

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

**Evaluación del estado actual de las poblaciones de 23
especies forestales en bosques naturales en el municipio
de El Castillo, Río San Juan, Nicaragua.**

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 y
Biodiversidad.

Por

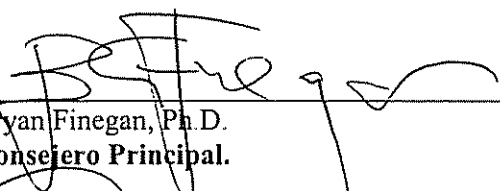
Fabricio Díaz Santos

Turrialba, Costa Rica, 2005

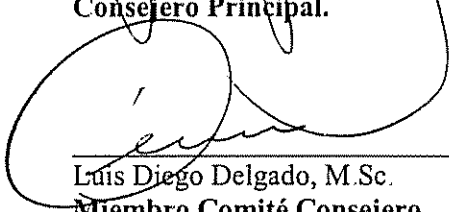
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

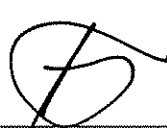
FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal.



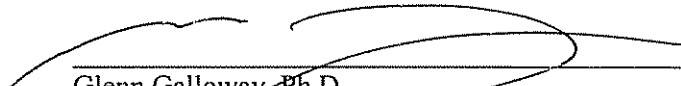
Luis Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



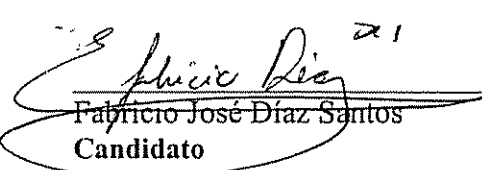
José Joaquín Campos, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



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



Fabricio José Díaz Santos
Candidato

AGRADECIMIENTOS

A nivel personal debo agradecer al Dr. Bryan Finegan por su apoyo, aportes, dirección y confianza en mi trabajo. Al M. Sc. Diego Delgado por su paciencia y dedicación leyendo y orientando la redacción de los borradores de la tesis desde el principio hasta el fin del proceso. A Steven Sesnie por su invaluable asesoría en la aplicación e interpretación de los análisis estadísticos multivariados. Al M. Sc. Gustavo López por su apoyo y orientación en la aplicación de los análisis estadísticos. Además agradezco a Miguel Torres y Bayardo Quintero (directores de proyecto Araucaria-MARENA) por su confianza, apoyo financiero e institucional y al Sr. Germán Cruz (coordinador del proyecto Araucaria-MARENA) por su constante apoyo en las gestiones administrativas. Muchas gracias a mis inseparables y verdaderamente arriesgados ayudantes de campo Efraín Miranda (Payín Miranda), Marvín Silva (La gringa) y a los dueños de las fincas incluidas en este estudio quienes me permitieron tomar datos en sus propiedades.

A nivel institucional agradezco al Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales de Nicaragua (MARENA) que me apoyo a través del proyecto integral MARENA-ARAUCARIA, Río San Juan, financiado por la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI).

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	I
CONTENIDO	II
RESUMEN	IV
SUMMARY	VI
ÍNDICE DE CUADROS	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS	IX
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Preámbulo	1
1.2 Descripción del problema	2
1.3 Justificación	3
1.4 Objetivos del estudio	4
1.4.1 Objetivo general	4
1.4.2 Objetivo específico	4
1.5 Hipótesis del estudio	4
2 MARCO CONCEPTUAL	5
2.1 Problemática del manejo y conservación de biodiversidad en la región Sureste de Nicaragua	5
2.2 Importancia del monitoreo ecológico en la región del Sureste de Nicaragua	6
2.3 Decisiones para el diseño de un programa de monitoreo ecológico	7
2.4 Muestreo dirigido a especies arbóreas particulares	7
2.5 Características de las poblaciones de especies arbóreas en bosques tropicales	8
2.6 Abundancia de las especies	9
2.7 Estructura de las poblaciones arbóreas	10
2.8 Relación especies y ambiente	10
2.9 Bosques del Sureste de Nicaragua y Norte de Costa Rica	11
2.10 Estado actual del recurso forestal en Nicaragua y el Sureste de Nicaragua	12
2.11 Consideraciones para la definición de un diseño de muestreo de especies maderables en el bosque húmedo tropical	13
3 MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1 Especies forestales incluidas en el estudio	14
3.2 Sitios de muestreo dentro del municipio de El Castillo	15
3.3 Ubicación de sitios de muestreo dentro de gradientes de fragmentación y origen del suelo	16
3.4 Muestreo de campo	20
3.4.1 Etapa 1 de muestreo	20
3.4.2 Etapa 2 de muestreo	21
3.5 Análisis de los datos	22
3.5.1 Análisis de la estructura de las poblaciones de árboles maderables	

individuales	22
3.5.2 Análisis del conjunto de árboles maderables	22
4 RESULTADOS	24
4.1 Caracterización de las poblaciones de especies maderables	24
4.2 Distribuciones diamétricas	25
4.3 CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES EN LOS SITIOS DE ESTUDIO	35
4.4 PATRONES A NIVEL DEL CONJUNTO DE ESPECIES DE ÁRBOLES	36
4.4.1 Análisis de la estructura de datos y patrones de ordenación de las especies y gradiente de origen del suelo	36
4.4.2 Análisis de variables de suelo y su relación con el conjunto de especies de árboles	38
4.5 PATRONES A NIVEL DE ESPECIES INDIVIDUALES	39
4.5.1 Relación de las abundancias de las especies con los factores de fragmentación y origen del suelo	39
4.5.2 Análisis de variables de suelo y su influencia en las especies individuales	44
5 DISCUSIÓN	48
5.1 Estructuras poblacionales y sus potenciales maderables	48
5.2 Relación de gradientes ambientales y variables ambientales con las especies maderables	51
5.2.1 Consideraciones generales	51
5.2.2 Consideraciones puntuales	53
6 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	56
7 BIBLIOGRAFIA CITADA	59
8 ANEXOS	67

RESUMEN

Para poder manejar de forma “sostenible” los recursos forestales que existen dentro de un bosque húmedo tropical, requerirá conocer con mucho detalle las complejas interacciones que ocurren entre las especies que en él habitan y a la vez las relaciones de estas especies con los componentes abióticos que le rodean a diferentes escalas espaciales. Este nivel de conocimiento parece estar aún lejos de ser alcanzado pero probablemente un buen inicio sea intentar enfocarnos en conocer las especies que mayor interés genera en el ser humano. El presente estudio estuvo dirigido a evaluar las características principales de las poblaciones de árboles maderables dentro de uno de los municipios de Nicaragua con mayor actividad maderera. Esta información es importante de cara a un manejo más sostenible de las especies de árboles en el municipio de El Castillo en Río San Juan, Nicaragua, también es importante de cara a la implementación de planes de manejo en la Reserva Biológica Indio-Maíz y Refugio Río San Juan dentro de la Reserva de Biosfera del Sureste de Nicaragua.

A partir de un intenso muestreo de campo en el municipio de El Castillo fueron identificadas en 446.81 ha las principales características de las poblaciones de 23 especies maderables. Además fueron identificadas algunas variables edáficas que influyen en las poblaciones de árboles dentro del municipio de El Castillo y sus correspondientes sectores en la Reserva Indio-Maíz, Refugio Río San Juan y en el paisaje fragmentado. Con la información de las poblaciones de árboles fue posible identificar a las especies *Dipteryx panamensis*, *Sacoglottis trichogyna* y *Vochysia ferruginea* como las especies comunes en los bosques naturales de todo el municipio. Las especies *Carapa guianensis*, *Otoba novogranatensis*, *Virola koschnyii*, *Virola multiflora* y *Virola sebifera* fueron identificadas como comunes en la mayoría de los sitios. En la mayoría de estos casos las especies presentan gran potencial de manejo forestal pero identificando en algunos de ellos debilidades en sus estructuras poblacionales que deben ser consideradas para fines de manejo de las especies. Por otra parte se identificaron las especies *Calophyllum brasiliense*, *Cedrela odorata*, *Ceiba pentandra*, Fabaceae sp, *Dussia* sp., *Laetia procera*, *Lecythis ampla*, *Manilkara zapota*, *Minquartia guianensis*, *Platymiscium dimorphandrum*, *Podocarpus guatemalensis*, *Pterocarpus rohrii*, *Swietenia macrophylla*, *Tabebuia guayacán* y *Vochysia guatemalensis* como especies no comunes dentro del municipio, resaltando a *C. pentandra*, *Dussia* sp. (Granadillo), Fabaceae sp (Coralillo). *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis* como especies susceptibles al declive de sus poblaciones.

Por otra parte fue evaluada la influencia de la fragmentación y origen del suelo en las poblaciones de especies de árboles. De tal manera fue encontrada evidencia que respalda la hipótesis de

influencia de las características ambientales y niveles de perturbación en algunas poblaciones de árboles. Sin embargo, también fue evidenciado que las respuestas de las especies a tales factores son individualizadas porque la evidencia de influencia de la fragmentación en las especies se confunde con la influencia que ejerce las características del suelo. Por otra parte se encontró que la mayoría de especies no comunes no se relacionan a las variables evaluadas en el estudio. Es importante resaltar que las escalas de recolección y análisis de los datos son importantes para obtener datos confiables de las poblaciones de árboles. Los resultados concuerdan con diversos autores en que la evaluación de datos a nivel de paisaje brinda un diagrama más preciso de poblacionales de árboles, que evaluaciones realizadas con parcelas pequeñas. Algunos elementos pueden ser tomados en cuenta para el diseño e implementación de procedimientos de monitoreo de las especies maderables en el municipio de El Castillo. Tales elementos son: (1) las especies que requieren mayor evaluación de sus poblaciones son aquellas identificadas como susceptibles a declive, en el caso del municipio de El Castillo *C. pentandra*, *Dussia* sp., *Fabaceae* sp., *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis* deben ser objeto de evaluaciones más amplias y detalladas para permitir su manejo y en función de este diseñar estrategias de monitoreo; (2) los procedimientos de evaluación y monitoreo de las especies susceptibles a declive deberían estar enfocados a evaluar árboles en todas las clases diamétricas y la regeneración, no solamente a individuos con tamaños comercialmente aprovechables; (3) la evaluación y monitoreo de las especies con baja densidad debería considerar a la población a nivel de paisaje para tener mejores muestras que evidencien la situación de la población dentro del municipio; (4) la identificación de densidades > 1 ind/ha de especies no comunes en algunos sitios debería considerar la evaluación detallada de condiciones locales y deberían ser identificadas como prioritarias para la funcionabilidad de corredores biológicos y la restauración de la cobertura natural, porque podrían funcionar como pequeñas poblaciones fuente. Aunque el presente estudio proporciona elementos útiles para el diseño y orientación de políticas de conservación y manejo de los recursos forestales es necesario tomar en cuenta que la definición de objetivos claros de la actividad forestal y de manejo de las especies forestales individuales son muy importantes, así como su buena aplicación y control.

SUMMARY

In order to 'sustainably' manage forest resources within humid tropical forests, one must understand in great detail the complex interactions that occur between the species that live within it and the relationships between these species and the abiotic components that surround them at different spatial scales. This level of understanding is far from being attained, but probably a good start would be to focus in the species of greatest interest to human beings. The present study was directed toward the evaluation of the principal characteristics of wood species within a municipality in Nicaragua with considerable logging activity. This information is important in terms of the development of more sustainable forest management of wood species in the municipality of El Castillo in Rio San Juan, Nicaragua. It is also important in terms of the implementation of management plans in the Biological Reserve Indio-Maíz and the Rio San Juan Refuge located within the Biosphere Reserve in the southeast of Nicaragua.

Based on an intense field sample in the municipality of El Castillo, the principal characteristics of the populations of 23 wood species were identified in 446.81 ha. In addition, edaphic variables were identified that influence the tree populations within El Castillo and its corresponding sectors in the Indio-Maíz Reserve, Rio San Juan Refuge and the fragmented landscape. With the information of the tree populations it was possible to identify the species *Dipteryx panamensis*, *Sacoglottis trichogyna* y *Vochysia ferruginea* as the common species in natural forests within the municipality. The species *Carapa guianensis*, *Otoba novogranatensis*, *Virola koschnyii*, *Virola multiflora* y *Virola sebifera* were identified as common in the majority of the sites. In the majority of the cases the species presented great potential for forest management but there were identified weaknesses in their population structures that should be taken into consideration in the management of the species. At the same time the species *Calophyllum brasiliense*, *Cedrela odorata*, *Ceiba pentandra*, Fabaceae sp, *Dussia* sp., *Laetia procera*, *Lecythis ampla*, *Manilkara zapota*, *Miquartia guianensis*, *Platymiscium dimorphandrum*, *Podocarpus guatemalensi*, *Pterocarpus rohrii*, *Swietenia macrophylla*, *Tabebuia guayacán* y *Vochysia guatemalensis* were identified as non-common species within the municipality. The species *C. pentandra*, *Dussia* sp. (Granadillo), Fabaceae sp (Coralillo). *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis* were especially susceptible to decline.

