; Macklin, E; Hillerislambers, J. 1999. Seed dispersal near and far pattern across temperate and tropical forest. *Ecology* 80 (5):1475 -1494
- Colwell, R.K. 2006. ESTIMATES: Statistical Estimation of Species, Richness and Shared Species from Samples, Version 7.5. Available at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Persistent URL <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Condit, R; Hubbell, S; Foster R. Recruitment near conspecific Adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *The American naturalist* 140(2):261-286
- Croat, T. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press. California. 942 p.
- Esquivel, M. J. 2005. *Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos en Muy Muy, Matagalpa*. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. Turrialba, Costa Rica. 150p.
- Daily, G. 2001. Ecological forecasts. *Nature* 411:245
- Dalling, J.W., Hubbell S.P. and Silveira K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.
- Denslow J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.

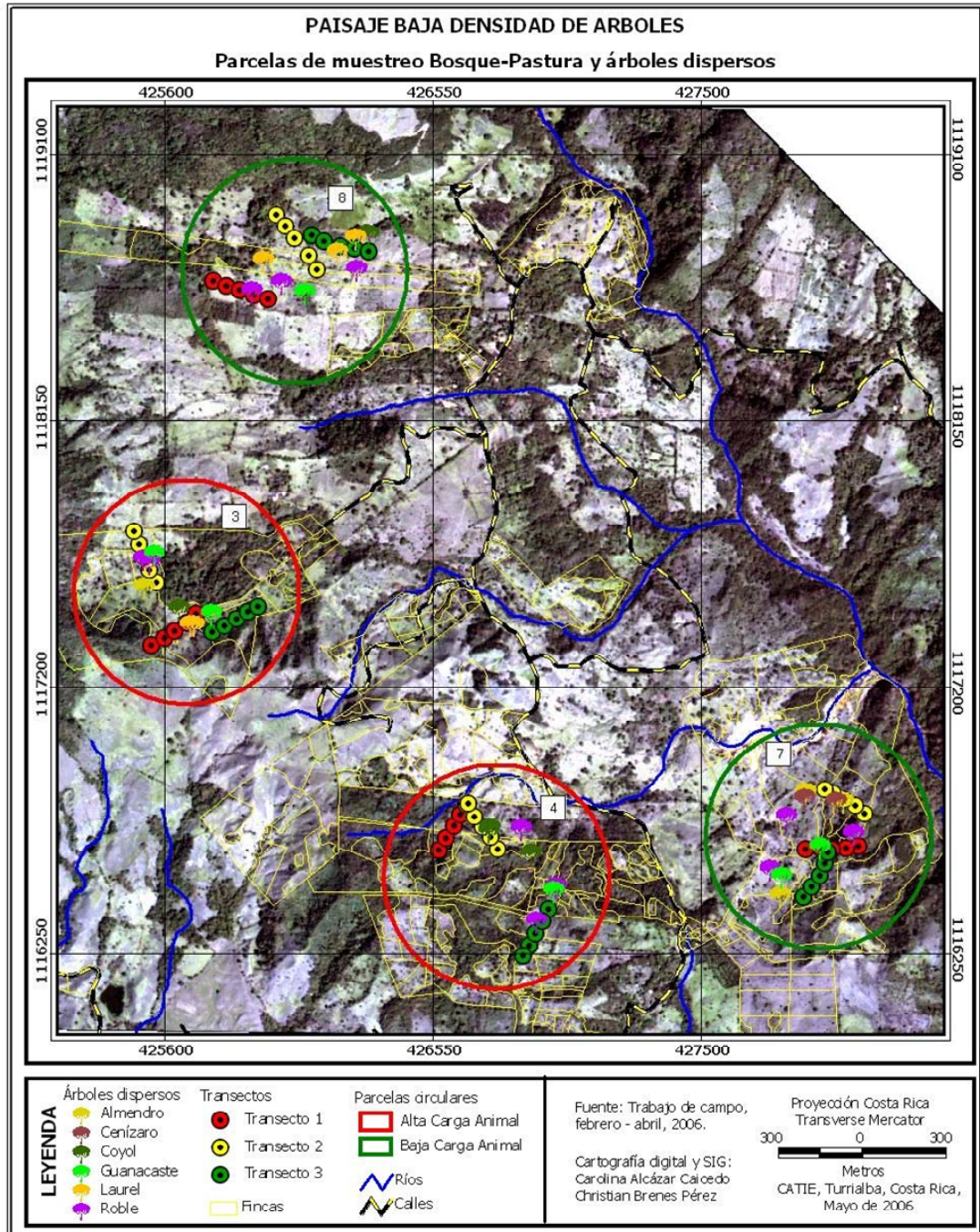
- De Steven, D; Wright, J. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical species. *Ecology* 83(8):2315-2327
- De Noir, F.A; Bravo, S; Abdala, R. 2002. Dispersal mechanisms in some woody native species of Chaco Occidental and Serrano. *Quebracho* 9: 140-150
- Diaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 646–655.
- Diaz, S, Marcelo, C Fernando, C. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Duncan R.S; Chapman C.A. 1999. Seed Dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9 (3): 998-1008
- Dunn, R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation* 95: 317-321
- FAO. 1996. Forest Resources Assessment 1990. Survey of Tropical Forest Cover and Study of Change Processes. FAO Forestry Paper 130. Rome, Italy.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. Forest Ecology Press, Inc., San Diego, California.
- Forget, P.M, Mercier F; Collinet F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 301-313.
- Frost, W.E; Mc Dougald, N.K. 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangelands during drought. *Journal of range management* 42: 281-283.
- Galindo-González, J; Guevara, S; Sosa, V. 2000. Bat and bird generated seed rain at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14(6):1693-1703
- Gentry, A. 1978. Anti-Pollinators for Mass-Flowering Plants? *Biotropica* 10 (1): 68-69
- _____. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolution Biology* 15:1-84
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* 4: 95-102
- Guevara, S; Purata, S.E; Van de Maarel, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84
- _____; Meave, J; Moreno-Casasola, P; Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *J.Veg.Sci.* 3:655-664
- _____; Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Plant Ecology (Historical Archive)* 107-108 (1): 319-338.
- Greene, D.F. and Johnson E.A. 1994. Estimating the mean annual seed production of trees. *Ecology* 75:642-647.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 52: 107-145.
- _____; Coomes, D.A. 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research*, 7, 269–280.
- Harvey, C. A; Harber, Solano, W.A; Mejías, F. 1999. Árboles remanentes en potreros de Costa Rica: Herramientas para la conservación?. *Agroforestería de las Américas* 6(24): 19-22
- Harvey, C; Harber, W. A. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry systems* 44: 37-68.
- Heitschmidt, R. 1993. The ecology of grazing management. En: *Proceedings, 17 International Grassland Congress*. Queensland, AU: 1267-1270
- Holl, K ; Lulow, E. 1997. Effects of species, habitat and distances from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. *Biotropica* 29(4): 459-468
- _____. 1998. Do bird perching structure elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6(3):253-261
- _____. 1999. Factors limitig tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31(2):229-242

- Hooper, D.U.; Vitousek, P.M. (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302–1305.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309
- _____; Foster R.B. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J.; Case T.J. (eds). *Community Ecology*. pp. 314-329. Harper and Row, New York, USA.
- _____; Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J.; Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hurtt, G.C.; Pacala S.W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Hyatt, L.A.; Rosenberg, M.S.; Howard, T.G.; Bole, G.; Fang, W.; Anastasia, J.; Brown, K.; Grella, R.; Hinman, K.; Kurdziel, J.P.; Gurevitch, J. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590-602
- InfoStat (2004). InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- Itoh A; Yamakura, T; Ohkubo, T; Kanzaki M.; Palmiotto P.; Tan S; Lee H.S. 2003. Spatially aggregated fruiting in an emergent Bornean tree. *Journal of Tropical Ecology* 19: 531-538.
- Janzen, D.H. 1978. A bat-generated fig seed shadow in rain-forest. *Biotropica*:10:121
- _____. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*: 75:105-116
- Kitajima, K; Augspurger, C.K. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* 70: 1102-1114.
- _____. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In Mulkey, S.S; Chazdon; R.L; Smith; A.P (eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, pp. 559–596. Chapman & Hall, New York.
- Lundberg, J; Moberg, F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, 6, 87–98.
- Mayfield, M; Daily, G. 2005. Countryside biogeography of Neotropical herbaceous and shrubby plants. *Ecological applications* 15(2):423-439
- Mayfield, M; Ackerly, D; Daily, G. 2006. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of ecology* 94:522-536
- McCune, B; Grace, J.B. 2002. Analisis of ecological communities. Software Desing, Oregon, USA. 300 P.
- McClanahan, T.R; Wolfe, R.W. 1987. Dispersal ornithochorous seeds from forest edges in Central Florida. *Vegetatio* 71:107-112
- McDonnell, M.J; Stiles, E.W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird dispersed plant species. *Oecologia* 56:109-116
- Medellín, R.A; Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31:478-485.
- Nepstad, D.C; Uhl, C; Perreira, C.A; Cardoso da Silva, J.M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture in mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25-36.
- Nicotra A.B; Chazdon R.L; Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Ospina, S.D. 2005. Rasgos funcionales de las plantas herbáceas y arbustivas y su relación con el régimen de pastoreo y la fertilidad edáfica en muy muy, nicaragua. Tesis de Maestría, CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Otero-Arnaiz, A; Castillo, S; Weave, J; Ibarra-Manríquez, G. 1999. Isolated Pasture Trees and the Vegetation under their Canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica* 31 (2), 243–254.
- Peters, H.A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species rich tropical forest. *Ecology letters* 6 :757-765
- Poorter L; Arets E.J.M. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.

- Rangel, J.O; Velásquez, A. 1997. Métodos de estudio de la Vegetación. In Rangel J.O, P.D. Lowy & M. Aguilar (eds.), Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá. p.59-87
- Sánchez-Merlos, D; Harvey, C.A; Grijalva, A; Medina, A; Vilchez, S; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás Nicaragua. *Revista Biología Tropical* 53(3-4): 387-414
- SAS Institute. 2007. SAS/STAT software: changes and enhancements through release 9.1. SAS Inst., Cary, NC
- Sigma Plot, 2002. Sigma Plot® version 9.0. SPSS Publishing, Chicago, Illinois.
- Schupp, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *The American naturalist* 140 (3): 526-530
- Smith, J., Sabogal, C; De Hong, W; Kaimowitz. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Ocasional paper 13, Center for international forestry research.
- Sterck, F; Martínez-Ramos, M; Dyer, L.; Leal, G; Rodríguez, J; Pooter, L. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional ecology* 17:194-200
- Tilman D. 1999. Diversity by default. *Science* 283: 495-496.
- _____. 2001. Functional Diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. SA, Levin (Ed.). Pp. 109-120. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Thomas, D.W; Cloutier, D; Provencher, M; Houle, C. 1988. The shape of bird and bat generated seed shadows around a tropical fruiting tree. *Biotropica* 20:347.-348
- Torres, F. 1983. Role of woody perennials in animal agroforestry. *Agrof. Syst.* 1: 131-163.
- Uhl, C., Clark, K., Clark, H; Murphy, P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin (Venezuela). *Journal of Ecology*, 69, 631-650.
- Valverde, C. 2005. Determinación de métricas para análisis de fragmentación de paisajes ganaderos. Informe final, interno del proyecto. Enfoques Silvopastoriles Integrados Para El Manejo De Ecosistemas. GEF-Banco Mundial- CATIE-CIPAV-Nitlapán. Esparza, Costa Rica.
- Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la estación biológica la selva. Edición 1, sin publicar (Disponible en Internet, website La estación Biológica La Selva). Young, A. 1989. Agroforestry for soil conservation. International Council for research in Agroforestry. Nairobi
- Villanueva C; Ibrahim, M; Harvey C; Esquivel, H. 2003. Tipologías de fincas con ganadería bovina y cobertura arbórea en pasturas en el trópico seco de Costa Rica. *Agroforesteria de las Américas* 10(39-40): 9-16.

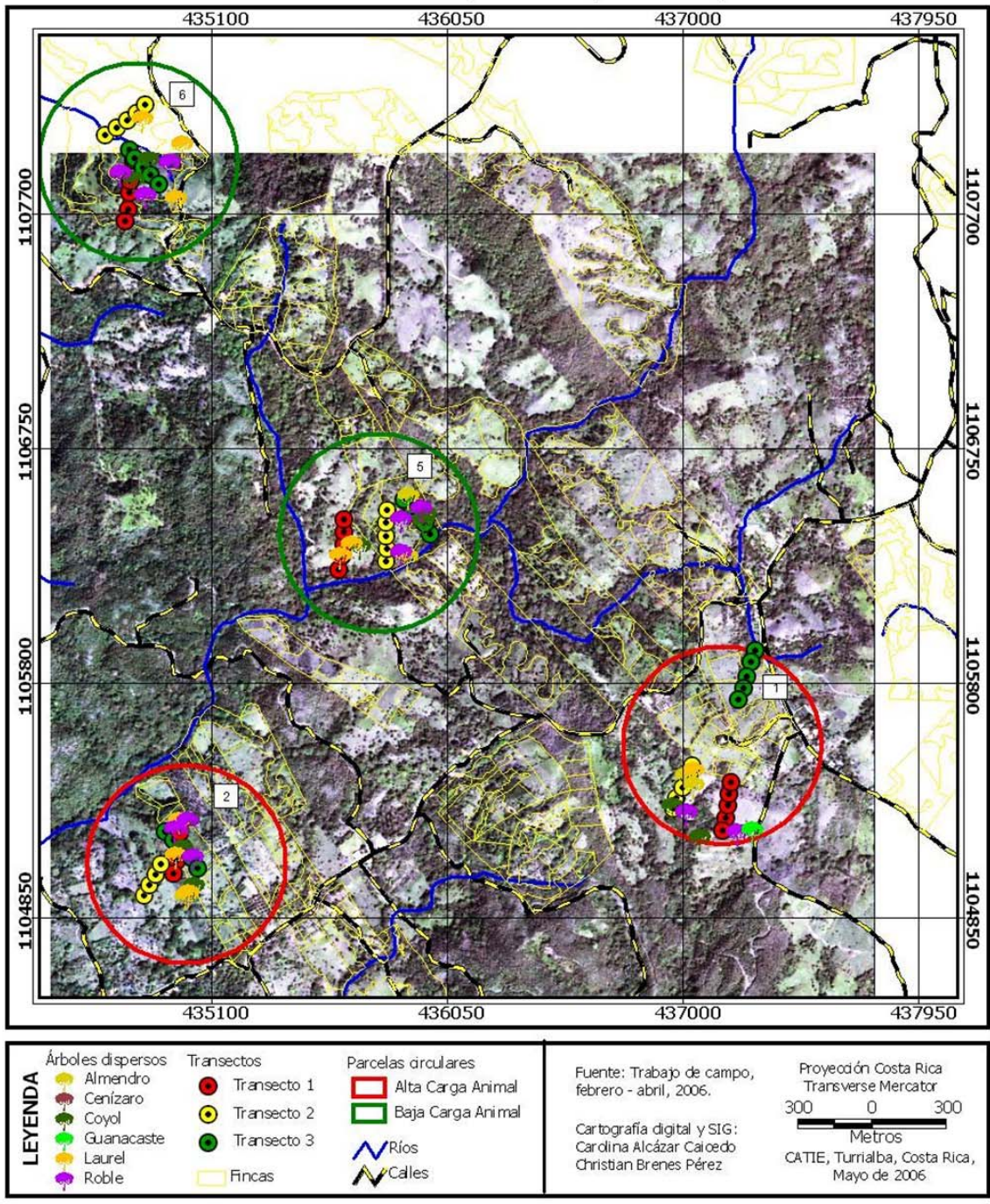
ANEXOS

Anexo 1. Cartografía del área de estudio: cuadrantes de muestreo, ubicación de las parcelas circulares, transectos de muestreo y árboles dispersos en pasturas.