The influence of fragmentation and soil origin in the tree species was also evaluated. Evidence was found that supports the hypothesis of the influence of environmental characteristics and levels of disturbance in some tree populations. Nevertheless, there was evidence that the

responses of the species to such factors are individualized because the evidence of the influence of fragmentation in the species is confused with the influence of soil characteristics. It was also found that the majority of the non-common species do not respond to the variables evaluated in the study. It is important to emphasize that the scale of recollection and analysis of the data are important in order to obtain reliable data on the tree populations. The results conform with various authors in that the evaluation of the data on the landscape level offers a more precise diagram of tree populations than evaluations with small parcels. Some elements can be taken into consideration for the design and implementation of the monitoring procedures of the wood species in the El Castillo municipality. These factors are: (1) the species that require increased evaluation of their populations are those identified as susceptible to decline, in the case of the municipality of El Castillo these are *C. pentandra*, *Dussia* sp., *Fabaceae* sp., *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis* and should be the focus of more extensive and detailed evaluations in order to permit their management and in function of this design monitoring strategies; (2) the procedures of evaluation and monitoring of species susceptible to decline should be focused in evaluating trees in all diametric and regenerative classes, not only individuals with diametric classes that are commercially harvestable; (3) the evaluation and monitoring of the species with low density should consider the population on the level of landscape in order to have better sampling that evidences the situation of the population within the municipality; (4) the identification of densities > 1 ind/ha of non common species in some sites should consider the detailed evaluation of local conditions and should be identified as priorities for the functionality of biological corridors and the restoration of natural cover, because they could function as small population sources; (5) the more detailed characterization of soil types in the municipality of El Castillo should be considered as very important for the implementation of processes of restoration of the vegetative cover for the link of various forest species with types of soil. Although the present study gives useful elements for the design and orientation of conservation policy and forest resource management, it is necessary to take into consideration that the definition of clear objectives of forestry activity and the management of forest species individuals are very important, just as are its good application and control.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Hábitat de especies de estudio y su estado de conservación conocido en Nicaragua y Costa Rica	15
Cuadro 2.	Distribución de los sitios en relación a factores de estratificación del muestreo	17
Cuadro 3.	Análisis estadísticos utilizados para evaluar los patrones y vínculos entre las especies comunes, no comunes y brinzales con los gradientes y las variables ambientales	23
Cuadro 4.	Promedios de valores para cada variable de suelo. Análisis de varianza (ANDEVA $\alpha = 0.05$) y prueba de comparación de Duncan ($\alpha = 0.05$). Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes	35
Cuadro 5.	Resultados de la prueba de Mantel	39
Cuadro 6.	Resultados de las pruebas parciales de Mantel	39
Cuadro 7.	Modelos generados por regresión múltiple para las especies comunes en 20 ha	44
Cuadro 8.	Modelos generados por regresión múltiple para las especies no comunes en 446.81 ha	44
Cuadro 9.	Modelos generados por regresión múltiple para brinzales en 0.8 ha	45
Cuadro 10.	Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las variables ambientales con los ejes 1 y 2 generados por análisis canónico	46
Cuadro 11.	Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las especies comunes con los ejes 1 y 2 generados por análisis canónico	46
Cuadro 12.	Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las variables ambientales con los ejes 1 y 3 generados por análisis canónico	47
Cuadro 13.	Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las especies no comunes con los ejes 1 y 3 resultantes del análisis canónico	48
Cuadro 14.	Valores promedio de los parámetros poblacionales de árboles maderables en el municipio de El Castillo	50
Cuadro 15.	Resumen de relaciones de las especies con los gradientes y las variables ambientales	52

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Ubicación de 10 parcelas de 50 m x 50 m dentro de sitios en el paisaje fragmentado. 1: Guineal, 2: Rener, 3: Quebracho	18
Figura 2.	Ubicación de 10 parcelas de 50 mm x 50 m dentro de sitios. En el paisaje fragmentado 4: La Juana, y en el paisaje no fragmentado, 5: Indio-Maíz Cerro, 6: Indio-Maíz Lomas, 7: Indio-Maíz Caño Miguelito, 8: Refugio Río San Juan caño San Pablo	19
Figura 3.	Especies con distribución de clases diamétricas con sesgo hacia la derecha. a) <i>C. guianensis</i> , b) <i>O. novogranatensis</i> , c) <i>S. trichogyna</i> , d) <i>V. koschnyi</i> , e) <i>V. sebifera</i> , f) <i>V. ferruginea</i> , g) <i>M. guianensis</i> . De a-f son especies comunes, g es no común. Escalas diferentes entre figuras	27
Figura 4.	Especies con distribución de clases diamétricas aplanadas. a) <i>D. panamensis</i> , b) <i>L. ampla</i> , c) <i>P. rohri</i> , d) <i>L. procera</i> , e) <i>M. zapota</i> , f) <i>T. guayacán</i> , g) <i>V. guatemalensis</i> . a corresponde con una especie común de b-g son especies no comunes	28
Figura 5.	Especies demasiado escasas para caracterizar sus distribuciones diamétricas. a) <i>C. odorata</i> , b) <i>C. pentandra</i> , c) <i>Fabaceae sp.</i> , d) <i>Dussia sp.</i> , e) <i>P. guatemalensis</i> , f) <i>P. dimorphandrum</i> , g) <i>S. macrophylla</i>	29
Figura 6.	Especies con distribución de clases diamétricas en forma de montículo. a) <i>C. brasiliense</i> (no común) b) <i>V. multiflora</i> (común)	30
Figura 7.	Distribución de área basal en especies con distribuciones diamétricas sesgadas hacia la derecha a) <i>C. guianensis</i> , b) <i>O. novogranatensis</i> , c) <i>S. trichogyna</i> , d) <i>V. koschnyi</i> , e) <i>V. sebifera</i> , f) <i>V. ferruginea</i> , g) <i>M. guianensis</i> . De a-f son especies comunes, g es no común. Escalas diferentes entre figuras	31
Figura 8.	Distribución de área basal en especies con distribuciones diamétricas aplanadas. a) <i>D. panamensis</i> , b) <i>L. ampla</i> , c) <i>P. rohri</i> , d) <i>L. procera</i> , e) <i>M. zapota</i> , f) <i>T. guayacán</i> , g) <i>V. guatemalensis</i> . a corresponde con una especie común de b-g son especies no comunes. Escalas diferentes entre figuras	32
Figura 9.	Distribución de área basal en especies demasiado escasas para caracterizar sus distribuciones diamétricas. a) <i>C. odorata</i> , b) <i>C. pentandra</i> , c) <i>Fabaceae sp.</i> , d) <i>Dussia sp.</i> , e) <i>P. guatemalensis</i> , f) <i>P. dimorphandrum</i> , g) <i>S. macrophylla</i> . Escalas diferentes entre figuras	33
Figura 10.	Distribución de área basal en especies con distribuciones diamétricas en forma de montículo. a) <i>C. brasiliense</i> (no común) b) <i>V. multiflora</i> (común). Escalas diferentes entre figuras	34
Figura 11.	Diagrama de ordenación de NMS muestra la relación entre 7 especies de las comunes y 73 parcelas de 50 m x 50 m, en los ejes	

	1 y 3. Los círculos pequeños representan las parcelas y los conjuntos de seis letras son las iniciales de las especies de árboles. C. guianensis (CARAGU), D. panamensis (DIPTPA), O. novogranatensis (OTOBNO), V. koschnyi (VIROKO), V. multiflora (VIROMU), V. sebifera (VIROSE), V. ferruginea (VOCHFÉ).	37
Figura 12.	Diagrama de ordenación de NMS muestra la relación entre los 8 sitios muestreados y las especies maderables no comunes en ellos. Los cuadrados pequeños representan cada uno de los sitios y los conjuntos de letras son las iniciales de las especies de árboles. C. pentandra (CEIBPE), Fabaceae sp. (Corali), Dussia sp. (Granadi), V. guatemalensis (VOCHGU), L. ampla (LECYAM), M. guianensis (MINQGU), S. trichogyna (SACOTR), C. odorata (CEDROD), P. rohrii (PTERRO), T. guayacan (TABEGU), P. dimorphandrum (PLATDI), C. brasiliense (CALOBR), M. zapota (MANIZA), P. guatemalensis (PODOGU), S. macrophylla (SWEIMA), L. procera (LAETPRO)	38
Figura 13.	Promedios y error estándar de densidad poblacional de especies comunes influenciadas significativamente por los gradientes ambientales de fragmentación y/o origen del suelo. a) C. guianensis, b) O. novogranatensis, c) V. koschnyi, d) V. multiflora	41
Figura 14.	Promedios y error estándar de densidad poblacional de especies no comunes influenciadas significativamente por los gradientes ambientales de fragmentación y/o origen del suelo. Escalas diferentes entre gráficos. a) L. procera, b) S. macrophylla, c) M. guianensis, d) P. rohrii	42
Figura 15.	Promedios y error estándar de densidad poblacional de brinzales con influencias significativas de los gradientes ambientales de fragmentación y/o origen del suelo. a) D. panamensis, b) S. trichogyna, c) M. zapota, d) C. brasiliense, e) C. guianensis, f) O. novogranatensis	43
Figura 16.	Diagrama resultado del análisis canónico muestra la relación entre 7 de las especies comunes, 73 parcelas de muestreo y las variables ambientales, en los ejes 1 y 2	46
Figura 17.	Diagrama resultado del análisis canónico muestra la relación entre 15 especies no comunes, 1 especie común, los 8 sitios de muestreo y las variables ambientales, en los ejes 1 y 3	47

1 INTRODUCCIÓN

1.1 Preámbulo

Diversos autores señalan a los bosques húmedos neotropicales como ecosistemas de gran importancia por sus altos valores de biodiversidad (Primack *et al* 2001a, Hartshorn 2002, Brooks *et al.* 2002), de la que los humanos han hecho uso para satisfacer sus necesidades y han sido importantes para su sobrevivencia pasada, presente y futura (Weaver y Bauer 2000, Wadsworth 2000, Primack *et al* 2001b). La región Atlántica de Centroamérica ha sido identificado por Dinerstein *et al.* (1995) y Olson *et al.* (1996) con diversas singularidades biológicas relevantes, indicando los niveles de amenaza existentes para esta ecoregión. Sin embargo, en gran parte de los bosques tropicales de América actividades humanas como la agricultura, la extracción de productos y la ganadería han reducido considerablemente la cobertura vegetal natural amenazando de esta forma las poblaciones de muchas especies de flora y fauna (Bermúdez y Sánchez 2000, Weaver y Bauer 2000, Primack *et al* 2001c, Brooks *et al.* 2002). Este conjunto de elementos: gran biodiversidad, uso humano insostenible de los recursos naturales y la progresiva destrucción del bosque húmedo tropical es una realidad preocupante en muchas regiones como en el Sureste de Nicaragua (Meyrat 2001) lo cual ha llevado a establecer un sistema de áreas protegidas a nivel regional que ha evolucionado hasta lo que constituye actualmente la Reserva de Biosfera del Sureste de Nicaragua, la cual fue designada por la UNESCO en el año 2003 (MARENA 2003).

Para la designación de áreas protegidas en el Sureste de Nicaragua se requiere del cumplimiento de tres funciones principales, enfocados a: (1) contribuir a la conservación de los paisajes, los ecosistemas, las especies y la variación genética, (2) fomentar un desarrollo económico y humano sostenible desde los puntos de vista sociocultural y ecológico, (3) Prestar apoyo a proyectos de demostración, educación y capacitación sobre el medio ambiente y de investigación y observación permanente en relación con cuestiones locales, regionales, nacionales y mundiales de conservación y desarrollo sostenible (MARENA 2003). Estos enfoques requieren de investigaciones, información, herramientas e insumos técnico-científicos que permitan reforzar el sistema de normas ambientales, su aplicación, control, divulgación y educación ambiental. También debe mejorar la gestión de las áreas protegidas y justificar mediante sus implicaciones económicas a la investigación científica, contribuyendo a la economía regional y nacional (MARENA 2003).

Según Altamirano (2002) la falta de un plan general de manejo de la Reserva Indio-Maíz y su zona de amortiguamiento no permite que exista un control efectivo y un monitoreo de las actividades a favor de los recursos naturales. Si la elaboración de dicho plan fuera bien conducido, podría ayudar a canalizar conflictos, negociación y concertación. La falta de acción de los gobiernos locales ha propiciado un ambiente de ilegalidad y corrupción. En la región no existen planes de manejo forestal sostenible, dando lugar a aprovechamientos inadecuados y no existe un seguimiento y monitoreo de las acciones que se mencionan en los planes pobremente elaborados, de esta forma se pone en riesgo el bosque por la tala ilegal y el tráfico ilícito de madera. Sin embargo, el presente estudio se enmarca en la implementación del Plan de Manejo de la Reserva Indio-Maíz el cual pretende llenar los vacíos señalados anteriormente por Altamirano (2002).

1.2 Descripción del problema

Las áreas con cobertura de bosque existentes entre el Sureste de Nicaragua y Norte de Costa Rica han sido identificados como críticos para el funcionamiento de un corredor biológico que permita la existencia y mantenga viables las áreas protegidas y los ecosistemas a nivel regional (Chassot *et al.* 2001, Chassot y Monge 2002, Chassot *et al.* 2002, MARENA 2003).