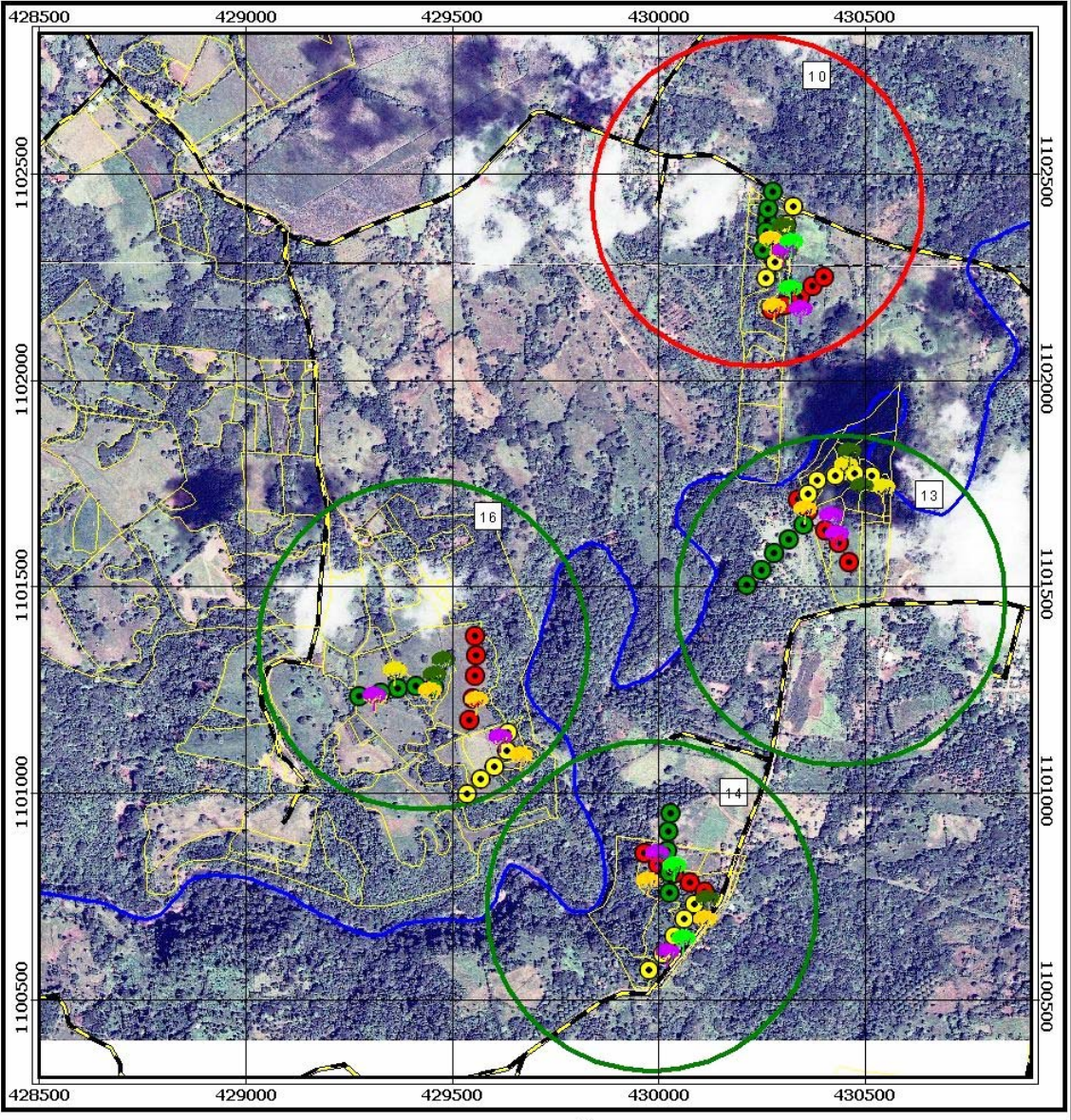


PAISAJE BAJA DENSIDAD DE ARBOLES

Parcelas de muestreo Bosque-Pastura y árboles dispersos

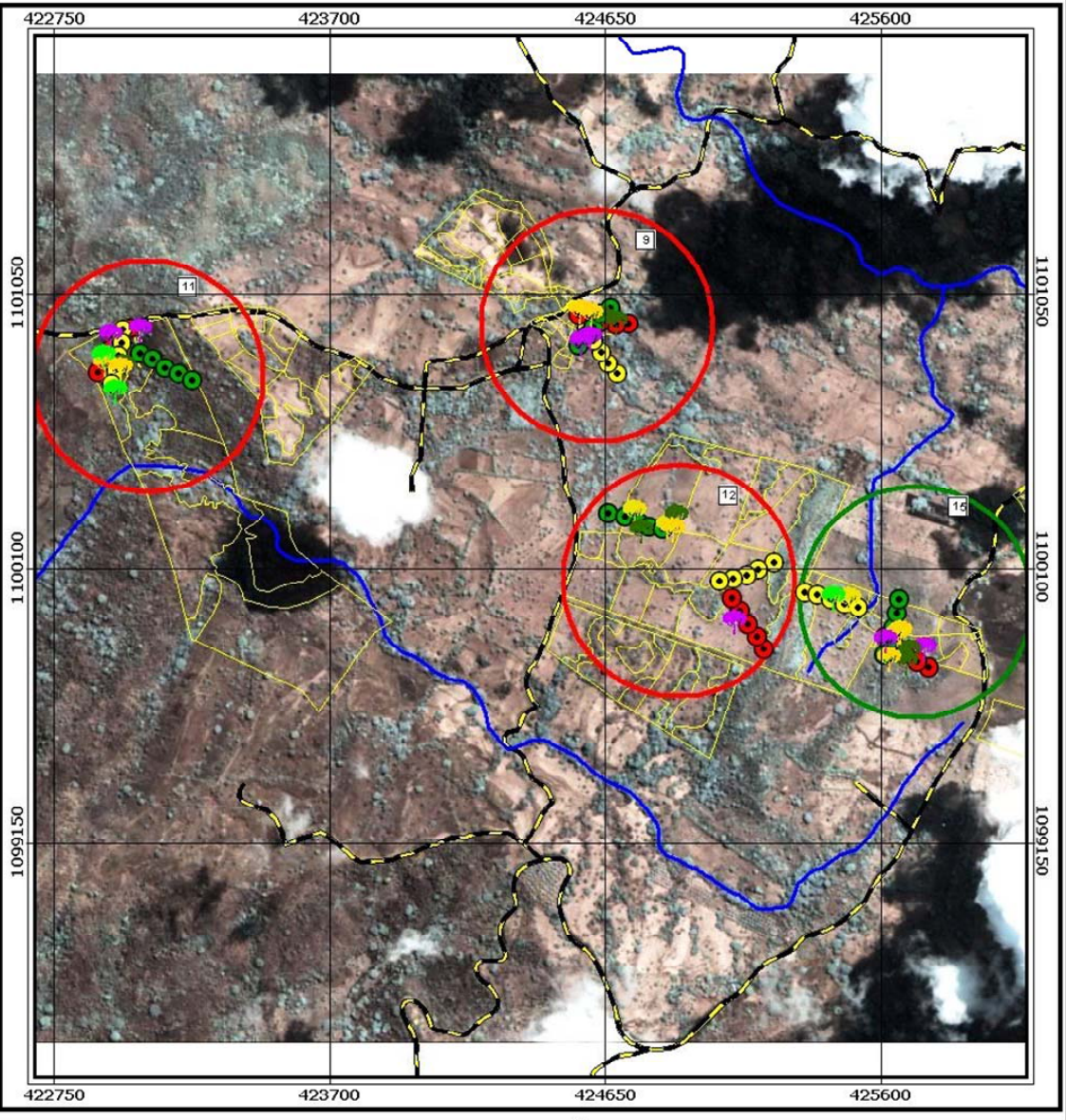


PAISAJE ALTA DENSIDAD DE ARBOLES
Parcelas de muestreo Bosque-Pastura y árboles dispersos



LEYENDA	Árboles dispersos	Transectos	Parcelas circulares	Fuente: Trabajo de campo, febrero - abril, 2006.	Proyección Costa Rica Transverse Mercator 100 0 100 Metros
	Almendrao	Transecto 1	Alta Carga Animal		
	Cenízaro	Transecto 2	Baja Carga Animal		
	Coyol	Transecto 3	Ríos		
	Guanacaste	Fincas	Calles		
	Laurel				
	Roble				

PAISAJE ALTA DENSIDAD DE ARBOLES
Parcelas de muestreo Bosque-Pastura y árboles dispersos



LEYENDA	Árboles dispersos	Transectos	Parcelas circulares	Fuente: Trabajo de campo, febrero - abril, 2006.	Proyección Costa Rica Transverse Mercator
	Almendro	● Transecto 1	Alta Carga Animal	Cartografía digital y SIG: Carolina Alcázar Calcedo Christian Brenes Pérez	300 0 300 Metros
Cenízaro	● Transecto 2	Baja Carga Animal	CATIE, Turrialba, Costa Rica, Mayo de 2006		
Coyal	● Transecto 3				
Guanacaste	■ Fincas				
Laurel	■ Ríos				
Roble	■ Calles				

Anexo 2. Listado general de especies especies de plantas leñosas registradas con su respectiva abreviatura, Artículo 1.

FAMILIA	ESPECIE	ABREVIATURA
ACANTHACEAE	<i>Acanthaceae sp1</i>	ACASP1
ACANTHACEAE	<i>Acanthaceae sp2</i>	ACASP2
ACANTHACEAE	<i>Acanthaceae sp3</i>	ACASP3
ACANTHACEAE	<i>Acanthaceae sp4</i>	ACASP4
ACANTHACEAE	<i>Acanthaceae sp5</i>	ACASP5
ACANTHACEAE	<i>Aphelandra sp1</i>	APHESP
ACANTHACEAE	<i>Barleria oenotheroides Dum. Cours.</i>	BARLOE
ACANTHACEAE	<i>Blechum sp1</i>	BLECSP
AMARANTHACEAE	<i>Cyathula sp1</i>	CYATSP
ANACARDIACEAE	<i>Anacardium excelsum (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels</i>	ANACEX
ANACARDIACEAE	<i>Anacardium occidentale L.</i>	ANACOC
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens Jacq.</i>	ASTNGR
ANACARDIACEAE	<i>Spondias purpurea L.</i>	SPONPU
ANNONACEAE	<i>Annona purpurea Moc. & Sesse ex Dunal</i>	ANNOPU
ANNONACEAE	<i>Annona reticulata L.</i>	ANNORE
APOCYNACEAE	<i>Apocynaceae sp1</i>	APOCSP
APOCYNACEAE	<i>Rauvolfia sp1</i>	RAUV01
APOCYNACEAE	<i>Stemmadenia donnell-smithii (Rose) Woodson</i>	STEMDO
APOCYNACEAE	<i>Stemmadenia obovata (Hook. & Arn.) K. Schum.</i>	STEMOB
APOCYNACEAE	<i>Tabernaemontana alba Mill.</i>	TABRAL
ARECACEAE	<i>Acrocopia aculeata (Jacq.) Lodd. ex Mart.</i>	ACROAC
ARECACEAE	<i>Attalea butyracea (Mutis ex L. f.) Wess. Boer</i>	ATTABU
ASCLEPIADACEAE	<i>Asclepias curassavica L.</i>	ASCLCU
ASCLEPIADACEAE	<i>Blepharodon mucronatum (Schltdl.) Decne.</i>	BLEPMU
ASTERACEAE	<i>Asteraceae sp1</i>	ASTESP
ASTERACEAE	<i>Baccharis trinervis (Lamarck) UNK</i>	BACCTR
ASTERACEAE	<i>Calea sp1</i>	CALESP
ASTERACEAE	<i>Calea urticifolia (Mill.) DC.</i>	CALEUR
ASTERACEAE	<i>Pseudoelephantopus spictus</i>	PSEOSI
ASTERACEAE	<i>Trixis inula Crantz</i>	TRIXIN
ASTERACEAE	<i>Vernonia patens Kunth</i>	VERNPA
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae sp1</i>	BIGSP1
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae sp3</i>	BIGSP3
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae sp4</i>	BIGSP4
BIGNONIACEAE	<i>Godmania aesculifolia (Kunth) Standl.</i>	GODMAE
BIGNONIACEAE	<i>Pithecoctenium crucigerum (L.) A. H. Gentry</i>	PITHCR
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia impetiginosa (Mart. ex DC.) Standl.</i>	TABEIM
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia rosea (Bertol.) DC.</i>	TABERO
BIGNONIACEAE	<i>Tecoma sp1</i>	TECOSP
BIGNONIACEAE	<i>Tecoma stans (L.) C. Juss. ex Kunth</i>	TECOST
BOMBACACEAE	<i>Ceiba pentandra (L.) Gaertn.</i>	CEIBPE
BOMBACACEAE	<i>Ochroma pyramidale (Cav. ex Lamarck) Urb.</i>	OCHRPY
BOMBACACEAE	<i>Pseudobombax septenatum (Jacq.) Dugand</i>	PSEDSE
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Oken</i>	CORDAL
BORAGINACEAE	<i>Cordia collococca L.</i>	CORDCO
BORAGINACEAE	<i>Cordia panamensis L. Riley</i>	CORDPA
BORAGINACEAE	<i>Cordia sp1</i>	CORDSP

Anexo 2. Continuación

FAMILIA	ESPECIE	ABREVIATURA
CAMPANULACEAE	<i>Lobelia laxiflora</i> Kunth	LOBELA
CECROPIACEAE	<i>Cecropia peltata</i> L.	CECRPE
CELASTRACEAE	<i>Celastrus</i> sp1	CELASP
CELASTRACEAE	<i>Crossopetalum</i> sp1	CROSSP
CELASTRACEAE	<i>Maytenus segoviarum</i> Standl. & Steyerl.	MAYTSE
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella racemosa</i> Lamarck	HIRTRA
CLETHRACEAE	<i>Clethra costaricensis</i> Britton	CLETCO
CLETHRACEAE	<i>Clethra</i> sp1	CLETSP
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	CALOBR
CLUSIACEAE	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	GARCIN
CLUSIACEAE	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.	VISMBA
CONNARACEAE	<i>Connarus panamensis</i> Griseb.	CONNPA
CONNARACEAE	<i>Rourea glabra</i> Kunth	ROURGL
DILLENACEAE	<i>Curatella americana</i> L.	CURAAM
DILLENACEAE	<i>Tetracera volubilis</i> L.	TETRVO
EBENACEAE	<i>Diospyros salicifolia</i> Willd.	DIOSSA
EBENACEAE	<i>Diospyros</i> sp1	DIOSSP
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia colletioides</i> Benth.	EUPHCO
EUPHORBIACEAE	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	SAPIGL
FABACEAE	<i>Fabaceae</i> sp1	FABA01
FABACEAE	<i>Fabaceae</i> sp2	FABA02
FABACEAE/CAES.	<i>Bauhinia</i> sp1	BAUHSP
FABACEAE/CAES.	<i>Bauhinia unguolata</i> L.	BAUHUN
FABACEAE/CAES.	<i>Cassia grandis</i> L. f.	CASSGR
FABACEAE/CAES.	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	HYMACO
FABACEAE/CAES.	<i>Senna</i> sp1	SENNSP
FABACEAE/CAES.	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H. S. Irwin & Barneby	SENNSE
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia centralis</i> (Britton & Rose) Lundell	ACACCE
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia collinsii</i> Saff.	ACACCO
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	ACACFA
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia tenuifolia</i> (L.) Willd.	ACACTE
FABACEAE/MIM.	<i>Albizia adinocephala</i> (Donn. Sm.) Britton & Rose	ALBIAD
FABACEAE/MIM.	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	ALBINI
FABACEAE/MIM.	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	ENTECY
FABACEAE/MIM.	<i>Inga barbourii</i> Standl.	INGABA
FABACEAE/MIM.	<i>Inga multijuga</i> Benth.	INGAMU
FABACEAE/MIM.	<i>Inga punctata</i> Willd.	INGAPU
FABACEAE/MIM.	<i>Inga</i> sp1	INGA01
FABACEAE/MIM.	<i>Inga</i> sp2	INGA02
FABACEAE/MIM.	<i>Inga vera</i> Willd.	INGAVR
FABACEAE/MIM.	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J. F. Macbr.	LYSIDI
FABACEAE/MIM.	<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	PENTMA
FABACEAE/MIM.	<i>Pseudosamanea guachapele</i> (Kunth) Harms	PSESGU
FABACEAE/MIM.	<i>Samanea saman</i> (Jacq.) Merr.	SAMASA
FABACEAE/MIM.	<i>Zygia</i> sp1	ZYGISP
FABACEAE/PAP.	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth	ANDIIN
FABACEAE/PAP.	<i>Crotalaria longirostrata</i> Hook. & Arn.	CROTLO
FABACEAE/PAP.	<i>Dalbergia glabra</i> (Mill.) Standl.	DALBGL
FABACEAE/PAP.	<i>Dalbergia retusa</i> Hemsl.	DALBRE

Anexo 2. Continuación

FAMILIA	ESPECIE	ABREVIATURA
FABACEAE/PAP.	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	DESMAD
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	LONCGU
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i> Donn. Sm.	LONCMI
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus oliganthus</i> F. J. Herm.	LONCOL
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus parviflorus</i> Benth.	LONCPA
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i> Pittier	LONCSA
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus sp1</i>	LONC01
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus sp2</i>	LONC02
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus sp3</i>	LONC03
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus sp4</i>	LONC04
FABACEAE/PAP.	<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	MACHBI
FABACEAE/PAP.	<i>Machaerium cobanense</i> Donn. Sm.	MACHCO
FABACEAE/PAP.	<i>Machaerium kegelii</i> Meisn.	MACHKE
FABACEAE/PAP.	<i>Machaerium microphyllum</i> (E. Mey.) Standl.	MACHMI
FABACEAE/PAP.	<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	MYROFR
FABACEAE/PAP.	<i>Platymiscium sp1</i>	PLATSP
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	CASEAC
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia arguta</i> Kunth	CASEAG
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	CASECO
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	CASECY
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	CASESY
FLACOURTIACEAE	<i>Lacistema aggregatum</i> (Bergius) Rusby	LACIAG
FLACOURTIACEAE	<i>Xylosma sp1</i>	XYLOSP
HELICONIACEAE	<i>Heliconia sp1</i>	HELISP
LAURACEAE	<i>Cinnamomum sp1</i>	CINNSP
LAURACEAE	<i>Lauraceae sp1</i>	LAURSP
LAURACEAE	<i>Nectandra martinicensis</i> Mez	NECTMA
LAURACEAE	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	NECTSF
LAURACEAE	<i>Nectandra sinuata</i>	NECTSI
LAURACEAE	<i>Ocotea sp1</i>	OCOT01
LAURACEAE	<i>Ocotea veraguensis</i> (Meisn.) Mez	OCOTVE
LAURACEAE	<i>Persea caerulea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	PERSCA
MALPIGHIACEAE	<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatrec.	BANIMU
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia sp1</i>	BUNCSP
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	BYRSCR
MALPIGHIACEAE	<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A. Juss.	HETPLA
MALPIGHIACEAE	<i>Malpighia bannisterioides</i>	MALPBA
MALPIGHIACEAE	<i>Malpighia glabra</i> L.	MALPGL
MALPIGHIACEAE	<i>Malpighiaceae sp1</i>	MALPSP
MALVACEAE	<i>Malvaceae sp1</i>	MALV01
MALVACEAE	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	MALAAR
MALVACEAE	<i>Malvaviscus sp1</i>	MALASP
MELASTOMATAACEAE	<i>Clidemia sericea</i> D. Don	CLIDSE
MELASTOMATAACEAE	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	MICOAR
MELIACEAE	<i>Swietenia macrophylla</i> King	SWEIMA
MELIACEAE	<i>Swietenia sp1</i>	SWIESP
MELIACEAE	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	TRICHA
MELIACEAE	<i>Trichilia martiana</i> C. DC.	TRICMA
MELIACEAE	<i>Trichilia sp1</i>	TRIC01

Anexo 2. Continuación

FAMILIA	ESPECIE	ABREVIATURA
MELIACEAE	<i>Trichilia sp2</i>	TRIC02
MORACEAE	<i>Clarisia mexicana (Liebm.) Lanj.</i>	CLARME
MORACEAE	<i>Ficus maxima Mill.</i>	FICUMA
MORACEAE	<i>Maclura tinctoria (L.) G. Don</i>	MACLTI
MORACEAE	<i>Moraceae sp1</i>	MORASP
MYRSINACEAE	<i>Ardisia compressa Kunth</i>	ARDICO
MYRSINACEAE	<i>Ardisia revoluta Kunth</i>	ARDIRE
MYRSINACEAE	<i>Myrsinaceae sp1</i>	MYRS01
MYRTACEAE	<i>Eugenia hiraeifolia Standl.</i>	EUGEHI
MYRTACEAE	<i>Eugenia monticola (Sw.) DC.</i>	EUGEMO
MYRTACEAE	<i>Eugenia salamensis Donn. Sm.</i>	EUGESL
MYRTACEAE	<i>Eugenia sp1</i>	EUGE01
MYRTACEAE	<i>Eugenia sp2</i>	EUGE02
MYRTACEAE	<i>Myrcia splendens (Sw.) DC.</i>	MYRCSL
MYRTACEAE	<i>Myrtaceae sp1</i>	MYRT01
MYRTACEAE	<i>Psidium guajava L.</i>	PSIDGA
MYRTACEAE	<i>Psidium guineense Sw.</i>	PSIDGU
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora biflora Lamarck</i>	PASSBI
PIPERACEAE	<i>Piper sp1</i>	PIPE01
PIPERACEAE	<i>Piper sp2</i>	PIPE02
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba caracasana Meisn.</i>	COCCCA
RANUNCULACEAE	<i>Clematis sp1</i>	CLEMSP
RHAMNACEAE	<i>Gouania sp1</i>	GOUASP
RHAMNACEAE	<i>Ziziphus guatemalensis Hemsl.</i>	ZIZIGU
RUBIACEAE	<i>Alibertia edulis (Rich.) A. Rich.</i>	ALIBED
RUBIACEAE	<i>Calycophyllum candidissimum (Vahl) DC.</i>	CALCCA
RUBIACEAE	<i>Chomelia spinosa Jacq.</i>	CHOMSI
RUBIACEAE	<i>Genipa americana L.</i>	GENIAM
RUBIACEAE	<i>Posoqueria latifolia (Rudge) Roem. & Schult.</i>	POSOLA
RUBIACEAE	<i>Psychotria sp1</i>	PSYC01
RUBIACEAE	<i>Psychotria sp2</i>	PSYC02
RUBIACEAE	<i>Psychotria sp3</i>	PSYC03
RUBIACEAE	<i>Psychotria sp4</i>	PSYC04
RUBIACEAE	<i>Randia karstenii Pol.</i>	RANDKA
RUBIACEAE	<i>Rubiaceae sp2</i>	RUBI02
RUTACEAE	<i>Citrus sp1</i>	CITRSP
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum setulosum P. Wilson</i>	ZANTSE
SAPINDACEAE	<i>Cupania glabra Sw.</i>	CUPAGL
SAPINDACEAE	<i>Cupania guatemalensis (Turcz.) Radlk.</i>	CUPAGU
SAPINDACEAE	<i>Cupania sp1</i>	CUPA01
SAPINDACEAE	<i>Cupania sp2</i>	CUPA02
SAPINDACEAE	<i>Dilodendron costaricense (Radlk.) A. H. Gentry & Steyererm.</i>	DILOCO
SAPINDACEAE	<i>Paullinia cururu L.</i>	PAULCU
SAPINDACEAE	<i>Paullinia sp1</i>	PAULSP
SAPINDACEAE	<i>Paullinia sp2</i>	PAUL02
SAPINDACEAE	<i>Sapindaceae sp1</i>	SAPN01
SAPINDACEAE	<i>Sapindus saponaria L.</i>	SAPISA
SAPINDACEAE	<i>Serjania mexicana (L.) Willd.</i>	SERJME
SAPINDACEAE	<i>Serjania sp1</i>	SERJSP

Anexo 2. Continuación

FAMILIA	ESPECIE	ABREVIATURA
SAPINDACEAE	<i>Thouinidium decandrum</i> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	THOUDE
SAPOTACEAE	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly	MANICH
SAPOTACEAE	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	POUTCM
SECURIDAE	<i>Securidae sp1</i>	SECU01
SIMAROUBACEAE	<i>Picramnia antidesma</i> Sw.	PICRAN
SOLANACEAE	<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltld.	ACNIAR
SOLANACEAE	<i>Cestrum tomentosum</i> L. f.	CESTTO
SOLANACEAE	<i>Solanum sp1</i>	SOLA01
SOLANACEAE	<i>Solanum sp2</i>	SOLA02
STERCULIACEAE	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lamarck	GUAZUL
STERCULIACEAE	<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	STERAP
THYMELAEACEAE	<i>Daphnopsis americana</i> (Mill.) J. R. Johnst.	DAPHAM
TILIACEAE	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	LUEHSE
TILIACEAE	<i>Triumfetta sp1</i>	TRIUSP
VERBENACEAE	<i>Clerodendrum sp1</i>	CLERSP
VERBENACEAE	<i>Lantana camara</i> L.	LANTCA
VERBENACEAE	<i>Petrea volubilis</i> L.	PETRVO
VERBENACEAE	<i>Verbesina turbacensis</i> Kunth	VERBTU

Anexo 3. Especies de plantas leñosas compartidas entre los estadios de crecimiento plántulas y juveniles.

ESPECIES PLÁNTULAS- JUVENILES	ESPECIES PLÁNTULAS	ESPECIES JUVENILES
<i>Acacia centralis</i>	<i>Acanthaceae sp3</i>	<i>Acacia farnesiana</i>
<i>Acacia collinsii</i>	<i>Acanthaceae sp4</i>	<i>Acacia tenuifolia</i>
<i>Acanthaceae sp1</i>	<i>Acanthaceae sp5</i>	<i>Albizia niopoides</i>
<i>Acanthaceae sp2</i>	<i>Apocynaceae sp1</i>	<i>Anacardium occidentale</i>
<i>Acnistus arborescens</i>	<i>Asteraceae sp1</i>	<i>Annona purpurea</i>
<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Astronium graveolens</i>	<i>Banisteriopsis muricata</i>
<i>Albizia adinocephala</i>	<i>Baccharis trinervis</i>	<i>Bauhinia sp1</i>
<i>Alibertia edulis</i>	<i>Barleria oenotheroides</i>	<i>Casearia aculeata</i>
<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Bignoniaceae sp3</i>	<i>Casearia arguta</i>
<i>Andira inermis</i>	<i>Bignoniaceae sp4</i>	<i>Cassia grandis</i>
<i>Annona reticulata</i>	<i>Blechum sp1</i>	<i>Chomelia spinosa</i>
<i>Aphelandra sp1</i>	<i>Blepharodon mucronatum</i>	<i>Clerodendrum sp1</i>
<i>Ardisia compressa</i>	<i>Calea urticifolia</i>	<i>Clidemia sericea</i>
<i>Ardisia revoluta</i>	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	<i>Cordia collococa</i>
<i>Asclepias curassavica</i>	<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Cordia panamensis</i>
<i>Attalea butyracea</i>	<i>Clethra sp1</i>	<i>Cordia sp1</i>
<i>Bauhinia unguolata</i>	<i>Crossopetalum sp1</i>	<i>Crotalaria longirostrata</i>
<i>Bignoniaceae sp1</i>	<i>Desmodium adscendens</i>	<i>Cupania glabra</i>
<i>Bunchosia sp1</i>	<i>Dilodendron costaricense</i>	<i>Cupania sp1</i>
<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Diospyros salicifolia</i>	<i>Cupania sp2</i>
<i>Calea sp1</i>	<i>Diospyros sp1</i>	<i>Cyathula sp1</i>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Fabaceae sp1</i>	<i>Dalbergia retusa</i>
<i>Casearia commersoniana</i>	<i>Fabaceae sp2</i>	<i>Euphorbia colletioides</i>

Anexo 3. Continuación

ESPECIES PLÁNTULAS- JUVENILES	ESPECIES PLÁNTULAS	ESPECIES JUVENILES
<i>Casearia corymbosa</i>	<i>Inga sp2</i>	<i>Ficus maxima</i>
<i>Casearia sylvestris</i>	<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Garcinia intermedia</i>
<i>Cecropia peltata</i>	<i>Lonchocarpus sp3</i>	<i>Heliconia sp1</i>
<i>Celastrus sp1</i>	<i>Maclura tinctoria</i>	<i>Hymenaea courbaril</i>
<i>Cestrum tomentosum</i>	<i>Malpighiaceae sp1</i>	<i>Inga barbourii</i>
<i>Cinnamomum sp1</i>	<i>Malvaviscus arboreus</i>	<i>Inga multijuga</i>
<i>Citrus sp1</i>	<i>Malvaviscus sp1</i>	<i>Inga sp1</i>
<i>Clarisia mexicana</i>	<i>Moraceae sp1</i>	<i>Inga vera</i>
<i>Clematis sp1</i>	<i>Myrtaceae sp1</i>	<i>Lantana camara</i>
<i>Clethra costaricensis</i>	<i>Passiflora biflora</i>	<i>Lobelia laxiflora</i>
<i>Coccoloba caracasana</i>	<i>Paullinia sp2</i>	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>
<i>Connarus panamensis</i>	<i>Piper sp2</i>	<i>Lonchocarpus oliganthus</i>
<i>Cordia alliodora</i>	<i>Pseudobombax septenatum</i>	<i>Lonchocarpus sp2</i>
<i>Cupania guatemalensis</i>	<i>Pseudosamanea guachapele</i>	<i>Lonchocarpus sp4</i>
<i>Curatella americana</i>	<i>Psychotria sp1</i>	<i>Machaerium microphyllum</i>
<i>Dalbergia glabra</i>	<i>Rubiaceae sp2</i>	<i>Malpighia glabra</i>
<i>Daphnopsis americana</i>	<i>Sterculia apetala</i>	<i>Ochroma pyramidale</i>
<i>Diphysa americana</i>	<i>Trichilia sp2</i>	<i>Posoqueria latifolia</i>
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	<i>Ziziphus guatemalensis</i>	<i>Pouteria campechiana</i>
<i>Eugenia hiraeifolia</i>		<i>Psychotria sp3</i>
<i>Eugenia monticola</i>		<i>Rourea glabra</i>
<i>Eugenia salamensis</i>		<i>Sapindaceae sp1</i>
<i>Eugenia sp1</i>		<i>Sapindus saponaria</i>
<i>Eugenia sp2</i>		<i>Sapium glandulosum</i>
<i>Genipa americana</i>		<i>Securidae sp1</i>
<i>Godmania aesculifolia</i>		<i>Senna spectabilis</i>
<i>Gouania sp1</i>		<i>Serjania mexicana</i>
<i>Guazuma ulmifolia</i>		<i>Serjania sp1</i>
<i>Heteropterys laurifolia</i>		<i>Solanum sp1</i>
<i>Hirtella racemosa</i>		<i>Swietenia macrophylla</i>
<i>Inga punctata</i>		<i>Swietenia sp1</i>
<i>Lauraceae sp1</i>		<i>Tabebuia impetiginosa</i>
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>		<i>Tabernaemontana alba</i>
<i>Lonchocarpus parviflorus</i>		<i>Vernonia patens</i>
<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>		<i>Zygia sp1</i>
<i>Lonchocarpus sp1</i>		
<i>Luehea speciosa</i>		
<i>Machaerium biovulatum</i>		
<i>Machaerium cobanense</i>		
<i>Machaerium kegelii</i>		