Sin embargo los bosques de la zona de Río San Juan continúan sometidos a gran presión por efecto de la agricultura migratoria, colonización y ganadería extensiva que han dejado como resultado grandes áreas cubiertas de bosque secundario y pastizales (Sabogal *et al.* 2001, Perdomo 2001, Altamirano 2002, MARENA-FUNDAR 2003a, Alcaldía de El Castillo 2004). En este sentido Perdomo (2001) señala que el proceso de fragmentación en la región Sureste de Nicaragua es muy rápido y constituye una seria amenaza a las áreas de bosque, mencionando que fueron asignados permisos para aprovechamiento por un volumen de 35359 m³ durante el período 1999-2000, sin embargo, el volumen de cosecha permisible estaba estimado en el mejor de los casos, en 14074 m³/año. Ante esta situación Gutierrez *et al.* (1996) mencionan que una alternativa real que permite conciliar la producción con la conservación en la zona es el manejo de bosques naturales. Sin embargo, luego de muchos años de aprovechamiento maderero, con poco criterio silvicultural, es casi desconocido el estado actual de las especies maderables en la región del Sureste de Nicaragua. Esto último es debido a que no han sido realizados inventarios nacionales de las especies forestales del país (Meyrat 2001) y las deficiencias en la existencia e implementación de políticas forestales no ha facilitado el conocimiento actualizado de las especies maderables (Altamirano 2002).

1.3 Justificación

Dentro de un marco de manejo territorial de la Reserva de Biosfera del Sureste de Nicaragua se requiere de información actualizada de los recursos naturales existentes en la región. Entre otras cosas se requiere del establecimiento de una línea base de información ambiental. Esta información sería útil para el diseño de instrumentos de seguimiento y monitoreo de la gestión ambiental en general y de la actividad forestal en particular, por ser uno de los principales recursos naturales y actividades económicas dentro del área (FUNDAR 2002, MARENA 2003, Alcaldía de El Castillo 2004). Todo de cara a mejorar la capacidad de respuesta de las organizaciones y gobiernos locales ante la degradación del recurso forestal y ambiental de la región, lo cual sin duda es un asunto social y económico que además requiere de insumos científicos-técnicos para una adecuada implementación.

Desde el punto de vista social y político, el planteamiento de manejo de la Reserva de Biosfera representa un proceso integrado de investigación que permita fundamentar las acciones de manejo y, entre muchos aspectos, ordenar la casi caótica actividad de aprovechamiento maderero y proyectarlo hacia la economía nacional y los mercados internacionales (MARENA 2003). Esto es obvio si consideramos que algunas posibilidades económicas del manejo forestal están vinculadas con procesos de certificación, pero que requieren de un proceso de monitoreo de las actividades forestales. La propuesta de manejo y monitoreo es interesante si tomamos en cuenta que los bosques del Sureste de Nicaragua pueden ser fácilmente considerados como “Bosques de Alto Valor para la Conservación”, por contener algunas especies de flora o fauna que presentan distribución geográfica restringida a mesoamérica. Otras especies presentan valor ecológico y a la vez comercial, por su utilidad para las poblaciones locales. (Jennings *et al.* 2003, Finegan *et al.* 2004, FSC 2004). Dentro de la realidad social y política de manejo de los recursos naturales, debe también recordarse que existen procesos biológicos y ecológicos de las especies silvestres que son importantes para el mantenimiento de las actividades humanas. La función de conectividad de los bosques de la región Sureste de Nicaragua es muy importante para mantener la conectividad de todo el corredor biológico Mesoamericano. De tal manera la caracterización y evaluación del estado actual de algunas especies maderables en el Sureste de Nicaragua constituye un insumo urgente para el establecimiento de criterios técnicos y normativas para el manejo forestal del territorio. Por ejemplo Guillén (1999) y Calvo (1999) señalan que en Nicaragua para el caso de *Swietenia macrophylla* es recomendable identificar los sitios de mayor concentración y potencial comercial para ordenarlos, ya que esta especie presenta el mayor volumen extraído de los bosques latifoliados y principalmente de forma ilegal.

El presente trabajo pretende apoyar el cumplimiento de algunas funciones principales de las áreas protegidas en el Sureste de Nicaragua, porque está enfocado en aportar información

sobre biodiversidad en áreas aledañas a la Reserva Indio-Maíz. A la vez este estudio se enmarca dentro del proceso de elaboración del Plan de manejo de la Reserva Indio-Maíz, dicho plan de manejo a su vez forma parte del proceso de ordenamiento territorial de la Reserva de la Biosfera del Sureste de Nicaragua, el cual es impulsado por el Ministerio del Ambiente de Nicaragua y diferentes instancias gubernamentales y no gubernamentales con el respaldo de la cooperación Internacional presentes en Río San Juan.

1.4 Objetivos del estudio

1.4.1 Objetivo general

Establecer criterios científicos y técnicos para la elaboración de normativas legales que regulen el aprovechamiento de las principales especies forestales del Sureste de Nicaragua con base en el estado de sus poblaciones naturales.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Determinar las abundancias y las estructuras poblacionales de las especies maderables.
2. Identificar las especies comerciales potencialmente susceptibles a declive de sus poblaciones en bosques aprovechados y fragmentados.
3. Evaluar a nivel de conjunto e individual los patrones de abundancia y distribución de las especies de árboles dentro gradientes de perturbación humana y origen del suelo.
4. Evaluar el vínculo entre las especies de árboles y variables edáficas.
5. Identificar algunos aspectos para la generación de una línea base útil para el monitoreo de las poblaciones de árboles maderables comerciales en el municipio de El Castillo.

1.5 Hipótesis del estudio

Ho: No hay relación entre el tamaño y la estructura poblacional de las especies forestales con las características ambientales y de perturbación.

H1: Las especies forestales presentan diferentes patrones y estructuras poblacionales que responden a diferentes gradientes ambientales y niveles de perturbación.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Problemática del manejo y conservación de biodiversidad en la región Sureste de Nicaragua

Aunque el presente estudio está enfocado a la evaluación de aspectos científico-técnicos de las especies forestales del municipio de El Castillo, es necesario indicar que la problemática del manejo de las especies y los bosques de la región no obedece a aspectos científicos. Nygren (2004) hace un análisis del conflicto entre la protección y la explotación de los recursos naturales en la región de la Reserva Biológica Indio-Maíz, como un ejemplo de amplios conflictos entre la preservación de la vida silvestre y la estrategia de vida de los habitantes. Dentro de esta rivalidad menciona los vínculos entre amplios procesos políticos-económicos y el discurso de desarrollo ambiental. Donde el esfuerzo por los diferentes actores está enfocado a lograr el acceso y control sobre los recursos naturales, con los habitantes locales esforzándose cada día por su sobrevivencia y la justicia social en el borde de la Reserva Indio-Maíz. En este sentido señala que políticas de conservación no excluyentes de las comunidades locales representan las más factibles y socialmente justas. Altamirano (2002) detalla sobre la visión, actitudes y percepción de los campesinos sobre el uso del recurso bosque en las comunidades aledañas a la Gran Reserva Indio-Maíz. En su análisis refleja la desvinculación de los productores dueños de finca con el resto de los sectores involucrados. Además menciona una baja calidad de diálogo y las diferencias entre las agendas de trabajo y estrategias de acción de los diferentes actores. Esto resulta en el poco conocimiento que los productores tienen sobre leyes y regulaciones ambientales y el hecho de que se sientan libres de tomar las decisiones que más le convienen sobre el futuro de los recursos naturales. Además tipifica los sistemas productivos como tradicionales e incipientes con una limitada comercialización. Todo esto se refleja en el manejo de las fincas, siendo desfavorable al manejo sostenible y la conservación de los recursos naturales, con una cultura arraigada a la ganadería y el cultivo de granos básicos, evidenciando una falta de vocación forestal.

Por otro lado Altamirano (2002) menciona que las limitaciones gerenciales y administrativas en las organizaciones con fines de lucro productivo no permiten el desarrollo de la autogestión y la capacidad de organización, percibiendo el manejo integral de finca como alternativa a largo plazo y sin beneficios económicos. Los análisis desarrollados por Nygren (2004) y Altamirano (2002) ponen en evidencia las dificultades que implica el manejo y conservación de la biodiversidad.

2.2 Importancia del monitoreo ecológico en la región del Sureste de Nicaragua

Como fue indicado en el capítulo anterior, la claridad y consistencia de los objetivos de manejo de los recursos son claves para el buen manejo y la conservación de la biodiversidad. En este sentido Finegan *et al.* (2004) identifican que el manejo de la biodiversidad constituyen un ciclo donde los objetivos y los métodos de manejo se deben ajustar de acuerdo a los resultados del manejo y su relación con los objetivos iniciales. De tal manera Finegan *et al.* (2004) y Jennings *et al.* (2003) proponen la implementación de procesos de monitoreo como elemento importante dentro del manejo de recursos forestales y la conservación de los altos valores de conservación. Finegan *et al.* (2004) señalan que dentro del monitoreo se debe considerar que los bosques bien manejados pueden ser relevantes en la conservación de la biodiversidad la cual juega un papel importante en el mantenimiento de los procesos ecológicos.

El monitoreo ecológico en los bosques tropicales últimamente ha sido impulsado mediante los procesos de certificación de la producción y la actividad forestal. Sin embargo en términos generales continua siendo un punto débil, porque hasta el momento los lineamientos de dichos monitoreos han sido imprecisos para enfrentar la complejidad de la biodiversidad y lograr un monitoreo que sea práctico y relevante (Finegan *et al.* 2004, Sheil *et al.* 2004, MARENA 2001). A partir de esta debilidad Finegan *et al.* (2004) proponen lineamientos básicos con la intención de facilitar y mejorar los procesos de monitoreo ecológico del manejo forestal, a la vez relacionado a diversos procesos sociales y económicos del manejo de los recursos naturales.

El presente estudio retoma algunos aspectos relacionados al monitoreo ecológico porque puede considerarse como punto inicial de un proceso de monitoreo más amplio de la actividad forestal en la región del Sureste de Nicaragua. La evaluación del estado actual de las especies maderables aportará insumos para establecer una línea base que apoye su monitoreo en el futuro, es decir una referencia en el tiempo. De tal manera, el monitoreo de las especies forestales en el Sureste de Nicaragua puede ser importante para identificar aquellas especies que por presión de extracción pueden reducir sus poblaciones y hacerlas susceptibles a declive. Por otra parte, el monitoreo puede identificar los niveles de aprovechamiento “adecuado” de las especies y funcionar como sistema de “alerta temprana” para prevenir la “sobreeplotación”, es decir redefinir con algún fundamento técnico las prácticas forestales. También se podría, con algún criterio técnico, reducir o eliminar la presión de aprovechamiento sobre algunas especies o incluso implementar acciones de manejo como procesos de restauración de algunas poblaciones o de algunas áreas dentro del paisaje. En todo caso lo importante sería introducir a la biodiversidad y su monitoreo como un concepto operacional del manejo forestal.

2.3 Decisiones para el diseño de un programa de monitoreo ecológico

Clark & Clark (1992) y Gallego & Finegan (2002) reportan que algunas de las especies incluidas en este estudio presentan tamaños poblaciones pequeñas, y/o con estructuras que las podrían incluir dentro de especies con susceptibilidad a declive a nivel local, debido a la cosecha. Algunos autores asignan para Costa Rica niveles de amenaza a varias de las especies incluidas en el estudio (Sanchez-Vindas y Poveda 1997, Jiménez 1993, Jiménez 1998). En tal sentido Finegan *et al.* (2004) indican que las actividades de monitoreo dirigidas a especies individuales de interés deberían considerarse cuando las especies que son regionalmente endémicas o identificadas como amenazadas o en peligro de extinción. También señalan que las especies de árboles cuyas poblaciones tienden a ser amenazadas por la cosecha son a menudo raras en el bosque y por consiguiente difíciles de monitorear. De tal manera Sheil *et al.* (2004) y Finegan *et al.* (2004) puntualizan que tales especies deben ser consideradas particularmente en la implementación de programas de monitoreo, o retomar el principio de precaución y vedarlas.

Por otra parte los impactos del manejo en las poblaciones de especies de plantas pueden ser directos, debido a la cosecha de individuos y su destrucción durante la cosecha, o indirectos (Sabogal *et al.* 2001, Sabogal *et al.* 2001a, Finegan *et al.* 2004) debido a la respuesta de los procesos ecológicos en las poblaciones y a los cambios ocasionados en el ambiente forestal. De tal forma debería considerarse el monitoreo de las poblaciones si existen razones para creer que éstas son vulnerables al declive y extinción local (Guillén 1999, Finegan *et al.* 2004). Estas especies a menudo son especies de un alto valor, y tienden por lo tanto a ser bien conocidas por el personal de campo; además, hay información publicada sobre ecología y silvicultura de diferentes especies (Guariguata 1998, Guariguata 1999). Técnicas relativamente simples para la determinación del reclutamiento, crecimiento y mortalidad puede ser usadas en la ejecución del planeamiento, análisis e interpretación del monitoreo (Prodan *et al.* 1997, Snook 1994, Sabogal *et al.* 2001, Finegan *et al.* 2004).