Anexo 3. Continuación

ESPECIES PLÁNTULAS- JUVENILES	ESPECIES PLÁNTULAS	ESPECIES JUVENILES
<i>Malpighia bannisterioides</i>		
<i>Malvaceae sp1</i>		
<i>Manilkara chicle</i>		
<i>Maytenus segoviarum</i>		
<i>Miconia argentea</i>		
<i>Myrcia splendens</i>		
<i>Myrospermum frutescens</i>		
<i>Myrsinaceae sp1</i>		
<i>Nectandra martinicensis</i>		
<i>Nectandra salicifolia</i>		
<i>Ocotea sp1</i>		
<i>Ocotea veraguensis</i>		
<i>Paullinia cururu</i>		
<i>Paullinia sp1</i>		
<i>Pentaclethra macroloba</i>		
<i>Persea caerulea</i>		
<i>Petrea volubilis</i>		
<i>Picramnia antidesma</i>		
<i>Piper sp1</i>		
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>		
<i>Platymiscium sp1</i>		
<i>Pseudoelephantopus spictus</i>		
<i>Psidium guajava</i>		
<i>Psidium guineense</i>		
<i>Psychotria sp2</i>		
<i>Psychotria sp4</i>		
<i>Randia karstenii</i>		
<i>Rauvolfia sp1</i>		
<i>Samanea saman</i>		
<i>Senna sp1</i>		
<i>Solanum sp2</i>		
<i>Spondias purpurea</i>		
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>		
<i>Stemmadenia obovata</i>		
<i>Tabebuia rosea</i>		
<i>Tecoma sp1</i>		
<i>Tecoma stans</i>		
<i>Tetracera volubilis</i>		
<i>Thouinidium decandrum</i>		
<i>Trichilia havanensis</i>		

Anexo 3. Continuación

ESPECIES PLÁNTULAS- JUVENILES	ESPECIES PLÁNTULAS	ESPECIES JUVENILES
<i>Trichilia martiana</i>		
<i>Trichilia spl</i>		
<i>Triumfetta spl</i>		
<i>Trixis inula</i>		
<i>Verbesina turbacensis</i>		
<i>Vismia baccifera</i>		
<i>Xylosma spl</i>		
<i>Zanthoxylum setulosum</i>		

Anexo 4. Mecanismos de dispersión de las especies de plántulas y juveniles indicadoras asociadas a los grupos determinados bajo el ordenamiento NMS.

PLÁNTULAS			
Grupo 1	<i>Acacia centralis</i>	Vnv	1,3*
	<i>Andira inermis</i>	Vnv-v*	14
	<i>Cinnamomum spl</i>	Vv	Cátedra Bosques
	<i>Stemmadenia obovata</i>	Vnv-v	14
	<i>Daphnopsis americana</i>	V	6
	<i>Curatella americana</i>	Vv	5
	<i>Randia karstenii</i>	Vv	5
Grupo 2	<i>Byrsonima crassifolia</i>	V	5
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Vnv*	5
	<i>Ardisia revoluta</i>	Vnv	5
Grupo 3	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	V	5
	<i>Tecoma stans</i>	W	1,2,3,4,11
	<i>Albizia adinocephala</i>	H-Vnv	1,5
	<i>Lysiloma divaricatum</i>	Vnv*	2
	<i>Psidium guineense</i>	Vnv*-v	Cátedra Bosques
	<i>Trichilia havanensis</i>	Vv	14
JUVENILES			
Grupo 1	<i>Cupania guatemalensis</i>	Vnv	14
	<i>Casearia commersoniana</i>	Vv	2,5
	<i>Attalea butyracea</i>	Vnv-roedores	9,10,11
	<i>Acrocomia aculeata</i>	Vnv*	11,12,13
	<i>Myrcia splendens</i>	Vv	Cátedra Bosques
Grupo 2	<i>Cordia alliodora</i>	W	5
	<i>Byrsonima crassifolia</i>	V	5
	<i>Myrospermum frutescens</i>	W	6
	<i>Tabebuia rosea</i>	W	1,2,3,4,8
	<i>Curatella americana</i>	Vv	5
Grupo 3	<i>Randia karstenii</i>	Vv	5
	<i>Tecoma stans</i>	W	1,2,3,4,11
	<i>Picramnia antidesma</i>	Indet	Cátedra Bosques
	<i>Cestrum tomentosum</i>	Vv	14
	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	V-I	3
	<i>Stemmadenia obovata</i>	Vnv-v	11
	<i>Nectandra martinicensis</i>	Vv	3
	<i>Spondias purpurea</i>	Vnv	1,2
	<i>Thouinidium decandrum</i>	W	6
	<i>Trichilia havanensis</i>	Vv	14
<i>Trixis inula</i>	W	7	

H :Hidrocoria; **V**: Vertebrados; **Vnv**: Vertebrados no voladores; **Vnv***: Ganado vacuno, equino entre otros; **Vv**: Vertebrados voladores en general aves; **Vv***: Vertebrados voladores: Murciélagos; **W**: Anemocoria.

**** Referencias bibliográficas.**

1. Chazdon RL, Careaga S, Webb, C, Vargas O. 2003. Community and phylogenetic structure of traits of woody species in wet tropical forest. Ecological monographs 73:331-347.
2. Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la estación biológica la selva. Edición 1, sin publicar (Disponible en Internet, website La estación Biológica La Selva).

3. Kress J.W, Beach JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. in Mc Dade, L, Bawa K, Hespenheide H.A, y Hartshorn G.S. (eds.) La Selva, ecology and natural history of a Neotropical rain forest. The university of Chicago press. 161-182
4. Steege, ter H ; Hammond D. 2001. Character convergence, diversity and disturbance in tropical rain forest in Guyana. Ecology: 82: 3197-3212
5. Barro Colorado island
6. J Cordero, J; Boshier, D.H. 2003. Árboles de Centroamérica-Un Manual para Extensionistas. Instituto Forestal de Oxford-CATIE.
7. Zamora, N.; González J. & Poveda, L. (en prep.). 1999. Árboles y Arbustos del Bosque Seco de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica.
8. Nevers de G.C. 1987. The Genus *Attalea* (Palmae) in Panamá. Annals of the Missouri Botanical Garden, 74 (3): 505-510.
9. Janzen, D.H. 1971. The fate of *Schhlea* rostrata fruits beneath the parent tree: predispersal attack by burchids. Principes 15: 89-101
10. Prince, M; Jenkins, S.H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. Pp. 191-235 in Murray, D.R (ed). Seed Dispersal. Academic press, Sidney.
11. Wilson, D.E; Janzen, D.H. 1972. Predation on *Scheelea* Palm Seeds by Bruchid Beetles: Seed Density and Distance from the Parent Palm. Ecology 53 (5): 954-959
12. Scariot et al. 1991. Reproductive biology of palm *Acrocomia aculeate* in central Brazil. Biotropica 23(1):12-22
13. Scariot, A.; Lleras, E. 1995. Flowering and fruiting Phenologies of the palm *Acrocomia aculeate*: patterns and consequences. Biotropica 27 (2): 168-173.
14. Guevara, S; Meave, J; Moreno, P; Laborde, J; Castillo, S. 1994. Vegetación y flora de potreros de los Tuxtlas. Acta Botánica Mexicana 28:1-27.

Anexo 5. ANCOVA. Valores de p para cada una de las covariables estructurales y biofísicas evaluadas.

COVARIABLE	ABUNDANCIA-PL	RIQUEZA-PL	ABUNDANCIA-JUV	RIQUEZA-JUV
Área Bosque 1	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Área Bosque 2	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Área Bosque 3	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Elevación PC	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Pendiente PC	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Elevación Subparc	0.6436	0.094	0.6469	0.0216
Pendiente Subparc	0.7571	0.671	0.1689	0.3270
Cobertura de Bosque PC	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Cobertura de pastura PC	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999

Anexo 6. Posición geográfica e información de altura (msnm) y pendiente (°) derivadas del modelo de elevación digital (DEM) para cada parcela de muestreo.

TRAT.	PC	ALTURA (M) MAX	ALTURA (M) MIN	PROMEDIO ALTURA (m)	SD ALTURA (m)	PROMEDIO PENDIENTE (°)	SD PENDIENTE
Bb	1	310.0000	410.0000	376.9314	17.6255	9.0503	6.4873
Bb	2	240.0000	340.0000	283.9985	19.8928	10.1595	6.9609
Bb	3	869.6197	1114.3828	958.0034	50.3442	19.3636	11.7958
Bb	4	689.2200	954.9705	814.6889	60.0885	18.7783	9.3335
Ba	5	290.0000	400.6499	323.3774	24.0169	11.6700	8.0012
Ba	6	320.0000	500.0000	408.6470	35.0557	17.5761	8.9415
Ba	7	511.9459	740.0000	648.1369	48.4488	18.7726	11.7908
Ba	8	793.4126	934.3004	850.2845	24.5002	10.4560	9.1393
Ab	9	100.0000	170.0000	130.7246	16.9592	6.4834	6.5348
Ab	10	160.0000	240.0000	201.7338	13.6786	7.6497	7.5950
Ab	11	10.0000	200.0000	86.1473	50.5484	15.0671	9.5242
Ab	12	100.0000	230.0000	152.6150	21.3917	8.2416	6.3976
Aa	13	140.7477	200.0000	179.5342	11.9652	7.1292	8.4771
Aa	14	69.4791	180.0000	154.0018	21.2674	13.7052	13.3973
Aa	15	148.4055	250.0000	194.4582	24.6518	11.0391	6.4836
Aa	16	98.6442	200.0000	175.6148	20.3760	11.4683	11.6056

Anexo 7. Área de los diferentes usos del suelo identificados por tratamiento y por parcela principal dentro de los paisajes de muestreo

TRATAMIENTO	PC	USO DEL SUELO	AREA M	HECTAREAS
Bb	1	Bosque	2075.357	0.208
Bb	1	Bosque	1672.469	0.167
Bb	1	Bosque	47958.51	4.796
Bb	1	Bosque	5813.081	0.581
Bb	1	Bosque	3924.48	0.392
Bb	1	Bosque	50841.767	5.084
Bb	1	Bosque	240707.946	24.071
Bb	1	Tacotal	4116.164	0.412
Bb	1	Plantaciones forestales	13911.52	1.391
Bb	1	Pastura	1377990.314	138.426
Bb	1	Bosque	240707.946	24.071
Bb	1	Bosque	240707.946	24.071
Bb	1	Bosque	240707.946	24.071
Bb	1	Plantaciones forestales	13911.52	1.391
Bb	1	Pastura	1377990.314	138.426
Bb	1	Pastura	1377990.314	138.426
Bb	2	Bosque	1263.93	0.126
Bb	2	Bosque	7731.66	0.773
Bb	2	Bosque	1886.683	0.189
Bb	2	Bosque	6376.529	0.638
Bb	2	Bosque	17960.584	1.796
Bb	2	Plantaciones forestales	22039.615	2.204
Bb	2	Cultivos	9130.589	0.913
Bb	2	Bosque	19823.011	1.982
Bb	2	Tacotal	4347.91	0.435
Bb	2	Bosque	33869.284	3.387
Bb	2	Bosque	24510.966	2.451
Bb	2	Pastura	351164.325	35.116
Bb	3	Bosque	3854.84	0.385
Bb	3	Bosque	72.979	0.007
Bb	3	Bosque	15784.551	1.578
Bb	3	Bosque	27.252	0.003
Bb	3	Bosque	100259.621	10.026
Bb	3	Bosque	180.776	0.018
Bb	3	Bosque	23558.805	2.356
Bb	3	Tacotal	29726.758	2.973
Bb	3	Tacotal	1599.141	0.16
Bb	3	Pastura	325042.029	32.504
Bb	4	Bosque	2830.652	0.283
Bb	4	Bosque	1837.46	0.184
Bb	4	Bosque	2145.788	0.215
Bb	4	Bosque	55.735	0.006
Bb	4	Bosque	42403.584	4.24
Bb	4	Pastura	1965.655	0.197
Bb	4	Pastura	53732.917	5.373
Bb	4	Pastura	2465.668	0.247
Bb	4	Pastura	1202.236	0.12
Bb	4	Bosque	158232.528	15.823

Anexo 7. Continuación

TRATAMIENTO	PC	USO DEL SUELO	AREA_M	HECTAREAS
Bb	4	Bosque	20846.403	2.085
Bb	4	Pastura	212388.126	21.239
Ba	5	Bosque	11041.595	1.104
Ba	5	Bosque	50141.792	5.014
Ba	5	Bosque	4161.118	0.416
Ba	5	Plantaciones forestales	5199.75	0.52
Ba	5	Plantaciones forestales	13148.256	1.315
Ba	5	Pastura	19177.725	1.918
Ba	5	Pastura	8669.057	0.867
Ba	5	Pastura	196599.013	19.66
Ba	5	Bosque	92411.003	9.241
Ba	5	Pastura	0.011	0
Ba	5	Pastura	7.585	0.001
Ba	5	Pastura	220.613	0.022
Ba	5	Bosque	5722.536	0.572
Ba	5	Bosque	91102.813	9.11
Ba	5	Bosque	1665.377	0.167
Ba	5	Bosque	838.507	0.084
Ba	6	Bosque	1606.954	0.161
Ba	6	Bosque	2214.071	0.221
Ba	6	Bosque	24539.738	2.454
Ba	6	Bosque	100313.652	10.031
Ba	6	Bosque	1589.053	0.159
Ba	6	Bosque	9574.572	0.957
Ba	6	Pastura	11811.51	1.181
Ba	6	Pastura	8878.515	0.888
Ba	6	Pastura	229970.619	22.997
Ba	7	Bosque	5692.141	0.569
Ba	7	Bosque	2145.607	0.215
Ba	7	Bosque	4293.855	0.429
Ba	7	Bosque	261.174	0.026
Ba	7	Bosque	10436.58	1.044
Ba	7	Bosque	89624.948	8.962
Ba	7	Tacotal	2762.733	0.276
Ba	7	Tacotal	3184.648	0.318
Ba	7	Pastura	477.705	0.048
Ba	7	Pastura	3252.274	0.325
Ba	7	Pastura	377975.088	37.798
Ba	8	Bosque	2096.403	0.21
Ba	8	Bosque	1702.045	0.17
Ba	8	Bosque	4955.277	0.496
Ba	8	Bosque	25769.047	2.577
Ba	8	Bosque	4097.844	0.41
Ba	8	Bosque	24203.917	2.42
Ba	8	Bosque	52200.238	5.22
Ba	8	Tacotal	5292.421	0.529
Ba	8	Tacotal	2826.507	0.283
Ba	8	Plantaciones forestales	18111.211	1.811
Ba	8	Pastura	358851.842	35.885

Anexo 7. Continuación

TRATAMIENTO	PC	USO DEL SUELO	AREA_M	HECTAREAS
Ab	9	Bosque	22906.72	2.291
Ab	9	Bosque	3556.901	0.356
Ab	9	Bosque	14660.8	1.466
Ab	9	Bosque	27560.439	2.756
Ab	9	Pastura	372544.175	37.254
Ab	9	Bosque	51076.901	5.108
Ab	9	Bosque	5650.857	0.565
Ab	9	Pastura	946.889	0.095
Ab	9	Pastura	1514.717	0.151
Ab	9	Pastura	3245.254	0.325
Ab	10	Bosque	19309.665	1.931
Ab	10	Bosque	7807.683	0.781
Ab	10	Bosque	106999.257	10.7
Ab	10	Cultivos	20479.847	2.048
Ab	10	Cultivos	17056.357	1.706
Ab	10	Pastura	6435.352	0.644
Ab	10	Pastura	277793.84	27.779
Ab	10	Pastura	3575.58	0.358
Ab	10	Bosque	14106.638	1.411
Ab	10	Bosque	2633.202	0.263
Ab	10	Bosque	279.611	0.028
Ab	10	Pastura	23629.718	2.363
Ab	11	Bosque	20631.893	2.063
Ab	11	Bosque	46018.144	4.602
Ab	11	Bosque	4628.409	0.463
Ab	11	Bosque	94214.501	9.421
Ab	11	Plantaciones forestales	651.048	0.065
Ab	11	Pastura	44800.298	4.48
Ab	11	Plantaciones forestales	1105.511	0.111
Ab	11	Plantaciones forestales	90.258	0.009
Ab	11	Plantaciones forestales	281924.527	28.192
Ab	11	Plantaciones forestales	4863.713	0.486
Ab	11	Pastura	1178.45	0.118
Ab	12	Bosque	46786.414	4.679
Ab	12	Bosque	169.434	0.017
Ab	12	Bosque	21850.343	2.185
Ab	12	Bosque	20502.598	2.05
Ab	12	Bosque	12590.596	1.259
Ab	12	Tacotal	4766.549	0.477
Ab	12	Tacotal	2571.241	0.257
Ab	12	Bosque	769.186	0.077
Ab	12	Bosque	3154.848	0.315
Ab	12	Pastura	375317.981	37.532
Ab	12	Bosque	501.39	0.05
Ab	12	Bosque	255.089	0.026
Ab	12	Bosque	7393.319	0.739
Ab	12	Pastura	3477.764	0.348
Aa	13	Bosque	4379.821	0.438
Aa	13	Bosque	2666.617	0.267

Anexo 7. Continuación

TRATAMIENTO	PC	USO DEL SUELO	AREA_M	HECTAREAS
Aa	13	Bosque	7420.702	0.742
Aa	13	Bosque	963.578	0.096
Aa	13	Bosque	77451.033	7.745
Aa	13	Cultivos	1850.749	0.185
Aa	13	Cultivos	6868.276	0.687
Aa	13	Cultivos	25809.236	2.581
Aa	13	Cultivos	26305.282	2.631
Aa	13	Cultivos	2016.02	0.202
Aa	13	Pastura	2909.571	0.291
Aa	13	Pastura	2077.174	0.208
Aa	13	Pastura	9821.609	0.982
Aa	13	Pastura	271635.943	27.164
Aa	13	Bosque	8.826	0.001
Aa	13	Bosque	1.263	0
Aa	13	Bosque	52662.866	5.266
Aa	13	Bosque	4778.041	0.478
Aa	13	Pastura	480.145	0.048
Aa	14	Bosque	2831.234	0.283
Aa	14	Bosque	870.381	0.087
Aa	14	Bosque	2233.702	0.223
Aa	14	Bosque	14207.867	1.421
Aa	14	Bosque	160201.317	16.02
Aa	14	Bosque	73464.07	7.346
Aa	14	Cultivos	5055.132	0.506
Aa	14	Cultivos	9518.727	0.952
Aa	14	Cultivos	17743.123	1.774
Aa	14	Cultivos	17427.94	1.743
Aa	14	Pastura	4038.356	0.404
Aa	14	Pastura	3340.106	0.334
Aa	14	Pastura	16337.195	1.634
Aa	14	Pastura	3522.23	0.352
Aa	14	Pastura	138646.507	13.865
Aa	15	Bosque	10903.004	1.09
Aa	15	Bosque	9677.718	0.968
Aa	15	Bosque	2937.426	0.294
Aa	15	Bosque	3193.625	0.319
Aa	15	Bosque	4803.313	0.48
Aa	15	Pastura	393097.583	39.31
Aa	15	Bosque	12561.785	1.256
Aa	15	Bosque	20429.683	2.043
Aa	15	Bosque	5515.743	0.552
Aa	15	Bosque	1.379	0
Aa	16	Bosque	33624.303	3.362
Aa	16	Bosque	167021.566	16.702
Aa	16	Cultivos	3476.726	0.348
Aa	16	Pastura	10584.417	1.058
Aa	16	Pastura	246375.119	24.638
Aa	16	Bosque	1628.451	0.163
Aa	16	Bosque	9839.383	0.984

Anexo 7. Continuación

TRATAMIENTO	PC	USO DEL SUELO	AREA_M	HECTAREAS
Aa	16	Bosque	189.005	0.019
Aa	16	Bosque	7389.983	0.739
Aa	16	Bosque	9344.453	0.934
Aa	16	Bosque	8048.825	0.805
Aa	16	Bosque	1089.211	0.109
Aa	16	Bosque	1.144	0
Aa	16	Bosque	245.112	0.025
Aa	16	Pastura	1249.054	0.125

Anexo 8. Rangos de abundancia para las especies de plántulas y juveniles

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Plántula	Aa	<i>Acacia centralis</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Ardisia compressa</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Lauraceae sp1</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Lonchocarpus sp3</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Machaerium cobanense</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Maclura tinctoria</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Malpighiaceae sp1</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Myrospermum frutescens</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Pseudobombax septenatum</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Pseudosamanea guachapele</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Aa	<i>Acacia collinsii</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Acrocomia aculeata</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Astronium graveolens</i>	Escasa	4	3.6
Plántula	Aa	<i>Blepharodon mucronatum</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Casearia corymbosa</i>	Escasa	4	3.6
Plántula	Aa	<i>Coccoloba caracasana</i>	Escasa	3	2.7
Plántula	Aa	<i>Cupania guatemalensis</i>	Escasa	3	2.7
Plántula	Aa	<i>Curatella americana</i>	Escasa	4	3.6
Plántula	Aa	<i>Eugenia sp2</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Genipa americana</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Maytenus segoviarum</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Persea caerulea</i>	Escasa	3	2.7
Plántula	Aa	<i>Psychotria sp4</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Tabebuia rosea</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Trichilia sp2</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Aa	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Común	8	7.1
Plántula	Aa	<i>Cecropia peltata</i>	Común	8	7.1
Plántula	Aa	<i>Cordia alliodora</i>	Común	6	5.4
Plántula	Aa	<i>Daphnopsis americana</i>	Común	6	5.4
Plántula	Aa	<i>Eugenia hiraefolia</i>	Común	5	4.5
Plántula	Aa	<i>Hirtella racemosa</i>	Común	8	7.1
Plántula	Aa	<i>Randia karstenii</i>	Abundante	16	14.3
Plántula	Ab	<i>Acrocomia aculeata</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Bignoniaceae sp3</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Bignoniaceae sp4</i>	Rara	1	0.9

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Plántula	Ab	<i>Coccoloba caracasana</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Diphysa americana</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Eugenia sp1</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Psidium guineense</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Randia karstenii</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Rauvolfia sp1</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Spondias purpurea</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Sterculia apetala</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Tabebuia rosea</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Trichilia sp1</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Rara	1	0.9
Plántula	Ab	<i>Acacia centralis</i>	Escasa	3	2.6
Plántula	Ab	<i>Anacardium excelsum</i>	Escasa	4	3.5
Plántula	Ab	<i>Ardisia revoluta</i>	Escasa	4	3.5
Plántula	Ab	<i>Celastrus sp1</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Ab	<i>Cordia alliodora</i>	Escasa	3	2.6
Plántula	Ab	<i>Curatella americana</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Ab	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Ab	<i>Inga sp2</i>	Escasa	3	2.6
Plántula	Ab	<i>Paullinia cururu</i>	Escasa	2	1.8
Plántula	Ab	<i>Samanea saman</i>	Escasa	3	2.6
Plántula	Ab	<i>Alibertia edulis</i>	Común	6	5.3
Plántula	Ab	<i>Apocynaceae sp1</i>	Común	11	9.6
Plántula	Ab	<i>Eugenia hiraefolia</i>	Común	5	4.4
Plántula	Ab	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Común	7	6.1
Plántula	Ab	<i>Myrospermum frutescens</i>	Común	6	5.3
Plántula	Ab	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Abundante	18	15.8
Plántula	Ab	<i>Ocotea veraguensis</i>	Abundante	18	15.8
Plántula	Ba	<i>Acanthaceae sp2</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Acanthaceae sp3</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Acanthaceae sp4</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Acanthaceae sp5</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Acrocomia aculeata</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Albizia adinocephala</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Anacardium excelsum</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Andira inermis</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Aphelandra sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Ardisia revoluta</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Asteraceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Barleria oenotheroides</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Bignoniaceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Casearia commersoniana</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Ceiba pentandra</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Citrus sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Clarisia mexicana</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Connarus panamensis</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Dalbergia glabra</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Diospyros salicifolia</i>	Rara	1	0.4

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Plántula	Ba	<i>Diospyros sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Fabaceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Lacistema aggregatum</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Lauraceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Lonchocarpus sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Machaerium biovulatum</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Malvaceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Malvaviscus arboreus</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Moraceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Passiflora biflora</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Paullinia sp2</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Petrea volubilis</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Picramnia antidesma</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Piper sp2</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Pseudoelephantopus spictus</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Psychotria sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Senna sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Solanum sp2</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Spondias purpurea</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Tecoma sp1</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Trichilia havanensis</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Vismia baccifera</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Rara	1	0.4
Plántula	Ba	<i>Asclepias curassavica</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Attalea butyracea</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Bignoniaceae sp3</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Casearia sylvestris</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Cinnamomum sp1</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Coccoloba caracasana</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Desmodium adscendens</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Godmania aesculifolia</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Heteropterys laurifolia</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Lysiloma divaricatum</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Malpighia bannisterioides</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Malvaviscus sp1</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Miconia argentea</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Myrcia splendens</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Myrtaceae sp1</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Nectandra martinicensis</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Paullinia cururu</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Paullinia sp1</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Psidium guajava</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Psidium guineense</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Psychotria sp2</i>	Escasa	3	1.1
Plántula	Ba	<i>Randia karstenii</i>	Escasa	2	0.8

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Plántula	Ba	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Escasa	4	1.5
Plántula	Ba	<i>Trixis inula</i>	Escasa	2	0.8
Plántula	Ba	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Común	6	2.3
Plántula	Ba	<i>Curatella americana</i>	Común	7	2.6
Plántula	Ba	<i>Dilodendron costaricense</i>	Común	6	2.3
Plántula	Ba	<i>Fabaceae sp2</i>	Común	13	4.9
Plántula	Ba	<i>Gouania sp1</i>	Común	13	4.9
Plántula	Ba	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Común	12	4.5
Plántula	Ba	<i>Lonchocarpus parviflorus</i>	Común	12	4.5
Plántula	Ba	<i>Machaerium kegelii</i>	Común	6	2.3
Plántula	Ba	<i>Nectandra salicifolia</i>	Común	9	3.4
Plántula	Ba	<i>Piper sp1</i>	Común	12	4.5
Plántula	Ba	<i>Platymiscium sp1</i>	Común	6	2.3
Plántula	Ba	<i>Tecoma stans</i>	Común	5	1.9
Plántula	Ba	<i>Cupania guatemalensis</i>	Abundante	15	5.6
Plántula	Ba	<i>Myrospermum frutescens</i>	Abundante	16	6
Plántula	Bb	<i>Albizia adinocephala</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Annona reticulata</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Baccharis trinervis</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Bauhinia unguolata</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Bignoniaceae sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Bunchosia sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Clethra costaricensis</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Daphnopsis americana</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Eugenia sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Inga punctata</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Luehea speciosa</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Myrsinaceae sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Nectandra sinuata</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Ocotea sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Pentaclethra macroleoba</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Rauvolfia sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Spondias purpurea</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Verbesina turbacensis</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Xylosma sp1</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Rara	1	0.3
Plántula	Bb	<i>Acacia centralis</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Acanthaceae sp1</i>	Escasa	4	1.2
Plántula	Bb	<i>Andira inermis</i>	Escasa	3	0.9
Plántula	Bb	<i>Blechnum sp1</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Escasa	4	1.2
Plántula	Bb	<i>Clematis sp1</i>	Escasa	3	0.9
Plántula	Bb	<i>Eugenia monticola</i>	Escasa	4	1.2
Plántula	Bb	<i>Eugenia salamensis</i>	Escasa	4	1.2
Plántula	Bb	<i>Genipa americana</i>	Escasa	4	1.2
Plántula	Bb	<i>Lysiloma divaricatum</i>	Escasa	3	0.9
Plántula	Bb	<i>Manilkara chicle</i>	Escasa	3	0.9
Plántula	Bb	<i>Miconia argentea</i>	Escasa	4	1.2
Plántula	Bb	<i>Nectandra martinicensis</i>	Escasa	2	0.6

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Plántula	Bb	<i>Petrea volubilis</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Piper sp1</i>	Escasa	3	0.9
Plántula	Bb	<i>Rubiaceae sp2</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Tabebuia rosea</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Thouinidium decandrum</i>	Escasa	3	0.9
Plántula	Bb	<i>Trichilia havanensis</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Triumfetta sp1</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Ziziphus guatemalensis</i>	Escasa	2	0.6
Plántula	Bb	<i>Acnistus arborescens</i>	Común	8	2.3
Plántula	Bb	<i>Anacardium excelsum</i>	Común	5	1.5
Plántula	Bb	<i>Calea sp1</i>	Común	8	2.3
Plántula	Bb	<i>Calea urticifolia</i>	Común	9	2.6
Plántula	Bb	<i>Cestrum tomentosum</i>	Común	14	4.1
Plántula	Bb	<i>Clethra sp1</i>	Común	5	1.5
Plántula	Bb	<i>Eugenia hiraeifolia</i>	Común	11	3.2
Plántula	Bb	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Común	6	1.8
Plántula	Bb	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	Común	7	2.1
Plántula	Bb	<i>Malvaceae sp1</i>	Común	8	2.3
Plántula	Bb	<i>Myrcia splendens</i>	Común	12	3.5
Plántula	Bb	<i>Paullinia cururu</i>	Común	9	2.6
Plántula	Bb	<i>Paullinia sp1</i>	Común	9	2.6
Plántula	Bb	<i>Psidium guineense</i>	Común	8	2.3
Plántula	Bb	<i>Randia karstenii</i>	Común	10	2.9
Plántula	Bb	<i>Stemmadenia obovata</i>	Común	8	2.3
Plántula	Bb	<i>Trichilia martiana</i>	Común	8	2.3
Plántula	Bb	<i>Ardisia revoluta</i>	Abundante	38	11.1
Plántula	Bb	<i>Malpighia bannisterioides</i>	Abundante	21	6.2
Plántula	Bb	<i>Tecoma stans</i>	Abundante	19	5.6
Plántula	Bb	<i>Tetracera volubilis</i>	Abundante	15	4.4
Plántula	Bb	<i>Trixis inula</i>	Abundante	23	6.7
Juveniles	Aa	<i>Acacia collinsii</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Annona reticulata</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Clerodendrum sp1</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Cordia panamensis</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Garcinia intermedia</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Inga vera</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Lonchocarpus oliganthus</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Machaerium microphyllum</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Ochroma pyramidale</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Paullinia sp1</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Posoqueria latifolia</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Psidium guineense</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Swietenia macrophylla</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Rara	1	0.5
Juveniles	Aa	<i>Acacia centralis</i>	Escasa	4	2.2
Juveniles	Aa	<i>Acacia farnesiana</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Annona purpurea</i>	Escasa	4	2.2