2.4 Muestreo dirigido a especies arbóreas particulares

Clark y Clark (1992) y Gullison *et al.* (1996) intentando evaluar especies con baja abundancia muestrearon áreas grandes con el propósito de obtener un tamaño de muestra lo suficientemente grande para el análisis, usando técnicas similares a aquellas utilizadas en los censos para la planificación del aprovechamiento (Snook, 1994, Hutchinson 1993, Pinelo 2000, Finegan *et al.* 2004) ubicando en mapas los individuos de las especies de interés. La condición de una especie hace que el monitoreo sea un requisito si se considera su cosecha –por ejemplo, si la

especie ha sido identificada como de Alto Valor para la Conservación, o si se encuentra en alguna categoría que requiera de medidas para su protección (Finegan *et al.* 2004).

Es conocido que el manejo del bosque puede cambiar la composición de las especies de árboles, y de esta forma, afectar la sostenibilidad ecológica de la especie (y probablemente del bosque) y la importancia comercial y de conservación (Gullison *et al.* 1996, Guariguata 1998, Sabogal *et al.* 2001, Sabogal *et al.* 2001a). Esto por cuanto el manejo puede cambiar los niveles de luz que afecta aspectos como el crecimiento y la sobrevivencia de los árboles jóvenes, la producción de frutos y semillas y germinación de semillas en el suelo.

Las especies de árboles tropicales pueden clasificarse con respecto a los requerimientos de luz para regenerarse y crecer; así se establecen gremios de especies tolerantes e intolerantes a la sombra, lo cual está relacionado con longevidad y calidad de madera de las especies y las proporciones relativas de árboles de los diferentes gremios varían dependiendo del tipo y grado de perturbación del bosque (Gallego 2002).

Consideraciones de los requerimientos ambientales de las especies de árboles son retomados en la metodología empleada por Gullison *et al.* (1996) quienes evaluaron la susceptibilidad de *Swietenia macrophylla* al sobremadereado porque sus poblaciones frecuentemente están conformadas por uno o pocos cohortes, además señalan que la regeneración natural de dicha especie podría estar concentrada en áreas específicas, en función de los semilleros remanentes. Por otra parte Clark y Clark (1992) evaluaron las características individuales de árboles emergentes y de dosel (*Lecythis ampla* y *Dipteryx panamensis*, entre otros) para identificar patrones de respuesta de dichas especies a un nivel de paisaje, este último estudio implicó una búsqueda intensiva en bosque primario en un área de 150 ha con diferentes tipos de cobertura.

2.5 Características de las poblaciones de especies arbóreas en bosques tropicales

El conocimiento de las abundancias, estructuras poblacionales, relación especie-ambiente es de trascendental importancia para el análisis de la viabilidad de las poblaciones de algunas especies comerciales en el trópico húmedo. La información referente a las poblaciones de interés en este estudio fue muy importante para la definición de los aspectos metodológicos del presente estudio y además apoya la interpretación de los resultados. Algunos trabajos relevantes para la evaluación de las poblaciones en la región Sureste de Nicaragua han sido desarrollados en la Isla de Barro Colorado en Panamá, en La Selva y el corredor San Juan-La Selva en Costa Rica y en la Amazonía. Al respecto se consultaron los trabajos de Foster y Hubell (1986), Clark y Clark (1992),

Condit *et al.* (1992), Condit *et al.* (1995), Gullison *et al.* (1996), Pitman *et al.* (1999), Welden *et al.* (1991), Gallego (2002), Gallego y Finegan (2004) quienes han estudiado diversos aspectos sobre las características de las poblaciones de especies arbóreas en bosques tropicales. En la mayoría de los estudios se analiza e identifica patrones del tamaño y la estructura de las especies de árboles y su vínculo con el ambiente. De tal manera Foster y Hubell (1986) en un censo en una parcela de 50 ha en Barro Colorado, Panamá encontraron que los árboles adultos con alturas entre 10-30 m constituyeron el 17% del total y árboles con altura mayor a 30 m incluyeron el 27% del total de árboles. Además señalan que de las 303 especies 19% son arbustos, 20% arbolitos, 26% árboles medianos y 35% árboles grandes. También señalan que de las 303 especies, 67 están representados por menos de 10 tallos y 25 especies están representadas por un solo tallo en 50 ha. Por su parte Pitman *et al.* (1999) en Perú encontraron que el 88% de las especies ocurrieron a densidad < 1 ind/ha a lo largo de una red de parcelas, al menos la mitad ocurrió en algún sitio con una densidad mayor a 1.5 ind/ha. Estos datos ejemplifican la gran variedad de tamaños y estructuras de las poblaciones de árboles en los bosques húmedos tropicales y nos lleva a considerar en la metodología, para la evaluación del estado de la especies maderables de El Castillo, la existencia de especies con tamaños de poblaciones grandes y pequeñas.

2.6 Abundancia de las especies

Para evaluar el estado de las especies maderables en el municipio de El Castillo y describir la estructura de las poblaciones es necesario definir los términos referidos a especies de árboles “comunes-no comunes”, de “baja o alta abundancia”, “escasas-abundantes” que son utilizados de forma subjetiva por los diferentes investigadores, tal es el caso de Foster y Hubell (1986) o Condit *et al.* (1995). Otros autores definen su idea de abundancia de las especies estableciendo cantidades definidas por hectárea. Clark y Clark (1992) usan las categorías de especies rara (≤ 1 ind/ha de 10 cm de DAP) o escasa (0.25 ind/ha). Gallego y Finegan (2004) utilizan como criterio la cantidad de 1 árbol/ha para separar las especies comunes de las poco comunes similar al criterio usado por Pitman *et al.* (1999) en el que con el mismo valor diferencia “localmente escasa en cualquier lado” de “localmente abundante en algún sitio”. Welden *et al.* (1991) utilizan categorías similares en un estudio de sobrevivencia, crecimiento y reclutamiento de brinzales asignando las categorías: común (>10 brinzales/ha), raro (<1 brinzal/ha), ocasional (1-10 brinzal/ha). Por su parte Condit *et al.* (1995) en un estudio realizado en la misma parcela de Hubell y Foster (1986) señalan que la mayoría de las especies comunes y no comunes presentaron una distribución con muchos más juveniles que adultos. Sin embargo encontraron algunos casos de especies con más individuos grandes que pequeños. En otros análisis Gallego (2002) y Gallego y Finegan (2004) encontraron evidencia de la baja densidad de varias especies, entre ellas *Lecythis ampla*, y mayor abundancia de otras como *Carapa guianensis*, ambas especies incluidas dentro del actual estudio.

2.7 Estructura de las poblaciones arbóreas

Finegan (1996) y Gallego & Finegan (2004) mencionan dos patrones de estructuras poblacionales de árboles. El primero corresponde a la distribución de “J” invertida, típica de poblaciones disetáneas de esciófitas o generalistas en bosques naturales primarios y heliófitas en ciertas etapas de la regeneración en sitios perturbados. El segundo patrón corresponde a distribuciones de forma aplanada, características de heliófitas durables en bosques naturales.

Gallego & Finegan (2004) indican que aún se requiere de trabajo adicional para determinar por qué la proporción de los individuos de la población de algunas especies como *Lecythis ampla* en clases diamétricas menores es inferior a la esperada, de tal forma que no presentan una distribución de clases diamétricas en forma de “J” invertida. Entre las especies que presentaron una estructura poblacional de forma aplanada encontraron a *Dipteryx panamensis*. Una explicación ecológica de las formas de las distribuciones de clases diamétricas es brindada por Clark y Clark (1992) que atribuyen algunos aspectos estructurales de las poblaciones a preferencias de las especies en sus estados juveniles por algunos micrositios, indicando que pocos brinzales de algunas especies pueden ser encontrados en claros. También señalan que para *Dipteryx*, *Lecythis* y *Minquartia* al menos la mitad de los individuos de la regeneración fueron encontrados en “bosque maduro”, mostrando también incremento en la proporción de la regeneración en claros o micrositios “en construcción” con el incremento del tamaño. Clark y Clark (1992) encontraron que las tasas de mortalidad de seis especies de árboles declinaron con el incremento de los rangos de tamaño en los juveniles.

2.8 Relación especies y ambiente

Clark y Clark (1992) encontraron evidencia de la relación entre *L. ampla*, *M. guianensis* y *D. panamensis* con la cantidad de iluminación de copa para árboles pequeños. Además encontraron que todos los árboles mostraron capacidad para crecer significativamente en altura y diámetro con pequeños incrementos de luz. Los individuos en la categoría de brinzales, latizales y fustales presentaron la habilidad para sobrevivir por períodos de 4 años sin crecimiento y con muy bajas tasas de mortalidad.

Pitman *et al.* (1999) desarrollaron un análisis de la distribución y abundancia de las especies de árboles en tres escalas espaciales. En su estudio utilizaron parcelas de diferentes tamaños ubicadas en diferentes tipos de bosques incluyendo una área de 36.37 ha dentro de 400 km², en la amazonía Peruana. Ellos encontraron que la mayoría de las especies están ampliamente distribuidas geográficamente, además indican que de 15-26% de especies parece

estar restringida a un solo “tipo de bosque”. Estos autores definen “tipo de bosque” en función de la formación y estado actual de los meandros formados por el Río “Manu”.

En varios estudios, principalmente Pitman *et al.* (1999), se menciona la necesidad de ampliar el análisis de la distribución de los árboles a diferentes escalas espaciales; en consecuencia las metodologías de los estudios han estado adecuadas a diferentes escalas, por ejemplo: censos en parcelas de gran tamaño (Foster y Hubbell 1986, Welden *et al.* 1991, Condit *et al.* 1992, Condit *et al.* 1995), censos de árboles en el paisaje (Clark y Clark 1992), muestreos en parcelas dentro de un paisaje (Gullison *et al.* 1996, Gallego y Finegan 2004), o combinación de diferentes escalas (Pitman *et al.* 1999). Desde el punto de vista metodológico varios estudios parecen sugerir la necesidad de abordar de forma diferenciada a las especies comunes y raras, lo cual es enfatizado en preguntas generadas por Pitman *et al.* (1999). En este sentido especies que son raras en un sitio no necesariamente son raras en otro, tal como lo muestra Foster y Hubbell (1986) y Pitman *et al.* (1999).

La variabilidad de abundancia de las especies en los sitios es atribuida a diversas razones, Pitman *et al.* (1999) muestran distribuciones agrupadas y locales de árboles tropicales que pueden atribuirse a invasiones recientes de las especies, dispersión limitada de unos pocos adultos, o una combinación de dichos factores. Clark *et al.* (1999) y Gallego (2002) relacionan la distribución de las especies de árboles a factores edáficos. Otros autores (Finegan & Delgado 2000) señalan mecanismos de dispersión como la lluvia de semillas como factor influyente de la abundancia de especies. Condit *et al.* (1992) mencionan una combinación de procesos ecológicos que involucran competencia entre árboles, acción de herbívoros y efecto de patógenos que favorece a unas especies sobre otras. Factores como la influencia de factores edáficos son identificados como importantes para la determinación de patrones florísticos a escala de paisaje (Clark *et al.* 1998, Clark *et al.* 1999, Tuomisto *et al.* 2003a, Tuomisto 2003).

Clark *et al.* (1999) encontraron que 33 especies mostraron alguna asociación con el tipo de suelo. Foster y Hubbell (1986) sugieren algún tipo de especialización, pero Pitman *et al.* (1999) señalan que la mayoría de especies de árboles en la amazonía son de hábitat generalista.

2.9 Bosque del Sureste de Nicaragua y Norte de Costa Rica

Los bosques de la cuenca del río San Juan han sido evaluados estructural y dinámicamente los cuales están asociados a características ambientales: suelo, paisaje y perturbación (Boucher 1994, Finegan *et al.* 1999, Finegan y Delgado 2000, Sabogal *et al.* 2001,

Castillo y Camacho 2001, Gallego 2002, Perdomo 2001, Ramos 2004) en muchos de los casos enfatizando el potencial forestal de dichas áreas y especies.

Para el caso del municipio de El Castillo Perdomo (2001) caracterizó los bosques describiéndolos según la predominancia de especies de árboles en cuatro tipos: bosques de *Pentaclethra*, bosques de *Brosimum-Anacardium*, bosques de *Astrocarium* y bosques de *Dipteryx*. Según Perdomo (2001), Ramos (2004) la distribución de estos “tipos de bosque” en el paisaje responde a la profundidad y el drenaje de los suelos. Además Perdomo (2001) señala que no se cuenta con datos de las clases diamétricas más pequeñas (< 10 cm de DAP) para el municipio de El Castillo, razón por la cual no ha sido posible caracterizar la regeneración y sus implicaciones para el manejo.