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Juveniles	Aa	<i>Casearia arguta</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Eugenia hiraefolia</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Eugenia sp2</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Euphorbia colletioides</i>	Escasa	4	2.2
Juveniles	Aa	<i>Godmania aesculifolia</i>	Escasa	3	1.6
Juveniles	Aa	<i>Lonchocarpus sp2</i>	Escasa	3	1.6
Juveniles	Aa	<i>Lonchocarpus sp4</i>	Escasa	3	1.6
Juveniles	Aa	<i>Machaerium cobanense</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Miconia argentea</i>	Escasa	4	2.2
Juveniles	Aa	<i>Myrospermum frutescens</i>	Escasa	4	2.2
Juveniles	Aa	<i>Persea caerulea</i>	Escasa	4	2.2
Juveniles	Aa	<i>Psychotria sp4</i>	Escasa	3	1.6
Juveniles	Aa	<i>Sapindus saponaria</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Serjania mexicana</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Stemmadenia obovata</i>	Escasa	3	1.6
Juveniles	Aa	<i>Tabebuia rosea</i>	Escasa	3	1.6
Juveniles	Aa	<i>Tetracera volubilis</i>	Escasa	2	1.1
Juveniles	Aa	<i>Acacia tenuifolia</i>	Común	6	3.2
Juveniles	Aa	<i>Acrocomia aculeata</i>	Común	6	3.2
Juveniles	Aa	<i>Ardisia compressa</i>	Común	5	2.7
Juveniles	Aa	<i>Banisteriopsis muricata</i>	Común	6	3.2
Juveniles	Aa	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Común	10	5.4
Juveniles	Aa	<i>Casearia corymbosa</i>	Común	5	2.7
Juveniles	Aa	<i>Casearia sylvestris</i>	Común	5	2.7
Juveniles	Aa	<i>Cecropia peltata</i>	Común	9	4.9
Juveniles	Aa	<i>Chomelia spinosa</i>	Común	5	2.7
Juveniles	Aa	<i>Cordia alliodora</i>	Común	5	2.7
Juveniles	Aa	<i>Curatella americana</i>	Común	6	3.2
Juveniles	Aa	<i>Daphnopsis americana</i>	Común	7	3.8
Juveniles	Aa	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Común	14	7.6
Juveniles	Aa	<i>Zygia sp1</i>	Común	7	3.8
Juveniles	Aa	<i>Randia karstenii</i>	Abundante	15	8.1
Juveniles	Ab	<i>Anacardium excelsum</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Andira inermis</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Cassia grandis</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Celastrus sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Citrus sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Heteropterys laurifolia</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Machaerium biovulatum</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Swietenia sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ab	<i>Acacia centralis</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ab	<i>Alibertia edulis</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ab	<i>Bauhinia unguolata</i>	Escasa	4	1.5
Juveniles	Ab	<i>Bignoniaceae sp1</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Casearia corymbosa</i>	Escasa	4	1.5
Juveniles	Ab	<i>Casearia sylvestris</i>	Escasa	4	1.5
Juveniles	Ab	<i>Cordia sp1</i>	Escasa	2	0.7

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Juveniles	Ab	<i>Cupania sp2</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Cyathula sp1</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Dalbergia retusa</i>	Escasa	4	1.5
Juveniles	Ab	<i>Daphnopsis americana</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Diphysa americana</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Eugenia sp1</i>	Escasa	4	1.5
Juveniles	Ab	<i>Inga barbourii</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Ocotea veraguensis</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ab	<i>Paullinia cururu</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ab	<i>Randia karstenii</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ab	<i>Securidae sp1</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ab	<i>Senna sp1</i>	Escasa	4	1.5
Juveniles	Ab	<i>Clidemia sericea</i>	Común	5	1.8
Juveniles	Ab	<i>Coccoloba caracasana</i>	Común	6	2.2
Juveniles	Ab	<i>Cordia alliodora</i>	Común	11	4
Juveniles	Ab	<i>Curatella americana</i>	Común	5	1.8
Juveniles	Ab	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Común	5	1.8
Juveniles	Ab	<i>Eugenia hiraefolia</i>	Común	7	2.6
Juveniles	Ab	<i>Ficus maxima</i>	Común	8	2.9
Juveniles	Ab	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Común	6	2.2
Juveniles	Ab	<i>Miconia argentea</i>	Común	9	3.3
Juveniles	Ab	<i>Piper sp1</i>	Común	9	3.3
Juveniles	Ab	<i>Psidium guineense</i>	Común	8	2.9
Juveniles	Ab	<i>Rauvolfia sp1</i>	Común	12	4.4
Juveniles	Ab	<i>Samanea saman</i>	Común	11	4
Juveniles	Ab	<i>Senna spectabilis</i>	Común	6	2.2
Juveniles	Ab	<i>Tabebuia rosea</i>	Común	14	5.1
Juveniles	Ab	<i>Tabernaemontana alba</i>	Común	8	2.9
Juveniles	Ab	<i>Trichilia sp1</i>	Común	8	2.9
Juveniles	Ab	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Abundante	33	12
Juveniles	Ab	<i>Myrospermum frutescens</i>	Abundante	33	12
Juveniles	Ba	<i>Albizia adinocephala</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Albizia niopoides</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Aphelandra sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Banisteriopsis muricata</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Bauhinia sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Bignoniaceae sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Casearia arguta</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Cestrum tomentosum</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Coccoloba caracasana</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Cupania sp2</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Curatella americana</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Daphnopsis americana</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Genipa americana</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Hirtella racemosa</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Lantana camara</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Lobelia laxiflora</i>	Rara	1	0.4

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Juveniles	Ba	<i>Miconia argentea</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Myrospermum frutescens</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Nectandra salicifolia</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Paullinia sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Platymiscium sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Psychotria sp3</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Rourea glabra</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Spondias purpurea</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Triumfetta sp1</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Vismia baccifera</i>	Rara	1	0.4
Juveniles	Ba	<i>Acacia centralis</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Acanthaceae sp2</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Anacardium occidentale</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Andira inermis</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Annona reticulata</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Ardisia revoluta</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Asclepias curassavica</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Casearia commersoniana</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Casearia sylvestris</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Clarisia mexicana</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Connarus panamensis</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Cordia collococca</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Dalbergia glabra</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Dalbergia retusa</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Diphysa americana</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Eugenia hiraefolia</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Gouania sp1</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Heliconia sp1</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Inga multijuga</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Lauraceae sp1</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Lonchocarpus sp1</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Machaerium biovulatum</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Machaerium kegelii</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Paullinia cururu</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Persea caerulea</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Petrea volubilis</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Piper sp1</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Posoqueria latifolia</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Pouteria campechiana</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Psychotria sp2</i>	Escasa	4	1.4
Juveniles	Ba	<i>Randia karstenii</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Stemmadenia obovata</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Tecoma sp1</i>	Escasa	2	0.7
Juveniles	Ba	<i>Thouinidium decandrum</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Trichilia martiana</i>	Escasa	2	0.7

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Juveniles	Ba	<i>Trixis inula</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Vernonia patens</i>	Escasa	3	1.1
Juveniles	Ba	<i>Acrocomia aculeata</i>	Común	8	2.8
Juveniles	Ba	<i>Attalea butyracea</i>	Común	12	4.2
Juveniles	Ba	<i>Cinnamomum sp1</i>	Común	12	4.2
Juveniles	Ba	<i>Cordia panamensis</i>	Común	5	1.8
Juveniles	Ba	<i>Cupania guatemalensis</i>	Común	13	4.6
Juveniles	Ba	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Común	7	2.5
Juveniles	Ba	<i>Heteropterys laurifolia</i>	Común	5	1.8
Juveniles	Ba	<i>Hymenaea courbaril</i>	Común	9	3.2
Juveniles	Ba	<i>Lonchocarpus parviflorus</i>	Común	6	2.1
Juveniles	Ba	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	Común	7	2.5
Juveniles	Ba	<i>Myrcia splendens</i>	Común	11	3.9
Juveniles	Ba	<i>Nectandra martinicensis</i>	Común	6	2.1
Juveniles	Ba	<i>Picramnia antidesma</i>	Común	5	1.8
Juveniles	Ba	<i>Pseudelephantopus spictus</i>	Común	6	2.1
Juveniles	Ba	<i>Solanum sp2</i>	Común	12	4.2
Juveniles	Ba	<i>Tecoma stans</i>	Común	6	2.1
Juveniles	Ba	<i>Tetracera volubilis</i>	Común	8	2.8
Juveniles	Ba	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Común	11	3.9
Juveniles	Bb	<i>Acanthaceae sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Annona reticulata</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Attalea butyracea</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Calea sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Eugenia salamensis</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Inga punctata</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Inga sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Maytenus segoviarum</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Myrcia splendens</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Myrsinaceae sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Ocotea sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Ocotea veraguensis</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Picramnia antidesma</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Sapindaceae sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Sapindus saponaria</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Sapium glandulosum</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Serjania sp1</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	Rara	1	0.3
Juveniles	Bb	<i>Acacia centralis</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Acnistus arborescens</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Albizia adinocephala</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Ardisia revoluta</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Bunchosia sp1</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Casearia aculeata</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Casearia commersoniana</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Cestrum tomentosum</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Clematis sp1</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Clethra costaricensis</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Cordia alliodora</i>	Escasa	3	1

Anexo 8. Continuación

ESTADIO DE CRECIMIENTO	TRATAMIENTO	ESPECIE	RANGO ABUNDANCIA	N	%
Juveniles	Bb	<i>Cupania glabra</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Cupania sp1</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Daphnopsis americana</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Eugenia monticola</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Lysiloma divaricatum</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Malpighia bannisterioides</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Malpighia glabra</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Malvaceae sp1</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Manilkara chicle</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Miconia argentea</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Nectandra martinicensis</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Pentaclethra macroloba</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Psidium guajava</i>	Escasa	4	1.3
Juveniles	Bb	<i>Psidium guineense</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Randia karstenii</i>	Escasa	4	1.3
Juveniles	Bb	<i>Rourea glabra</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Spondias purpurea</i>	Escasa	4	1.3
Juveniles	Bb	<i>Stemmadenia obovata</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Tabebuia rosea</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Trichilia martiana</i>	Escasa	4	1.3
Juveniles	Bb	<i>Trixis inula</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Vismia baccifera</i>	Escasa	2	0.6
Juveniles	Bb	<i>Xylosma sp1</i>	Escasa	3	1
Juveniles	Bb	<i>Acrocomia aculeata</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Anacardium excelsum</i>	Común	8	2.5
Juveniles	Bb	<i>Andira inermis</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Bauhinia unguolata</i>	Común	6	1.9
Juveniles	Bb	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Común	8	2.5
Juveniles	Bb	<i>Crotalaria longirostrata</i>	Común	6	1.9
Juveniles	Bb	<i>Cupania guatemalensis</i>	Común	14	4.4
Juveniles	Bb	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Común	10	3.2
Juveniles	Bb	<i>Genipa americana</i>	Común	8	2.5
Juveniles	Bb	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Común	6	1.9
Juveniles	Bb	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	Común	7	2.2
Juveniles	Bb	<i>Luehea speciosa</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Nectandra sinuata</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Paullinia cururu</i>	Común	9	2.9
Juveniles	Bb	<i>Paullinia sp1</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Piper sp1</i>	Común	11	3.5
Juveniles	Bb	<i>Solanum sp1</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Tetracera volubilis</i>	Común	8	2.5
Juveniles	Bb	<i>Thouinidium decandrum</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Verbesina turbacensis</i>	Común	5	1.6
Juveniles	Bb	<i>Tecoma stans</i>	Abundante	39	12.4
Juveniles	Bb	<i>Trichilia havanensis</i>	Abundante	28	8.9

Anexo 9. Listado del total de especies de plántulas y juveniles registradas bajo el dosel de árboles dispersos (Artículo 2).

FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	ABREVIATURA
AMARANTHACEAE	<i>Pfaffia sp1</i>	PFAF01
ANACARDIACEAE	<i>Anacardium excelsum</i>	ANACEX
ANACARDIACEAE	<i>Anacardium occidentale</i>	ANACOC
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i>	ASTNGR
ANACARDIACEAE	<i>Spondias purpurea</i>	SPONPU
ANNONACEAE	<i>Annona purpurea</i>	ANNOPU
ANNONACEAE	<i>Annona reticulata</i>	ANNORE
APOCYNACEAE	<i>Allamanda cathartica</i>	ALLACA
APOCYNACEAE	<i>Rauvolfia sp1</i>	RAUV01
APOCYNACEAE	<i>Stemmadenia obovata</i>	STEMOB
ARECACEAE	<i>Acrocomia aculeata</i>	ACROAC
ARECACEAE	<i>Attalea butyracea</i>	ATTABU
ASTERACEAE	<i>Trixis inula</i>	TRIXIN
ASTERACEAE	<i>Vernonia patens</i>	VERNPA
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae sp4</i>	BIGSP4
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae sp5</i>	BIGSP5
BIGNONIACEAE	<i>Bignoniaceae sp6</i>	BIGSP6
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia ochracea</i>	TABEOC
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia rosea</i>	TABERO
BIGNONIACEAE	<i>Tecoma stans</i>	TECOST
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	CORDAL
BORAGINACEAE	<i>Cordia collococca</i>	CORDCO
BORAGINACEAE	<i>Cordia panamensis</i>	CORDPA
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	BURSSI
CAPPARACEAE	<i>Capparidaceae sp1</i>	CAPP01
CECROPIACEAE	<i>Cecropia peltata</i>	CECRPE
CHRYSOBALANACEAE	<i>Couepia polyandra</i>	COUEPO
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella racemosa</i>	HIRTRA
CHRYSOBALANACEAE	<i>Licania arborea</i>	LICNAR
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	CALOBR
CLUSIACEAE	<i>Vismia baccifera</i>	VISMBA
COCHLOSPERMACEAE	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	COCHVI
COMBRETACEAE	<i>Combretum sp1</i>	COMB01
CONNARACEAE	<i>Connarus panamensis</i>	CONNPA
DILLENACEAE	<i>Curatella americana</i>	CURAAM
DILLENACEAE	<i>Doliocarpus dentatus</i>	DOLIDE
ELAEOCARPACEAE	<i>Sloanea terniflora</i>	SLOATE
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha diversifolia</i>	ACALDI
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia colletioides</i>	EUPHCO
EUPHORBIACEAE	<i>Sapium sp1</i>	SAPI01
EUPHORBIACEAE	<i>Sapium glandulosum</i>	SAPIGL
FABACEAE	<i>Crotalaria vitellina</i>	CROAVI
FABACEAE/CAES.	<i>Bauhinia sp1</i>	BAUHSP
FABACEAE/CAES.	<i>Bauhinia unguolata</i>	BAUHUN
FABACEAE/CAES.	<i>Caesalpinia eriotachys</i>	CAESER
FABACEAE/CAES.	<i>Cassia grandis</i>	CASSGR
FABACEAE/CAES.	<i>Hymenaea courbaril</i>	HYMACO
FABACEAE/CAES.	<i>Schizolobium parahyba</i>	SCHIPA
FABACEAE/CAES.	<i>Senna hayesiana</i>	SENNHA

Anexo 9. Continuación

FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	ABREVIATURA
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia centralis</i>	ACACCE
FABACEAE/MIM.	<i>Acacia collinsii</i>	ACACCO
FABACEAE/MIM.	<i>Albizia adinocephala</i>	ALBIAD
FABACEAE/MIM.	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	ENTECY
FABACEAE/MIM.	<i>Inga sp1</i>	INGA01
FABACEAE/MIM.	<i>Inga multijuga</i>	INGAMU
FABACEAE/MIM.	<i>Lysiloma divaricatum</i>	LYSIDI
FABACEAE/MIM.	<i>Samanea saman</i>	SAMASA
FABACEAE/PAP.	<i>Andira inermis</i>	ANDIIN
FABACEAE/PAP.	<i>Dalbergia retusa</i>	DALBRE
FABACEAE/PAP.	<i>Erythrina fusca</i>	ERYIFU
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus acuminatus</i>	LONCAC
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	LONCGU
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus parviflorus</i>	LONCPA
FABACEAE/PAP.	<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	LONCSA
FABACEAE/PAP.	<i>Myrospermum frutescens</i>	MYROFR
FABACEAE/PAP.	<i>Platymiscium sp1</i>	PLATSP
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia arguta</i>	CASEAG
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia commersoniana</i>	CASECO
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia corymbosa</i>	CASECY
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia sylvestris</i>	CASESY
FLACOURTIACEAE	<i>Xylosma flexuosa</i>	XYLOFL
HIPPOCRATEACEAE	<i>Hippocratea volubilis</i>	HIPCVO
LAURACEAE	<i>Cinnamomum brenesii</i>	CINNBR
LAURACEAE	<i>Cinnamomum cinnamomifolium</i>	CINNCI
LAURACEAE	<i>Lauraceae sp2</i>	LAUR02
LAURACEAE	<i>Nectandra martinicensis</i>	NECTMA
LAURACEAE	<i>Persea americana</i>	PERSAM
LYTHRACEAE	<i>Lafoencia puniceifolia</i>	LAFOPU
MALASTOMATAACEAE	<i>Melastomataceae sp1</i>	MELA01
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchonsia sp1</i>	BUNC01
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima crassifolia</i>	BYRSCR
MALPIGHIACEAE	<i>Heteropterys laurifolia</i>	HETPLA
MALPIGHIACEAE	<i>Hiraea reclinata</i>	HIRARE
MALPIGHIACEAE	<i>Malpighia glabra</i>	MALPGL
MALVACEAE	<i>Malvaviscus arboreus</i>	MALAAAR
MALVACEAE	<i>Malvaviscus sp2</i>	MALV02
MELASTOMATAACEAE	<i>Clidemia sericea</i>	CLIDSE
MELASTOMATAACEAE	<i>Miconia sp1</i>	MICO01
MELASTOMATAACEAE	<i>Miconia argentea</i>	MICOAR
MELIACEAE	<i>Cedrela sp1</i>	CEDR01
MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i>	CEDROD
MELIACEAE	<i>Trichilia havanensis</i>	TRICHA
MELIACEAE	<i>Trichilia martiana</i>	TRICMA
MENISPERMACEAE	<i>Hyperbaena tonduzii</i>	HYPETO
MORACEAE	<i>Brosimum alicastrum</i>	BROSAL
MORACEAE	<i>Ficus sp1</i>	FICU01
MORACEAE	<i>Ficus goldmanii</i>	FICUGO
MORACEAE	<i>Ficus pertusa</i>	FICUPE

Anexo 9. Continuación

FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	ABREVIATURA
MORACEAE	<i>Ficus retusa</i>	FICURE
MYRSINACEAE	<i>Ardisia compressa</i>	ARDICO
MYRSINACEAE	<i>Ardisia revoluta</i>	ARDIRE
MYRTACEAE	<i>Eugenia sp1</i>	EUGE01
MYRTACEAE	<i>Eugenia sp2</i>	EUGE02
MYRTACEAE	<i>Eugenia galanonensis</i>	EUGEGA
MYRTACEAE	<i>Eugenia hiraeifolia</i>	EUGEHI
MYRTACEAE	<i>Eugenia monticola</i>	EUGEMO
MYRTACEAE	<i>Eugenia oerstediana</i>	EUGEOE
MYRTACEAE	<i>Myrcia splendens</i>	MYRCSL
MYRTACEAE	<i>Psidium guajava</i>	PSIDGA
MYRTACEAE	<i>Psidium guajava</i>	PSIDGA
MYRTACEAE	<i>Psidium guineense</i>	PSIDGU
NYCTAGINACEAE	<i>Pisonia aculeata</i>	PISOAC
PIPERACEAE	<i>Piper sp1</i>	PIPE01
PIPERACEAE	<i>Piper sp2</i>	PIPE02
POLYGALACEAE	<i>Securidaca sylvestris</i>	SECUSY
RUBIACEAE	<i>Randia karstenii</i>	RANDKA
RUBIACEAE	<i>Rubiaceae sp1</i>	RUBI01
RUTACEAE	<i>Citrus sp1</i>	CITRSP
RUTACEAE	<i>Citrus sp1</i>	CITRSP
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum monophyllum</i>	ZANTMO
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	ZANTSE
SAPINDACEAE	<i>Cupania guatemalensis</i>	CUPAGU
SAPINDACEAE	<i>Paullinia cururu</i>	PAULCU
SAPINDACEAE	<i>Paullinia sp1</i>	PAULSP
SAPINDACEAE	<i>Sapindus saponaria</i>	SAPISA
SAPINDACEAE	<i>Thouinidium decandrum</i>	THOUDE
SIMAROUBACEAE	<i>Pricammia antidesma</i>	PRICAN
SOLANACEAE	<i>Acnistus arborescens</i>	ACNIAR
SOLANACEAE	<i>Cestrum tomentosum</i>	CESTTO
SOLANACEAE	<i>Solanum sp2</i>	SOLA02
STERCULIACEAE	<i>Guazuma ulmifolia</i>	GUAZUL
THYMELAEACEAE	<i>Daphnopsis americana</i>	DAPHAM
TILIACEAE	<i>Luehea seemannii</i>	LUEHSE
ULMACEAE	<i>Trema micrantha</i>	TREMMI
VERBENACEAE	<i>Petrea volubilis</i>	PETRVO

Anexo 10. Listado de las especies regeneradas bajo el dosel de árboles dispersos y sus respectivas características funcionales (Mecanismos de Dispersión, Tipo de Fruto y Forma de crecimiento).

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	TIPO DE CREC.	M. DISPERSIÓN	TIPO DE FRUTO	POLINIZACIÓN	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
ACANTHACEAE	Barleria	oenotheroides	2	A	Cβpsula	A	1
ACANTHACEAE	Blechum	sp1	2	A	Cβpsula	A	1
ACANTHACEAE	Acanthaceae	sp1	2	A	Cβpsula	A	1
ACANTHACEAE	Acanthaceae	sp2	2	A	Cβpsula	A	1
ACANTHACEAE	Acanthaceae	sp3	2	A	Cβpsula	A	1
ACANTHACEAE	Acanthaceae	sp4	2	A	Cβpsula	A	1
ACANTHACEAE	Acanthaceae	sp5	2	A	Cβpsula	A	1,2
ACANTHACEAE	Aphelandra	sp1	2	A	Cβpsula	A	1,2
AMARANTHACEAE	Cyathula	sp1	2	W	Cβpsula	V	34
ANACARDIACEAE	Anacardium	excelsum	5	Vnv-v*	Drupa	I	6
ANACARDIACEAE	Spondias	purpurea	3	Vnv	Drupa	I	3,4
ANACARDIACEAE	Anacardium	occidentale	3	Vnv*	Drupa	I	3,4,5
ANACARDIACEAE	Astronium	graveolens	4	Vv -MurciÚlagos	Drupa	I	MurciÚlagos 7
ANNONACEAE	Annona	purpurea	3	Vnv	Baya	I	7
ANNONACEAE	Annona	reticulata	3	Vnv	Baya	I	7
APOCYNACEAE	Stemmadenia	donnell-smithii	3	Vnv-v	FolÝculo	I	7
APOCYNACEAE	Tabernaemontana	alba	3	Vv	FolÝculo	I	7
APOCYNACEAE	Rauvolfia	sp1	2	Vnv-v	FolÝculo	I	7
APOCYNACEAE	Stemmadenia	obovata	3	Vnv-v	FolÝculo	I	34
APOCYNACEAE	Apocynaceae	sp1	2	W	Cβpsula	I	7, Observaci3n personal
ARECACEAE	Acrocomia	aculeata	3	Vnv*	Drupa	V-I	14,15,16
ARECACEAE	Attalea	butyracea	4	Vnv-roedores	Drupa	Indet	12,13,14
ASCLEPIADACEAE	Blepharodon	mucronatum	2	W	FolÝculo	V	17,18
ASCLEPIADACEAE	Asclepias	curassavica	2	W	FolÝculo	V	8,17,18
ASTERACEAE	Asteraceae	sp1	2	W	Aquenio	I	4
ASTERACEAE	Calea	sp1	2	W	Aquenio	I	10
ASTERACEAE	Pseudoelephantopus	spictus	2	W	Aquenio	I	10
ASTERACEAE	Trixis	inula	2	W	Aquenio	I	10
ASTERACEAE	Calea	urticifolia	2	W	Aquenio	I	10
ASTERACEAE	Baccharis	trinervis	2	W	Aquenio	I	10,19
ASTERACEAE	Vernonia	patens	2	W	Aquenio	I	10,19
BIGNONIACEAE	Godmania	aesculifolia	3	W	Cβpsula	I	3,4,5,6,10
BIGNONIACEAE	Tabebuia	rosea	5	W	Cβpsula	I	3,4,5,6,11
BIGNONIACEAE	Tabebuia	impetiginosa	3	W	Cβpsula	A-I	3,4,5,6,12,21
BIGNONIACEAE	Tecoma	sp1	3	W	Cβpsula	Indet	3,4,5,6,13,21
BIGNONIACEAE	Tecoma	stans	3	W	Cβpsula	Indet	3,4,5,6,14
BIGNONIACEAE	Pithecoctenium	crucigerum	1	W	Cβpsula	I	3,4,5,6

Anexo 10. Continuación

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	TIPO DE CREC.	M. DISPERSIÓN	TIPO DE FRUTO	POLINIZACIÓN	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
BIGNONIACEAE	Bignoniaceae	sp1	2	W	Cβpsula	I	3,4,5,6,7,21
BIGNONIACEAE	Bignoniaceae	sp3	2	W	Cβpsula	I	3,4,5,6,8,21
BIGNONIACEAE	Bignoniaceae	sp4	2	W	Cβpsula	I	3,4,5,6,9,21
BOMBACACEAE	Pseudobombax	septenatum	3	W	Cβpsula	V	7
BOMBACACEAE	Ochroma	pyramidale	3	H-W	Cβpsula	V	7
BOMBACACEAE	Ceiba	pentandra	5	W	Cβpsula	V	3,5
BORAGINACEAE	Cordia	sp1	3	W	Drupa	A	7
BORAGINACEAE	Cordia	collococa	4	W	Drupa	A	7
BORAGINACEAE	Cordia	alliodora	4	W	Drupa	A	7
BORAGINACEAE	Cordia	panamensis	4	Vnv-v	Drupa	I	3,6
CAMPANULACEAE	Lobelia	laxiflora	2	Vv	Cβpsula	A	22
CECROPIACEAE	Cecropia	peltata	3	Vnv-v	Aquenio	I	4,34
CELASTRACEAE	Maytenus	segoviarum	2	Vv	Cβpsula	A	7
CELASTRACEAE	Crossopetalum	sp1	2	Vv	Drupa	Indet	7
CELASTRACEAE	Celastrus	sp1	1	W	Cβpsula	Indet	7,4
CHRYSOBALANACEAE	Hirtella	racemosa	2	Vnv-v	Drupa	Indet	7,34
CLETHRACEAE	Clethra	costaricensis	3	W	Cβpsula	Indet	7
CLETHRACEAE	Clethra	sp1	3	W	Cβpsula	Indet	7
CLUSIACEAE	Vismia	baccifera	2	Vnv-v	Baya	I	4,7
CLUSIACEAE	Garcinia	intermedia	3	Vnv-v	Drupa	I	4,7
CLUSIACEAE	Calophyllum	brasiliense	5	H- Vv*	Drupa	I	4,7,34
CONNARACEAE	Rourea	glabra	1	Vv	Folículo	I	7
CONNARACEAE	Connarus	panamensis	2	Vv	Folículo	I	7
DILLENIACEAE	Curatella	americana	2	Vv	Cβpsula	Indet	7
DILLENIACEAE	Tetracera	volubilis	2	Vv	Folículo	Indet	7
EBENACEAE	Diospyros	sp1	3	V	Baya	I	Base de datos
EBENACEAE	Diospyros	salicifolia	3	V	Baya	I	Base de datos
EUPHORBIACEAE	Euphorbia	colletioides	2	Vv	Cβpsula	Indet	4
EUPHORBIACEAE	Sapium	glandulosum	3	Vv	Cβpsula	I	34
FABACEAE	Fabaceae	sp1	2	Vnv	Legumbre	Indet	4
FABACEAE	Fabaceae	sp2	2	Vnv	Legumbre	Indet	4
FABACEAE/CAES.	Senna	spectabilis	2	Vnv	Legumbre	A	7
FABACEAE/CAES.	Cassia	grandis	5	Vnv*	Legumbre	I	23
FABACEAE/CAES.	Senna	sp1	2	W	Legumbre	A	25
FABACEAE/CAES.	Hymenaea	courbaril	5	Vnv	Legumbre	V	26
FABACEAE/CAES.	Bauhinia	ungulata	2	Vv	Legumbre	V	27
FABACEAE/CAES.	Bauhinia	sp1	2	A	Legumbre	Indet	24,35
FABACEAE/MIM.	Lysiloma	divaricatum	3	Vnv*	Legumbre	I	4

Anexo 10. Continuación

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	TIPO DE CREC.	M. DISPERSIÓN	TIPO DE FRUTO	POLINIZACIÓN	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
FABACEAE/MIM.	Inga	sp2	2	Vnv	Legumbre	I	7
FABACEAE/MIM.	Acacia	collinsii	2	Vnv	Legumbre	I	9
FABACEAE/MIM.	Inga	multijuga	2	Vnv	Indet	V	9,28
FABACEAE/MIM.	Zygia	sp1	2	Indet	Indet	Indet	9
FABACEAE/MIM.	Inga	barbourii	2	Vnv	Indet	Indet	9,28
FABACEAE/MIM.	Acacia	tenuifolia	1	H	Legumbre	I	23
FABACEAE/MIM.	Acacia	farnesiana	2	Vnv	Legumbre	I	29
FABACEAE/MIM.	Pseudosamanea	guachapele	3	A	Legumbre	I	3,4
FABACEAE/MIM.	Samanea	saman	4	Vnv*	Legumbre	I	3,4,5
FABACEAE/MIM.	Acacia	centralis	3	Vnv	Legumbre	I	3,5
FABACEAE/MIM.	Albizia	niopoides	4	H	Legumbre	I	3,6
FABACEAE/MIM.	Albizia	adinocephala	4	H-Vnv	Legumbre	I	3,7
FABACEAE/MIM.	Pentaclethra	macroloba	5	H-A	Legumbre	I	3,8
FABACEAE/MIM.	Enterolobium	cyclocarpum	5	Vnv*	Legumbre	I	3,9
FABACEAE/MIM.	Inga	vera	3	Vnv	Legumbre	I	4,7
FABACEAE/MIM.	Inga	sp1	2	Vnv	Legumbre	I	7,9
FABACEAE/MIM.	Inga	punctata	4	Vnv	Legumbre	I	23
FABACEAE/PAP.	Machaerium	cobanense	1	W	Cβpsula	I	7
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	sp1	2	W	Legumbre	I	7
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	parviflorus	3	W	Legumbre	I	7
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	salvadorensis	3	V-I	Indet	I	7
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	oliganthus	3	W	Legumbre	I	9
FABACEAE/PAP.	Machaerium	kegelii	1	W	sβmara	I	9
FABACEAE/PAP.	Myrospermum	frutescens	4	W	Legumbre	Indet	9
FABACEAE/PAP.	Machaerium	biovulatum	2	W	sβmara	I	30
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	sp4	2	W	Legumbre	I	31
FABACEAE/PAP.	Diphysa	americana	3	W	Legumbre	Indet	32
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	minimiflorus	3	W	Legumbre	Indet	32
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	guatemalensis	3	W	Legumbre	Indet	32
FABACEAE/PAP.	Andira	inermis	4	Vnv-v	Drupa	I	34
FABACEAE/PAP.	Machaerium	microphyllum	1	W	sβmara	Indet	3,4
FABACEAE/PAP.	Crotalaria	longirostrata	2	Vv	Legumbre	I	5,9
FABACEAE/PAP.	Desmodium	adscendens	2	A	Legumbre	I	7,20
FABACEAE/PAP.	Dalbergia	glabra	3	W	Legumbre	I	7,34
FABACEAE/PAP.	Dalbergia	retusa	3	W	Legumbre	I	7,35
FABACEAE/PAP.	Platymiscium	sp1	3	W	sβmara	Indet	9,7
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	sp2	2	W	Legumbre	I	Base de datos
FABACEAE/PAP.	Lonchocarpus	sp3	2	W	Legumbre	I	Base de datos