2.10 Estado actual del recurso forestal en Nicaragua y el Sureste de Nicaragua

Poco se conoce del estado actual del recurso forestal en Nicaragua. Los últimos esfuerzos estuvieron enfocados a hacer un diagnóstico del estado actual de *Swietenia macrophylla* desarrollados por CCT (1999) y Weaver & Bauer (2000) en los cuales se reconoce que es muy difícil identificar con certeza la situación de *Swietenia macrophylla* en Mesoamérica en general y en Nicaragua en particular. Guillén (1999) y Weaver y Bauer (2000) consideran que utilizando como parámetro las áreas con remanentes de cobertura vegetal natural se puede afirmar que se ha perdido gran parte de dicho recurso. Además el programa del corredor biológico mesoamericano ha hecho algunos mapas de cobertura forestal, sin efectuar un análisis de la condición de los bosques el cual podría indicar que la situación es peor de lo que la literatura indica.

Posteriores evaluaciones indirectas y muy generales realizadas por MARENA (2001) en el marco de la elaboración de la estrategia nacional de biodiversidad señalan que las poblaciones de algunas especies de valor maderable han sido muy reducidas. A la vez señala que es necesario desarrollar acciones prioritarias para la conservación de la biodiversidad y utilizar los recursos vegetales como recursos económicos con un enfoque integral, combinando aspectos de políticas institucionales, científico-técnicos y económicos. Considerando que se requiere con urgencia hacer un inventario de partida (línea base) lo más exhaustivo posible con la información existente de las especies vegetales con que cuenta Nicaragua.

2.11 Consideraciones para la definición de un diseño de muestreo de especies maderables en el bosque húmedo tropical

El presente estudio retomó las opciones básicas de muestreo por parcelas y muestreo especial para la evaluación de especies individuales planteadas en Finegan *et al.* (2004). Esta decisión responde a las características de abundancia de las especies arbóreas en bosques húmedos tropicales, en cuanto a poblaciones con “baja abundancia” y poblaciones con “alta abundancia”, como es señalado en Clark y Clark (1992), Condit *et al.* (1995) y Gullison *et al.* (1996), Gallego (2002), Gallego y Finegan (2004) quienes retomaron el criterio de Pitman *et al.* (1999) para definir un umbral de escasez local. Dichos estudios evidenciaron que debíamos considerar en el muestreo especies de árboles comunes (> 1 ind/ha) y especies de árboles no comunes (≤ 1 ind/ha).

Clark *et al.* (1998) y Clark *et al.* (1999) evidencian muchos elementos necesarios para analizar la distribución de árboles. Estos autores consideran las variaciones edáficas dentro de las escalas a nivel de paisaje como punto fundamental para entender la distribución de los árboles del trópico húmedo. Por su parte Tuomisto *et al.* (2003a) y Tuomisto *et al.* (2003b) evidencian que es necesario aumentar la escala a nivel de paisaje para entender mejor los patrones florísticos en el bosque húmedo tropical. De tal manera la definición de un diseño de muestreo de especies maderables en el bosque húmedo tropical debería ser definido utilizando diferentes fuentes de información científica y datos relacionados a las características del paisaje. Además debería identificar gradientes ambientales en las áreas de bosque (intervención humana y edáficos). Dependiendo del objetivo del estudio puede realizarse una selección de los tipos de cobertura predominantes en el paisaje para aumentar la eficiencia del muestreo. En este sentido el efecto de la estratificación debería implicar una reducción del error de estimación para la población, como resultado de una menor variabilidad entre muestras dentro de los estratos, en comparación con la varianza alta que se podría encontrar entre individuos de una población sin estratificar. Mientras más pequeña sea la variación dentro de los estratos, mejor sería la estimación con estratificación (Prodan *et al.* 1997, Louman *et al.* 2001, Perdomo 2001).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Especies forestales incluidas en el estudio

Las 23 especies incluidas en este estudio (Cuadro 1) son aquellas que presentan mayor presión de extracción por parte de los madereros en el municipio de El Castillo (Perdomo 2001, Alcaldía de El Castillo 2004 y comunicación personal de los propietarios). Algunas de estas especies han sido identificadas por diversos autores como amenazadas (Jiménez 1993, Sánchez-Vindas y Poveda 1997, Jiménez 1998, CCT 2000, Meyrat 2001, Stevens *et al.* 2001), sin embargo no describen los criterios utilizados para asignar tales niveles de amenaza; esto puede ser explicado porque no existen datos confiables que describan las características principales de las poblaciones de árboles. Hasta el momento uno de los pocos estudios que ha evaluado poblaciones de árboles con un nivel de confiabilidad dentro de la cuenca del río San Juan fue desarrollado por Gallego y Finegan (2004) quienes evaluaron algunas especies con poblaciones susceptibles a declive por el aprovechamiento de madera. El interés del presente estudio por evaluar especies particulares responde a que los aprovechamientos madereros han estado enfocados en pocas especies con gran valor comercial (Snook 1994, Carrera 1996, Gullison *et al.* 1996, Calvo 1999, Guillén 1999, Guillén 1999a, CCT 2000, Weaver y Bauer 2000, Meyrat 2001, Sabogal *et al.* 2001). En la zona de El Castillo las especies maderables han sido aprovechadas bajo el único criterio de cumplir con el diámetro mínimo de corta establecido por la ley y con planes de manejo poco controlados por las autoridades locales.

Cuadro 1. Hábitat de especies de estudio y su estado de conservación conocido en Nicaragua y Costa Rica.

Especie	Hábitat	Estado de conservación	Estado de abundancia conocido
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Árbol de dosel o emergente de crecimiento lento (a)	Desconocido	Común (g)
<i>Carapa guianensis</i>	Árbol de dosel o emergente de lento o muy lento crecimiento, tolerante a la sombra (a)	Desconocido	Común (g)
<i>Cedrela odorata</i>	Árbol de dosel, heliófito durable (b)	Vulnerable (f)	Común (g)
<i>Ceiba pentandra</i>	Árbol emergente (c)	Vulnerable (f)	Común (g)
<i>Hymenolobium mesoamericanum</i>	Árbol emergente con tasa de crecimiento desconocida	Desconocido	Baja (i)
<i>Dipteryx panamensis</i>	Árbol de dosel o emergente (a) de moderado crecimiento (d)	Vulnerable (f)	Común (g)
Dussia sp. (conocida localmente como Granadillo)	Árbol de dosel (e) con tasa de crecimiento desconocida	Desconocido	Desconocido
<i>Laetia procera</i>	Árbol de dosel o emergente, pionero de larga duración de lento crecimiento (a)	Desconocido	Rara (g)
<i>Lecythis ampla</i>	Árbol de dosel o emergente de moderado (a) con tasa de crecimiento lento (d)	Vulnerable (f)	Baja (h)
<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	Árbol emergente (e) con tasa de crecimiento desconocido	Desconocido	Común (g)
<i>Manilkara zapota</i>	Árbol del dosel (c) con tasa de crecimiento desconocido	Desconocido	Desconocido
<i>Minquartia guianensis</i>	Árbol de dosel o emergente de lento o muy lento crecimiento (a, d)	Vulnerable (f)	Rara (g)
<i>Otoba novogranatensis</i>	Árbol de dosel o emergente de crecimiento moderado (a)	Desconocido	Común (g)
<i>Podocarpus guatemalensis</i>	Árbol del subdosel (e) de crecimiento no determinado	Peligro crítico (f)	Común (g)
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Árbol de dosel (e)	Desconocido	Común (g)
<i>Sacoglottis trichogyna</i>	Árbol del dosel (e) esciófito de crecimiento no determinado	Vulnerables (f)	Común (h)
<i>Swietenia macrophylla</i>	Árbol de dosel (e) de crecimiento no determinado	Peligro crítico (f)	Común (g)
<i>Tabebuia guayacan</i>	Árbol emergente (observación personal), Heliófita durable (b)	Vulnerable (f)	Desconocido
<i>Virola koschnyii</i>	Árbol de dosel o emergente de crecimiento de lento a rápido, tolerante a la sombra (a)	Desconocido	Común (g)
<i>Virola multiflora</i>	Árbol del subdosel (e)	Desconocido	Común (g)
<i>Virola sebifera</i>	Árbol de dosel o emergente de crecimiento lento y tolerante a la sombra (a, d)	Desconocido	Común (g)
<i>Vochysia ferruginea</i>	Árbol de dosel de muy rápido crecimiento (c).	Desconocido	Común (c)
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Árbol de dosel (e)	Desconocido	Común (g)

a: Finegan et al. 1999, b: Ferreira et al. 2002, c: Vandermeer et al. 1997, d: Clark & Clark 1992, e: observación personal f: Chavarria et al. (2005), g: Stevens et al. (2001), h: Gallego y Finegan (2004), i: Zamora (2000)

3.2 Sitios de muestreo dentro del municipio de El Castillo

El estudio fue realizado en el municipio de El Castillo (Anexo 1) ubicado en la cuenca del río San Juan, considerada la más grande de Centroamérica, con 38,500 km² (OEA 1997, Anexo 2). Esta cuenca drena hacia el mar Caribe. El municipio tiene una extensión de 1,656 km² y es parte de la región del sureste de Nicaragua, fronteriza con Costa Rica (Alcaldía de El Castillo 2004). Se ubica entre los 11° 24'00" de latitud norte y los 84° 26' 10" de longitud oeste. Según Perdomo (2001) en este municipio predomina el bosque secundario (48.5%), seguido de bosque primario (28.8%) presentando un gradiente de fragmentación, a nivel de paisaje, que va de menor fragmentación en el sector este, en Reserva Indio-Maíz y Refugio de vida Silvestre Río San Juan, hacia un paisaje de bosque muy fragmentado en el oeste del municipio. Aunque no está

documentado cronológicamente, se conoce que se realizaron aprovechamientos selectivos de madera hace 30 años en el paisaje fragmentado y en áreas del Refugio de Vida Silvestre Río San Juan. El proceso de fragmentación en el sector oeste del municipio fue acelerado hace 15 años aproximadamente. De tal manera en este estudio asumimos la existencia de un gradiente de fragmentación indicado por Perdomo (2001) incluyendo este factor de fragmentación con dos niveles (fragmentado y no fragmentado).

Según Astorga (1994) y Obando et al. (1994) el sector sureste de Nicaragua incluye áreas de origen terciario en áreas de cerros y lomas altas (antiguas islas de origen volcánico), también existen áreas de origen cuaternario en lomas bajas y terrenos planos (áreas planas u onduladas resultado de la erosión y deposición de materiales provenientes de las formaciones terciarias). En este sentido también podríamos asumir que existe heterogeneidad de tipos de suelos dentro del municipio. En nuestro estudio incluimos el factor de origen del suelo en dos niveles: sedimentario y no sedimentario. Estos niveles pueden identificarse a nivel general a través de la topografía del terreno y la presencia de afloramientos rocosos. Para este estudio son designados como suelos no sedimentarios aquellos ubicados en cerros o lomas altas que presentan afloramientos de rocas. Los suelos sedimentarios son asignados a aquellos ubicados en terrenos planos no inundables o de lomas bajas. El interés por incluir estos dos factores en los sitios de muestreo requirió la utilización de las hojas cartográficas relativas al municipio de El Castillo (INETER 1988). También fueron realizadas consultas con las autoridades y organizaciones locales sobre los sitios con mayor cobertura de bosque dentro del paisaje fragmentado. Además se realizó una comprobación de campo de las características de las áreas de interés.

Algunos de los bosques en los sitios incluidos presentaron afectación por actividades humanas. En algunos sitios del paisaje fragmentado ha habido aprovechamientos selectivos de madera de hace más de 20 años (Quebracho) y recientes con menos de 5 años (La Juana, Guineal y Rener). En cambio en áreas del Refugio de Vida Silvestre Río San Juan se conoce que hace 30 años o más se realizaron algunos aprovechamientos selectivos de madera (com. pers. de propietarios de fincas). De los sitios en la Reserva Biológica Indio-Maíz no hay referencia histórica de intervención humana y los antiguos habitantes de la zona indican que en dichos sitios nunca ha habido aprovechamiento maderero de ningún tipo.

3.3 Ubicación de sitios de muestreo dentro de gradientes de fragmentación y origen del suelo

La ubicación de los sitios de muestreo dentro de gradientes en el municipio de El Castillo intentó abordar las poblaciones de árboles a escala (1) de sitios y (2) de paisaje, intentando

obtener datos confiables de las estructuras poblacionales de las especies maderables. La existencia de un gradiente de origen de suelo y otro de fragmentación del bosque llevó, en primer lugar, a preseleccionar a partir de la hoja cartográfica áreas que según su topografía se esperaba que fueran de origen sedimentario y otros no sedimentarios.

De todas las áreas preseleccionadas en la hoja cartográfica, ocho sitios fueron confirmados en campo con las características topográficas deseadas y con áreas de bosque de aproximadamente 50 ha. Para efecto de los análisis estadísticos estos sitios representaron dos gradientes o factores (fragmentación y origen del suelo) cada uno con 2 niveles (Fragmentado-No fragmentado y Sedimentario-No sedimentario). Los sitios seleccionados fueron: Guineal (con 51.58 ha), Rener (66.12 ha), Quebracho (60.62 ha), La Juana (52.27), Indio-Maíz Cerro (50.75 ha), Indio-Maíz Lomas (49.45 ha), Indio-Maíz Caño Miguelito (50.28 ha), Refugio de Vida Silvestre Río San Juan Caño San Pablo (65.44 ha) (Cuadro 2, Figura 1 y 2).

Cuadro 2. Distribución de los sitios en relación a factores de estratificación del muestreo.

FACTORES	ORIGEN DEL SUELO		
	Niveles	No sedimentario	Sedimentario
FRAGMENTACIÓN	Fragmentado	-Quebracho, -Guineal	-La Juana, -Rener
	No fragmentado	-Indio-Maíz Cerro, -Indio-Maíz Caño Miguelito	-Indio-Maíz Lomas, -Refugio Río San Juan Caño San Pablo

Con los datos de límites y extensión de cada sitio de muestreo fue posible predefinir a partir de la hoja cartográfica (INETER 1988) y ubicar mediante unidades de GPS (Garmin 12), 10 parcelas temporales de muestreo en cada sitio. Cada parcela fue de 50 m x 50 m y fue utilizada para la evaluación de las especies de árboles maderables seleccionados con dap \geq 5 cm. A la vez fue ubicada una parcela de 10 m x 10 m para evaluar árboles pequeños (brinzales) con dap < 5 cm. Para los análisis estadísticos, estas parcelas temporales corresponden con las unidades de muestreo de especies comunes (con densidad > 1 ind/ha) y brinzales respectivamente. En el paisaje fragmentado la forma irregular de los parches de bosque obligó a establecer las parcelas dentro de cada sitio de acuerdo a la forma del fragmento de bosque, mediante coordenadas Universal Transverse Mercator (UTM) y con una distancia mínima de 200 m entre parcelas. De tal manera algunas fueron ubicadas dentro de áreas de borde de los sitios que en algunos casos presentaron entrada de fuegos y/o colindaron con áreas de cultivo y/o potreros. El distanciamiento de las parcelas fue con la intención de lograr independencia de los datos de parcelas. En el paisaje no fragmentado la forma y el tamaño de los sitios de muestreo fueron predefinidos en la hoja cartográfica, asignándoles una forma rectangular, 500 m x 1000 m (50 ha) aproximadamente. Esto

permitted locating in each site the 10 sampling plots in a straight line, with minimum distance between plots of 200 m in UTM coordinates (Figures 1 and 2).

Figure 1. Location of 10 sampling plots of 50 m x 50 m within sites in the fragmented landscape. 1: Guineal, 2: Rener, 3: Quebracho.

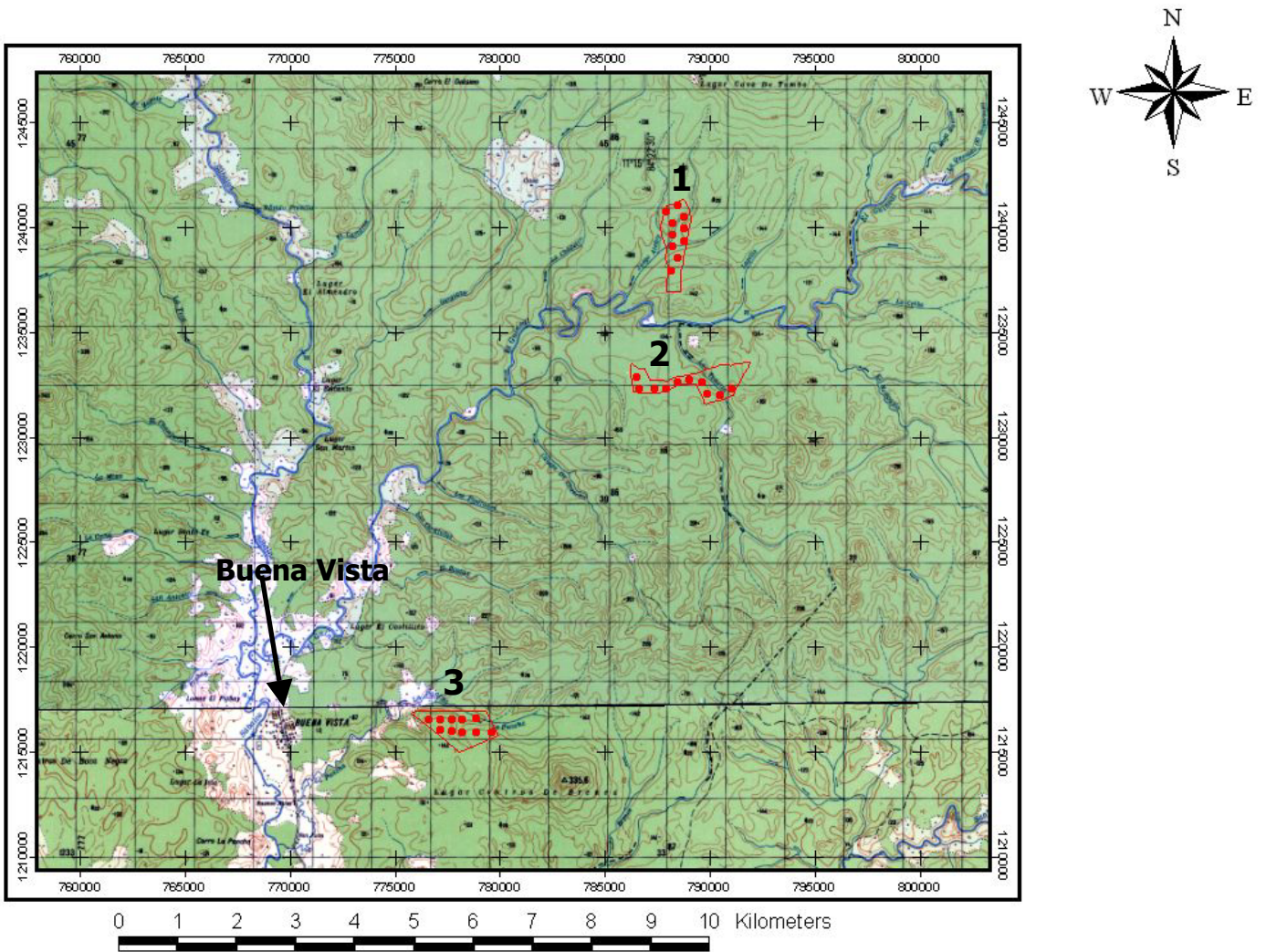
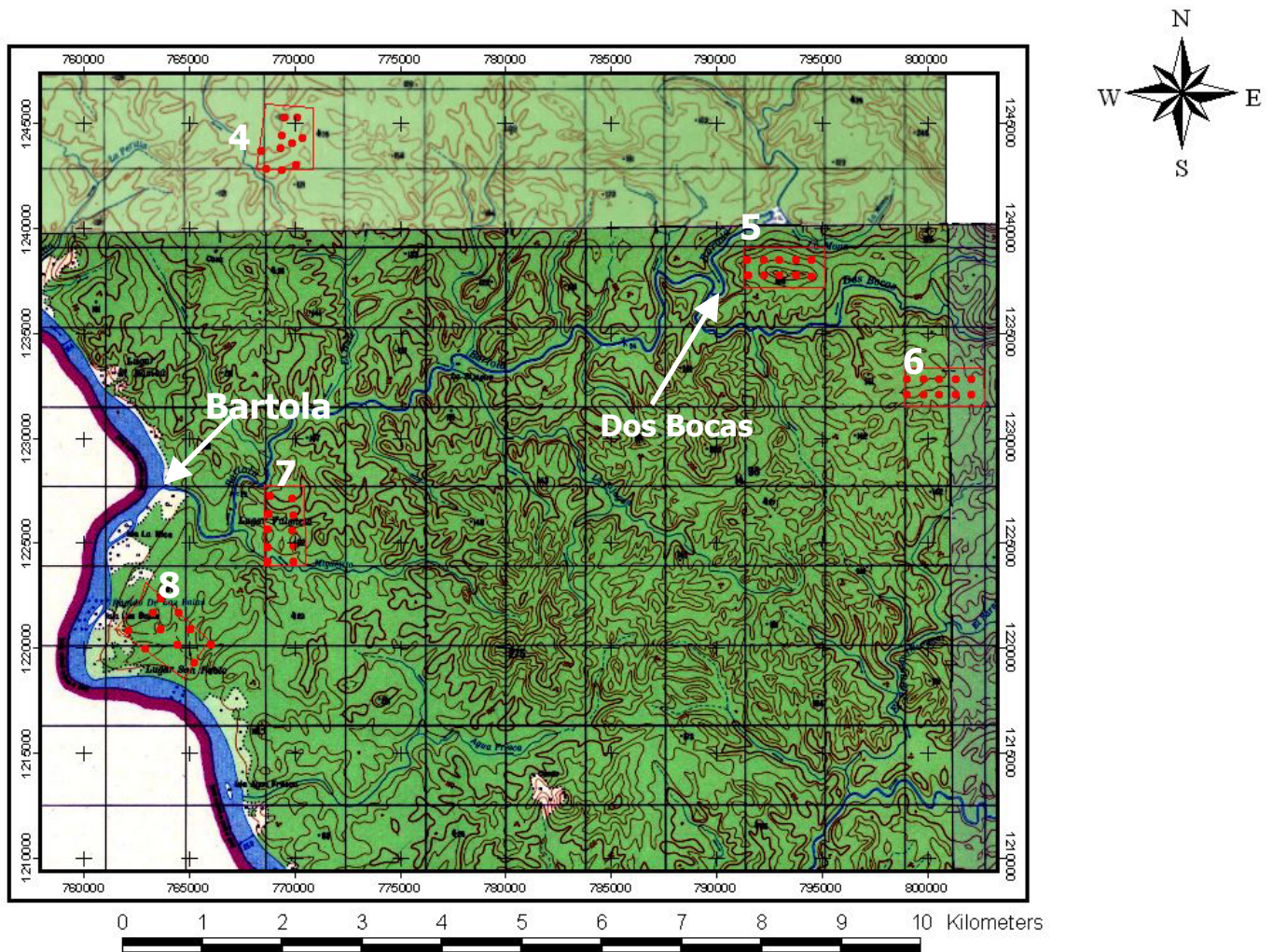


Figura 2. Ubicación de 10 parcelas de 50 m x 50 m dentro de sitios. En paisaje fragmentado 4: La Juana, y en el paisaje no fragmentado 5: Indio-Maíz Cerro, 6: Indio-Maíz Lomas, 7: Indio-Maíz Caño Miguelito, 8: Refugio Río San Juan Caño San Pablo.



3.4 Muestreo de campo

3.4.1 Etapa 1 de muestreo

En todas y cada una de las parcelas temporales de 50 m x 50 m fueron evaluadas las 23 especies seleccionadas en el estudio, incluyendo todos los árboles con dap \geq 5 cm. Las variables registradas a cada individuo fueron: especie (identificado por reconocedor de árboles), dap (con cinta diamétrica de un milímetro de precisión). También fueron registrados en cada una de las parcelas atributos ambientales relacionados a las características del terreno: (1) pendiente máxima; ubicándose dentro de la parcela en el punto del terreno más elevado y midiendo la pendiente en dirección del punto más bajo de la parcela en grados mediante clinómetro Silva; (2) profundidad del horizonte A (calicata de 1 m de profundidad); además fue colectada una muestra de suelo del perfil A, tomando muestra de suelo del horizonte superficial, inmediatamente debajo de la hojarasca. Esta muestra fue utilizada para análisis posterior de pH (miniLab IQ120, pH meter with silicon chip sensor) y textura (La Motte portable texture soil). Dentro de cada una de las parcelas de 50 m x 50 m se estableció una parcela de 10 m x 10 m donde se registró la abundancia de brinzales de las especies seleccionadas. En este estudio consideramos como brinzales todos los individuos $<$ 5 cm sin importar su altura. Cada parcela de 10 m x 10 m fue delimitada dentro de cada parcela de 50 m x 50 m, coincidiendo en la esquina inicial y dos de los lados; los dos lados restantes quedaron dentro de la parcela de 50 m x 50 m. La identificación de las especies en campo fue realizada por un reconocedor de árboles nativo de la zona que cuenta con una amplia experiencia con madereros. De cada una de las especies fueron colectadas muestras botánicas y luego fueron identificadas por el autor del estudio mediante claves dicotómicas y muestras secas existentes en el Herbario Nacional de Nicaragua de la Universidad Centroamericana.