Anexo 10. Continuación

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	TIPO DE CREC.	M. DISPERSIÓN	TIPO DE FRUTO	POLINIZACIÓN	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
FLACOURTIACEAE	Xylosma	sp1	2	Vv	Baya	I	4
FLACOURTIACEAE	Casearia	corymbosa	3	Vnv-v	Cβpsula	I	4
FLACOURTIACEAE	Casearia	sylvestris	3	Vnv-v	Cβpsula	I	7
FLACOURTIACEAE	Lacistema	aggregatum	3	Vnv-v	Cβpsula	I	4,7
FLACOURTIACEAE	Casearia	commersoniana	3	Vv	Cβpsula	I	4,8
FLACOURTIACEAE	Casearia	aculeata	2	Vv	Cβpsula	I	4,9
FLACOURTIACEAE	Casearia	arguta	2	Vnv-v	Cβpsula	I	7,33
HELICONIACEAE	Heliconia	sp1	1	Vv	Baya	A-I	Base de datos
LAURACEAE	Nectandra	sinuata	3	Vv	Cβpsula	A	7
LAURACEAE	Ocotea	sp1	3	Vv	Cβpsula	A	7
LAURACEAE	Nectandra	martinicensis	4	Vv	Cβpsula	A	7
LAURACEAE	Nectandra	salicifolia	4	Vv	Cβpsula	A	7
LAURACEAE	Persea	caerulea	3	V	Indet	Indet	7
LAURACEAE	Ocotea	veraguensis	4	Vnv	Baya	Indet	7
LAURACEAE	Lauraceae	sp1	3	Vv	Cβpsula	A	33
LAURACEAE	Cinnamomum	sp1	3	Vv	Cβpsula	A	Base de datos
MALPIGHIACEAE	Banisteriopsis	muricata	1	W	sβmara	I	7
MALPIGHIACEAE	Heteropterys	laurifolia	2	W	sβmara	I	7
MALPIGHIACEAE	Malpighia	glabra	2	Vv	Drupa	Indet	7
MALPIGHIACEAE	Malpighiaceae	sp1	2	Vv	Drupa	Indet	7
MALPIGHIACEAE	Bunchosia	sp1	2	Vv	Indet	Indet	7
MALPIGHIACEAE	Byrsonima	crassifolia	4	V	Drupa	Indet	7
MALPIGHIACEAE	Malpighia	bannisterioides	2	Vv	Drupa	I	34
MALVACEAE	Malvaviscus	sp1	2	Vv	Baya	A	7
MALVACEAE	Malvaviscus	arboreus	2	Vv	Baya	A	7
MALVACEAE	Malvaceae	sp1	2	Indet	Indet	Indet	7
MELASTOMATACEAE	Clidemia	sericea	2	Vv	Baya	I	7
MELASTOMATACEAE	Miconia	argentea	2	V	Baya	Indet	7
MELIACEAE	Swietenia	sp1	3	W	Cβpsula	Indet	20
MELIACEAE	Trichilia	sp1	2	Vv	Cβpsula	Indet	34
MELIACEAE	Trichilia	sp2	2	Vv	Cβpsula	Indet	34
MELIACEAE	Trichilia	martiana	2	Vv	Cβpsula	Indet	34
MELIACEAE	Trichilia	havanensis	3	Vv	Cβpsula	Indet	34
MELIACEAE	Swietenia	macrophylla	4	W	Cβpsula	Indet	34
MORACEAE	Clarisia	mexicana	4	Vnv-v	Drupa	I	4
MORACEAE	Moraceae	sp1	2	Vv	Baya	Indet	4
MORACEAE	Ficus	maxima	4	Vnv-v	Baya	Indet	9
MORACEAE	Maclura	tinctoria	4	Vnv-v	Baya	Indet	9

Anexo 10. Continuación

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	TIPO DE CREC.	M. DISPERSIÓN	TIPO DE FRUTO	POLINIZACIÓN	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
MYRSINACEAE	Ardisia	revoluta	3	Vnv	Drupa	Indet	7
MYRSINACEAE	Myrsinaceae	sp1	2	Indet	Indet	Indet	34
MYRSINACEAE	Ardisia	compressa	3	Vv	Drupa	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Eugenia	sp2	3	Vv	Indet	Indet	34
MYRTACEAE	Myrtaceae	sp1	2	Vv	Indet	Indet	34
MYRTACEAE	Psidium	guajava	2	Vnv-v	Baya	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Psidium	guineense	2	Vnv-v	Baya	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Myrcia	splendens	3	Vv	Indet	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Eugenia	salamensis	3	Vv	Baya	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Eugenia	hiraeifolia	3	Vv	Indet	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Eugenia	monticola	3	Vv	Indet	Indet	Base de datos
MYRTACEAE	Eugenia	sp1	3	Vv	Indet	Indet	Base de datos
PASSIFLORACEAE	Passiflora	biflora	1	Vv	Baya	Indet	7
PIPERACEAE	Piper	sp1	2	Vv	Indet	Indet	34
PIPERACEAE	Piper	sp2	2	Vv	Indet	Indet	34
POLYGONACEAE	Coccoloba	caracasana	4	Vv	Drupa	Indet	9
RANUNCULACEAE	Clematis	sp1	1	W	Cβpsula	Indet	20
RHAMNACEAE	Gouania	sp1	1	W	Drupa	Indet	7
RHAMNACEAE	Ziziphus	guatemalensis	3	Vnv	Drupa	Indet	20
RUBIACEAE	Chomelia	spinosa	2	Vv	Baya	I	7
RUBIACEAE	Randia	karstenii	2	Vv	Baya	Indet	7
RUBIACEAE	Genipa	americana	4	Vnv	Baya	Indet	7
RUBIACEAE	Psychotria	sp1	2	Vv	Baya	Indet	34
RUBIACEAE	Psychotria	sp2	2	Vv	Baya	Indet	34
RUBIACEAE	Psychotria	sp3	2	Vv	Baya	Indet	34
RUBIACEAE	Psychotria	sp4	2	Vv	Baya	Indet	34
RUBIACEAE	Rubiaceae	sp2	2	Vv	Baya	Indet	34
RUBIACEAE	Alibertia	edulis	3	Vnv	Baya	Indet	34
RUBIACEAE	Posoqueria	latifolia	3	V	Indet	Indet	34
RUBIACEAE	Calycophyllum	candidissimum	4	H-W	Cβpsula	Indet	3,5
RUTACEAE	Citrus	sp1	3	Vv	Baya	I	7
RUTACEAE	Zanthoxylum	setulosum	4	Vv	Baya	I	7
SAPINDACEAE	Cupania	sp1	2	Vv	Indet	Indet	4
SAPINDACEAE	Paullinia	sp1	1	V	Cβpsula	Indet	7
SAPINDACEAE	Paullinia	sp2	1	V	Cβpsula	Indet	7
SAPINDACEAE	Serjania	mexicana	1	W	sβmara	Indet	7
SAPINDACEAE	Paullinia	cururu	2	V	Cβpsula	Indet	7
SAPINDACEAE	Cupania	sp2	2	Vv	Indet	Indet	7

Anexo 10. Continuación

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	TIPO DE CREC.	M. DISPERSIÓN	TIPO DE FRUTO	POLINIZACIÓN	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
SAPINDACEAE	Thouinidium	decandrum	3	W	sßmara	Indet	9
SAPINDACEAE	Cupania	glabra	3	Vv	Indet	Indet	9
SAPINDACEAE	Sapindaceae	sp1	2	Indet	Indet	Indet	34
SAPINDACEAE	Serjania	sp1	2	W	sßmara	Indet	34
SAPINDACEAE	Sapindus	saponaria	3	Vv	Baya	Indet	34
SAPINDACEAE	Cupania	guatemalensis	3	Vnv	Cßpsula	Indet	34
SAPINDACEAE	Dilodendron	costaricense	3	V	Cßpsula	Indet	34
SAPOTACEAE	Manilkara	chicle	4	Vnv	Baya	Indet	34
SAPOTACEAE	Pouteria	campechiana	5	Vnv	Baya	Indet	34
SECURIDAE	Securidae	sp1	2	Indet	Indet	Indet	Base de datos
SIMAROUBACEAE	Picramnia	antidesma	3	Indet	Baya	Indet	Base de datos
SOLANACEAE	Acnistus	arborescens	2	Vv	Baya	Indet	34
SOLANACEAE	Cestrum	tomentosum	2	Vv	Baya	Indet	34
SOLANACEAE	Solanum	sp1	2	Vv	Baya	Indet	34
SOLANACEAE	Solanum	sp2	2	Vv	Baya	Indet	34
STERCULIACEAE	Guazuma	ulmifolia	3	Vnv*	Cßpsula	Indet	7
STERCULIACEAE	Sterculia	apetala	3	Vnv	FolÝculo	Indet	34
THYMELAEACEAE	Daphnopsis	americana	2	V	Drupa	Indet	9
TILIACEAE	Triumfetta	sp1	2	W	Cßpsula	I	4
TILIACEAE	Luehea	speciosa	3	W	Cßpsula	I	4
VERBENACEAE	Petrea	volubilis	2	W	Cßpsula	I	7
VERBENACEAE	Verbesina	turbacensis	2	Vv	Baya	Indet	7
VERBENACEAE	Clerodendrum	sp1	2	Indet	Indet	Indet	34
VERBENACEAE	Lantana	camara	2	Vv	Indet	Indet	34

1. Calvo-Irabie, M; Islas-Luna, A. 1999. Predispersal predation of an understory rainforest herb *aphelandra aurantiaca* (acanthaceae) in gaps and mature forest. American Journal of Botany 86(8): 1108–1113.
2. A preliminary analysis of distribution patterns in large pantropical genus, Barleria L. (Acanthaceae). M.J. Balkwill y K. Balkwill C.E. Journal of Biogeography 1998 25: 95-110
3. Chazdon RL, Careaga S, Webb, C, Vargas O. 2003. Community and phylogenetic structure of traits of woody species in wet tropical forest. Ecological monographs 73:331-347.
4. Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de la estación biológica la selva. Edición 1, sin publicar (Disponible en Internet, website La estación Biológica La Selva).
5. Kress J.W, Beach JH. 1994. Flowering plant reproductive systems. in Mc Dade, L, Bawa K, Hespeneide H.A, y Hartshorn G.S. (eds.) La Selva, ecology and natural history of a Neotropical rain forest. The university of Chicago press. 161-182

6. Steege, ter H ; Hammond D. 2001. Character convergence, diversity and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*: 82: 3197-3212
7. Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press. California. 942 p. Esquivel, M. J. 2005. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos en Muy Muy, Matagalpa. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. Turrialba, Costa Rica. 150p.
8. Flowering plant of the world.
9. Cordero, J; Boshier, D.H. 2003. Árboles de Centroamérica-Un Manual para Extensionistas. Instituto Forestal de Oxford-CATIE.
10. INBIO- Especies de Costa Rica. Zamora, N.; González J. & Poveda, L. (en prep.). 1999. Árboles y Arbustos del Bosque Seco de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica.
11. Nevers de G.C. 1987. The Genus *Attalea* (Palmae) in Panamá. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74 (3): 505-510.
12. Janzen, D.H. 1971. The fate of *Schhlea* rostrata fruits beneath the parent tree: predispersal attack by burchids. *Principes* 15: 89-101
13. Prince, M; Jenkins, S.H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. Pp. 191-235 in Murray, D.R (ed). *Seed Dispersal*. Academic press, Sidney.
14. Wilson, D.E; Janzen, D.H. 1972. Predation on *Scheelea* Palm Seeds by Bruchid Beetles: Seed Density and Distance from the Parent Palm. *Ecology* 53 (5): 954-959
15. Scariot et al. 1991. Reproductive biology of palm *Acrocomia aculeate* in central Brazil. *Biotropica* 23(1):12-22
16. Scariot, A.; Lleras, E. 1995. Flowering and fruiting Phenologies of the palm *Acrocomia aculeate*: patterns and consequences. *Biotropica* 27 (2): 168-173.
17. Wyatt, R; Broyles, S.B. 1994. Ecology and Evolution of reproduction in Milkweeds. *Annals review of Ecology and Systematic* 25: 423-441.
18. Wyatt, R; Broyles, S.B. 1997. The weedy tropical milkweeds *Asclepias curassavica* and *A. fruticosa* are self-compatible. *Biotropica* 29(2): 232-234
19. Flora de Panamá. Asteraceae.
20. Gentry, A. 1993
21. Gentry, A. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61(3):728-759.
22. Woodson, R.E; Schery, R.W; Wilbur, R.L. 1976. Flora of Panamá. Part IX. Family 183. Campanulaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63(3): 593-655
23. Jiménez, Q.; Rojas, F; Rojas, V; Rodríguez, L. 2002. Árboles maderables de costa rica. *Ecología y silvicultura*. INBIO. 357p.
24. Horn, S.P; Clark, L.G. 1992. Foraging of nectarivorous bats on *Bauhinia unguulate*. *Biotropica* 24(4): 579-582.
25. Noir de, F.A; Bravo, S; Abdala, R. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9:140-150
26. Janzen, D.H. 1981. Digestive seed predation by Costa Rican baird s Tapir. *Biotropica* 13(2):59-63. Supplement: reproductive botany.
27. Fleming, T; Sosa, V. 1994. Efectos do nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75 (4): 845-851.
28. León, J. Central American and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). 1966. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 53(3): 265-359
29. Cascante A; Quesada M; Lobo J; Fuchs, E. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *samanea saman*. *Conservation biology* 16(1): 137-147
30. Janzen D; Miller, G; Hackforth-jones, J; Pond, C.M; Hooper, K; Janos, D.P. 1976. Two Costa Rican bat generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57:1068-1075.
31. Janzen, D; Fellows L; Waterman, P. 1990. What protects *Lonchocarpus* (Leguminosae) seeds on a Costa Rican dry forest? *Biotropica* 22(3): 272-285
32. Ferguson, B; Vandermeer, J† ; Morales, H; Griffith, D†. 2003. Post-Agricultural Succession in El Petén, Guatemala. *Conservation biology* 17(3):818-828
33. Chapman, C. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21(2): 148-154
34. Guevara, S; Meave, J; Moreno, P; Laborde, J; Castillo, S. 1994. Vegetación y flora de potreros de los Tuxtles. *Acta Botánica Mexicana* 28:1-27