A partir de los datos recolectados en la etapa 1 de muestreo, en las parcelas de 50 m x 50 m, fue posible evaluar la densidad de las especies en cada sitio. Las especies que presentaron densidad $<$ 1 ind/ha, tomando en cuenta las 10 parcelas de 50 m x 50 m en cada sitio de muestreo, se consideraron como “no comunes” y fueron por tanto evaluadas en la etapa 2 de muestreo (ver siguiente sección). Las parcelas de 50 m x 50 m fueron las unidades muestrales utilizadas en los análisis estadísticos de las especies con densidad \geq 1 ind/ha, en lo sucesivo denominadas comunes. Las parcelas de 10 m x 10 m fueron las unidades muestrales para los análisis de estadísticos de brinzales. El muestreo a nivel de parcelas representa a la vez un análisis de las especies maderables en una escala de sitios de aproximadamente 50 ha

3.4.2 Etapa 2 de muestreo

La etapa 2 de muestreo consistió en la implementación del procedimiento utilizado por Clark y Clark (1992), para la “búsqueda intensiva” de las especies con densidad < 1 ind/ha, en lo sucesivo denominadas especies no comunes. Dentro de cada uno de los sitios de ca. 50 ha elegido, se buscó y ubicó con coordenadas geográficas todos los individuos con diámetro ≥ 5 cm de DAP en todo el bosque y en cada uno se registró las variables de interés en cada individuo. Para tal fin fueron realizados recorridos a pie dentro de cada uno de los sitios de parche de bosque en el paisaje fragmentado o en las áreas de aproximadamente de 50 ha dentro del paisaje no fragmentado (área total 446.81 ha). Estos recorridos fueron guiados por los dueños de las fincas, en los sitios dentro del paisaje fragmentado. En las áreas del paisaje no fragmentado los recorridos fueron guiados por un baqueano y además auxiliados por las opciones gráficas de recorrido y mapeo de las unidades de GPS. Este procedimiento consistió en extraer de las hojas cartográficas las coordenadas UTM de las esquinas de los sitios de 500 m x 1000 m, ingresar estas coordenadas en la unidad de GPS y luego utilizar la función de GO TO para identificar la dirección y distancia de cada una de las esquinas de los sitios y su contorno. Antes de iniciar la búsqueda de árboles en cada sitio, los límites del área de muestreo fueron señalados con cintas de colores, para evitar la inclusión de árboles fuera de los límites del sitio. Durante el recorrido, los árboles medidos también eran marcados con cintas de colores para evitar una nueva medición y a la vez orientar la dirección del recorrido.

Las variables registradas a cada árbol fueron especie y dap (con cinta diamétrica de un milímetro de precisión). No fueron registradas para cada árbol las variables pendiente máxima, ni profundidad del horizonte A, ni fueron colectadas muestras de suelo, para el análisis de las variables ambientales para cada sitio de ca de 50 ha fueron utilizados los valores promedios, calculados a partir de los datos colectados en cada una de las 10 parcelas de 50 m x 50 m, dentro de cada sitio. Los ocho sitios de ca. de 50 ha fueron utilizados como unidades muestrales para los análisis estadísticos de las especies no comunes. El muestreo a nivel de sitios representa una evaluación de las especies maderables en una escala de paisaje porque incluye más de 100 ha (Clark et al. 1998, Clark et al. 1999).

3.5 Análisis de los datos

3.5.1 Análisis de la estructura de las poblaciones de árboles maderables individuales

La evaluación de las estructuras poblacionales de las especies estuvo dirigida a alcanzar el primer objetivo específico del estudio; orientado a determinar las abundancias y las estructuras poblacionales de las especies maderables dentro del municipio de El Castillo. Las estructuras poblacionales fueron evaluadas a partir de datos de abundancia y dap de cada una de las especies en los sitios muestreados. Este análisis fue realizado mediante la estimación de la densidad de ind/ha de cada especie en los sitios, la evaluación de la distribución diamétrica y sus respectivas áreas basales para cada especie. Al tener un diagrama de las estructuras poblacionales fue posible acceder al segundo objetivo específico, dirigido a identificar las especies susceptibles a declive porque evidenció aquellas especies con tamaños poblacionales pequeños, y/o con acumulación de sus poblaciones en pocas clases diamétricas, y/o con escasa o ninguna regeneración natural de sus poblaciones y que podrían ser afectadas por efectos de la extracción o aprovechamiento maderero. De esta manera fue posible determinar, por ejemplo, en que categorías de tamaño una especie es abundante o escasa, también fue posible identificar de forma general la capacidad natural de regeneración de las especies. El conocer los patrones principales de las poblaciones de árboles también permitió alcanzar el quinto objetivo específico, ya que aportó elementos que pueden ser útiles para establecer una línea base del estado actual de las poblaciones de especies maderables. Esta información puede en el futuro orientar acciones de monitoreo de poblaciones de especies maderables en el municipio de El Castillo, porque establece un punto de referencia para evaluaciones futuras.

3.5.2 Análisis del conjunto de árboles maderables

El análisis del conjunto de especies fue dirigido a alcanzar el tercer y cuarto objetivo planteado en el estudio, ya que brindó evidencia de la posible relación de la fragmentación y origen del suelo con las especies como conjunto y como especies individuales. Además exploró la asociación de algunas variables ambientales con las abundancias de algunas especies. Esta información a la vez permitió alcanzar el quinto objetivo porque constituye puntos de partida que pueden ser útiles para la implementación de procesos de monitoreo ecológico de las especies maderables, ya que identificó factores importantes que están asociadas con las características básicas de las poblaciones de especies de árboles.

La evaluación del vínculo del conjunto de especies de árboles con los gradientes de fragmentación y origen del suelo fue desarrollado a partir de un análisis de varianza aplicada a los datos de: pendiente, profundidad de horizonte A, pH y porcentajes de contenido de arena, limo y arcilla en cada parcela de 50 m x 50 m, utilizando el programa estadístico de (SAS system). Esta prueba evidenció las diferencias y similitudes existentes entre los sitios a partir de comparaciones de las variables edáficas registradas en cada uno de los sitios. Este análisis calculó valores promedio de cada una de las variables en los 8 sitios de muestreo y evaluó estadísticamente las similitudes. A partir de estas comparaciones fue posible interpretar los resultados del análisis de las estructuras poblacionales por sitio. Además diversos análisis estadísticos fueron utilizados para identificar los patrones y vínculos entre las especies, las unidades muestrales y las variables ambientales identificando aquellas especies y variables que están relacionadas entre sí y además evidencian algunos vínculos (en algunos casos falta de vínculos) entre los gradientes ambientales y especies. En el Cuadro 3 se resumen las pruebas utilizadas en los análisis estadísticos.

Cuadro 3. Análisis estadísticos utilizados para evaluar los patrones y vínculos entre las especies comunes, no comunes y brinzales con los gradientes y las variables ambientales.

PROPÓSITO DE LA PRUEBA	PRUEBA UTILIZADA (SOFTWARE)	VALORES Y UNIDADES MUESTRALES UTILIZADOS PARA LOS CONJUNTOS DE DATOS	RESULTADO
Evaluar la influencia de los gradientes de fragmentación y origen del suelo en las especies.	ANDEVA (SAS)	1. Para especies comunes valores de IVI (Curtis & McIntosh 1950) de las 7 especies comunes dentro de gradientes de fragmentación y origen del suelo en parcelas de 50 m x 50 m. 2. Para especies no comunes valores de IVI* (No. de ind y área basal) de las especies no comunes dentro de gradientes de fragmentación y origen del suelo en sitios de ca 50 ha. 3. Valores de abundancia de brinzales en parcelas de 10 m x 10 m.	Cuadro con valores de significancia de especies dentro de los gradientes de fragmentación y origen de suelo.
Evaluar el nivel de estructuración y patrones en los datos. Evaluar gráficamente la relación entre las especies y las unidades muestrales.	Análisis de <i>Nonmetric Multidimensional Scaling</i> NMS (PC-ORD)		Valores de significancia de los patrones y estructura encontrados en los datos Diagrama de la relación entre especies y unidades muestrales.
Evaluar mediante un procedimiento no paramétrico la hipótesis de no relación entre matrices de datos de especies y ambiente. Evidenciar la influencia de las variables ambientales en las especies.	Prueba de Mantel y prueba de Monte Carlo (PC-ORD)		Significancia de hipótesis de relación entre especies y variables ambientales. Significancia de variables que influyen en las especies
Establecer la relación entre las variables ambientales que explican las abundancias de las especies. Corroborar tendencias evidenciadas en prueba de Mantel.	Regresión múltiple (SAS)		Modelos de regresión identificando las abundancias de especies como variables dependientes y variables ambientales como variables independientes. Valores de significancia de cada variable ambiental.
Evaluar el vínculo entre las unidades muestrales, las especies y las variables ambientales. Corroborar mediante un procedimiento paramétrico las tendencias encontradas en las pruebas de Mantel y regresión múltiple.	Análisis canónico y prueba de Monte Carlo (PC-ORD)		Diagrama de la relación entre especies, unidades muestrales y variables ambientales. Valores de correlación de especies y variables ambientales.

* = valores de IVI no incluyen datos de frecuencia porque los sitios de muestreo no tienen repeticiones.

La prueba de NMS y la prueba de Mantel fueron utilizados para encontrar evidencia del nivel de estructuración en los conjuntos de datos y a la vez evidenciar la existencia de patrones o relaciones entre las unidades muestrales (parcelas o sitios de muestreo) y las especies. Esta evidencia fue importante porque evaluó la eficiencia de muestreos a diferentes escalas espaciales para diferentes especies. Lo cual fue fundamental para lograr los objetivos relacionados a la evaluación del vínculo entre las especies y los gradientes que puede ser útil para el

establecimiento de una línea base de monitoreo de especies (objetivos tres, cuatro y cinco). En los conjuntos de datos de especies comunes, no comunes y brinzales el uso de la prueba de Mantel incluyó su aplicación de manera parcial (Reynolds & Houle 2002), evaluando cada una de las variables ambientales por vez, para identificar las variables que presentaron asociaciones más fuertes con los datos de las especies. El análisis canónico de forma similar evidenció la estructura de los datos mediante la evaluación de la significancia de los ejes generados y el porcentaje de la varianza explicada. Sin embargo el análisis canónico junto con los análisis de regresión facilitó alcanzar el objetivo cuatro, porque identificó con claridad el vínculo entre algunas especies y algunas variables edáficas. Este aporte es importante para ser considerado en el establecimiento de una línea base de monitoreo de las especies maderables dentro del territorio, objetivo cinco. Entre los análisis de regresión aplicados a los datos de especies comunes, no comunes y brinzales fueron obtenidos modelos más robustos (valores de r^2 más próximos a 1) haciendo colapsar las varianzas de las 10 parcelas en cada sitio. Es decir utilizando como variable independiente los promedios de las variables ambientales por sitio y como variable dependiente los datos de las especies en cada sitio. Además el análisis de regresión incluyó un análisis de multicolinealidad para identificar aquellas variables que están correlacionadas e incluir en los modelos solamente a las más importantes, utilizando como criterio el valor de significancia. Los análisis de regresión y canónico han logrado evaluar las relaciones de las especies individuales con las variables ambientales.

4 RESULTADOS

4.1 Caracterización de las poblaciones de especies maderables

De las especies evaluadas *D. panamensis*, *S. trichogyna* y *V. ferruginea* se identificaron como especies comunes en los bosques del municipio de El Castillo, porque presentaron densidades ≥ 1 ind/ha en todos los sitios. Las especies *C. guianensis*, *O. novogranatensis*, *V. koschnyi*, *V. multiflora* y *V. sebifera* fueron identificadas como comunes en la mayoría de los sitios, porque presentaron densidades ≥ 1 ind/ha en casi todos. La densidad de brinzales de estas especies en la mayoría de los sitios fue estimada en más de 1 ind/ha (Anexo 3).

Por otra parte las especies *C. brasiliense*, *C. odorata*, *C. pentandra*, *H. mesoamericanum*, *Dussia* sp. (conocida como Granadillo), *L. procera*, *L. ampla*, *M. zapota*, *M. guianensis*, *P. dimorphandrum* *P. guatemalensis*, *P. rohrii*, *S. macrophylla*, *T. guayacan*, *V. guatemalensis* presentaron generalmente densidades < 1 ind/ha, denominadas también especies no comunes (Anexo 4). Algunas de estas especies no estuvieron presentes en todos los sitios muestreados

(Anexo 4) y la abundancia de regeneración en la mayoría de los casos fue muy baja o nula, aunque se encontraron algunas excepciones.

4.2 Distribuciones diamétricas

Al analizar las distribuciones diamétricas de todas las especies comunes y no comunes se observó entre ellas 4 patrones generales: especies con sesgo hacia la derecha: *C. guianensis*, *O. novogranatensis*, *S. trichogyna*, *V. koschnyi*, *V. sebifera*, *V. ferruginea*, *M. guianensis* (Figura 3); especies con distribuciones “planas”: *D. panamensis*, *L. ampla*, *P. rohrii*, *L. procera*, *M. zapota*, *T. guayacán*, *V. guatemalensis* (Figura 4); especies demasiado escasas para caracterizar su distribución diamétrica: *C. odorata*, *C. pentandra*, *H. mesoamericanum*, *Dussia* sp., *P. guatemalensis*, *P. dimorphandrum*, *S. macrophylla* (Figura 5); especies con distribuciones en forma de “montículo”: *C. brasiliense*, *V. multiflora* (Figura 6). El grupo de especies con sesgo hacia la derecha en la mayoría de casos acumularon la mayor parte de su población en las clases diamétricas < 29.9 cm dap y en todos los casos (excepto *V. koschnyi* y *V. sebifera*) presentaron menos individuos en las clases diamétricas 5-9.9 que en 10-19.9 cm dap. Aunque podría considerarse este resultado como un defecto de muestreo, si consideramos que en la primera clase diamétrica los individuos pueden ser menos visibles, en este estudio dicha posibilidad fue poco probable por la intensidad de la búsqueda de los árboles y en el caso de que hubiera sido un error de muestreo probablemente hubiera afectado solamente algunas especies y no habría ocurrido en todas las especies con tales distribuciones de clases. Adicionalmente resultados similares fueron reportados para algunas especies por Gallego y Finegan (2004). Esta reducción en la clase diamétrica de 5-9.9 puede estar asociada a mayores tasas de mortalidad en las etapas de plántulas, brinzales y latizales. En este sentido Clark y Clark (1992) identificaron que para algunas especies las tasas de mortalidad declinan abruptamente con el incremento del tamaño hasta 30 cm dap. Esto también podría asociarse a que las únicas especies con distribuciones sesgadas hacia la derecha, y que no presentaron menos individuos en la clase diamétrica menor fueron *V. koschnyi* y *V. sebifera*, la posible diferencia en estos casos puede ser vinculada con aparentes menores tasas de mortalidad en las etapas de brinzales y latizales, que Sáenz et al. (1999) en ambos casos reportaron con tasas de sobrevivencia de 100%. Condit et al. (1998) señalaron que varios factores pueden influir en la forma de la distribución diamétrica, pero que la conjugación de la mortalidad y crecimiento de plántulas, brinzales y latizales son factores vinculados a la forma de la distribución de clases. Estos autores con un tamaño de muestra muy grande encontraron entre los patrones generales de distribución diamétrica la forma de “J” invertida, lo cual podría evidenciar que para el presente estudio la reducción del número de individuos en la clase de 5-9.9 cm dap constituye un probable defecto de muestreo. Sin embargo

esta forma de “J” invertida puede ser más evidente donde la depredación de plántula por mamíferos ha sido reducida, lo cual podría ser el caso de Barro Colorado que ahora constituye una isla y probablemente el impacto de depredadores de semillas y plántulas ha sido modificado. Por otra parte en el presente estudio *M. guianensis* fue la única especie no común con sesgo hacia la derecha y a la vez con densidades medias de brinzales, según Clark y Clark (1992) esta especie tiene baja tasa de mortalidad lo cual explicaría, al menos parcialmente, su distribución diamétrica. En este sentido el resto de las especies no comunes presentaron principalmente distribuciones aplanadas en la mayoría de casos con muy pocos brinzales. Aquellas especies que por ser muy escasas no presentaron un patrón definido, y probablemente requerirían de muestreos a escalas mayores para poder describir la distribución de clases diamétricas. Distribuciones en forma de montículo fueron encontradas en *C. brasiliense* y *V. multiflora*, en ambos casos el tamaño de sus poblaciones fueron proporcionales a la densidad de brinzales estimados. Es decir *C. brasiliense* con alta densidad de brinzales presentó una población relativamente grande y *V. multiflora* con pocos brinzales presentó una población comparativamente pequeña. En estas especies se observó que los valores máximos de las clases diamétricas fueron < 30 cm, aunque para *C. brasiliense* la distribución fue más amplia.

Adicionalmente fue posible apreciar en cada una de las especies las clases diamétricas que acumularon mayor área basal (Figuras 7, 8, 9 y 10). Entre todas las especies vale la pena resaltar, incluyendo comunes y no comunes, los casos de *D. panamensis* (Figura 8a), *C. odorata* (Figura 9a), *C. pentandra* (Figura 9b) y *H. mesoamericanum* (Figura 9c) con acumulación de área basal en las clases diamétricas mayores. En estos casos la escasez de individuos en las clases diamétricas menores indicó que la extracción de individuos con área basal mayor podría llevar a dichas especies a peligro de declive de sus poblaciones. Además es importante resaltar que la mayor disponibilidad de área basal para aprovechamiento en algunas especies no coincidió con las clases diamétricas con mayor cantidad de individuos, lo que debe ser tomado en cuenta para fines de regulación del aprovechamiento maderero. Principalmente para *V. koschnyi* (Figura 7d), *V. sebifera* (Figura 7e), *V. multiflora* (Figura 10b) porque presentaron muy poca disponibilidad de área basal (<1 m²/ha) en comparación con el resto de especies comunes. Estas especies son de gran interés maderero y aunque este estudio las identifica como especies comunes debe resaltarse la poca disponibilidad de madera.

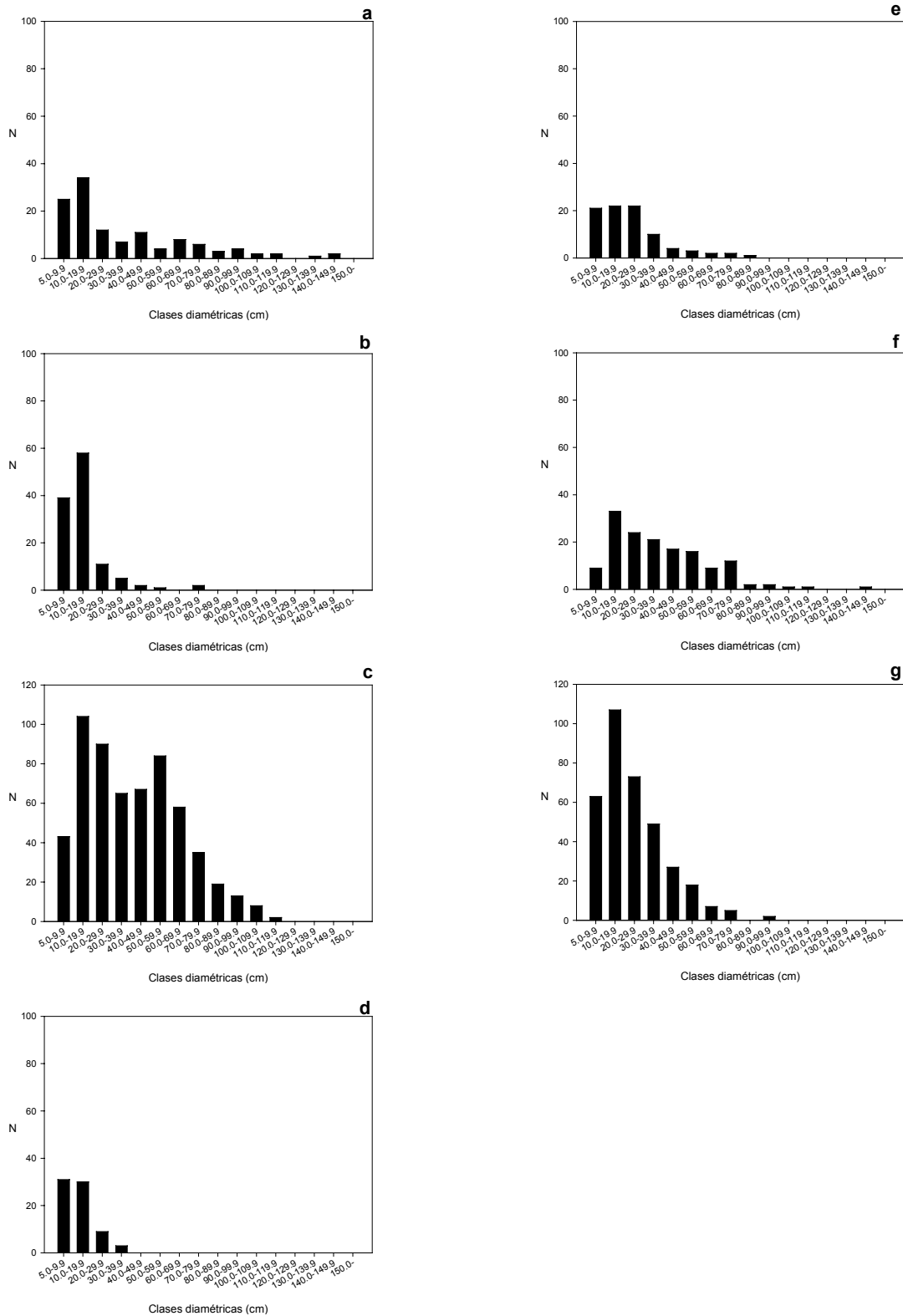


Figura 3. Especies con distribución de clases diamétricas con sesgo hacia la derecha. a) *C. guianensis*, b) *O. novogranatensis*, c) *S. trichogyna*, d) *V. koschnyi*, e) *V. sebifera*, f) *V. ferruginea*, g) *M. guianensis*. De a-f son especies comunes, g es no común. Escalas diferentes entre figuras.

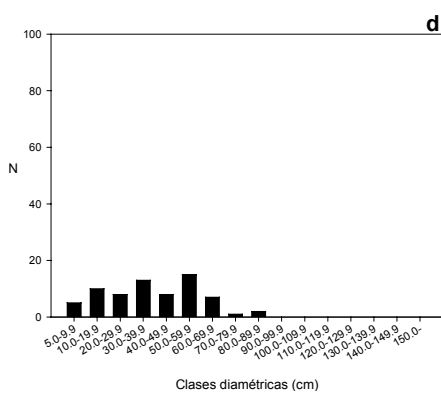
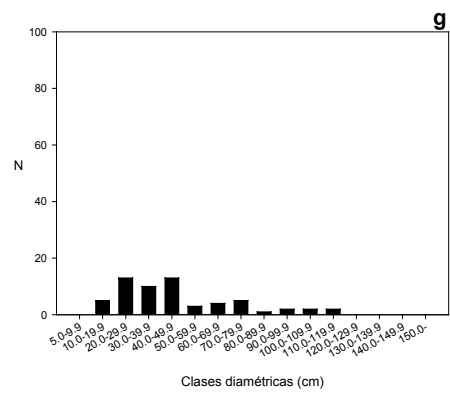
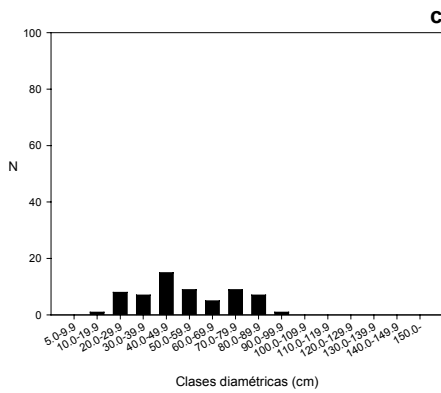
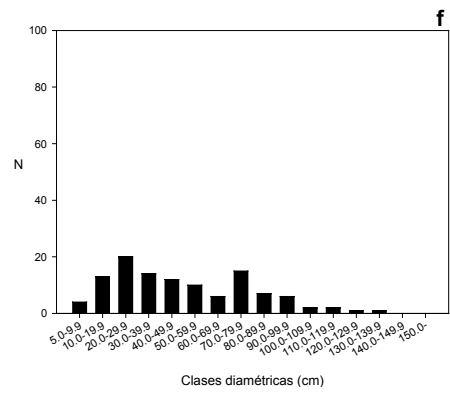
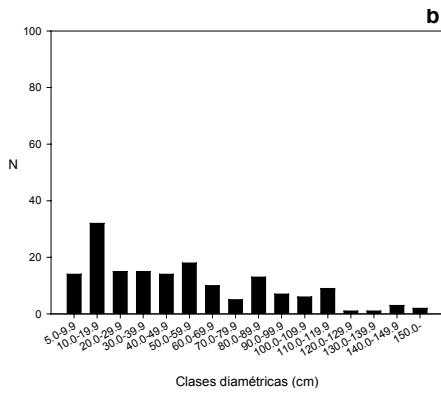
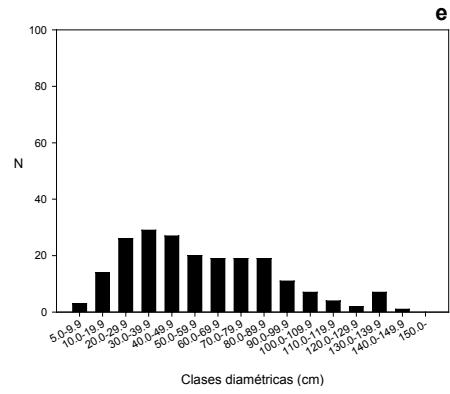
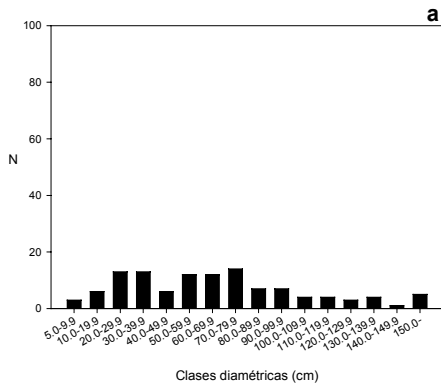


Figura 4. Especies con distribución de clases diamétricas aplanadas. a) *D. panamensis*, b) *L. ampla*, c) *P. rohrii*, d) *L. procera*, e) *M. zapota*, f) *T. guayacan*, g) *V. guatemalensis*. a corresponde con una especie común de b-g son especies no comunes.

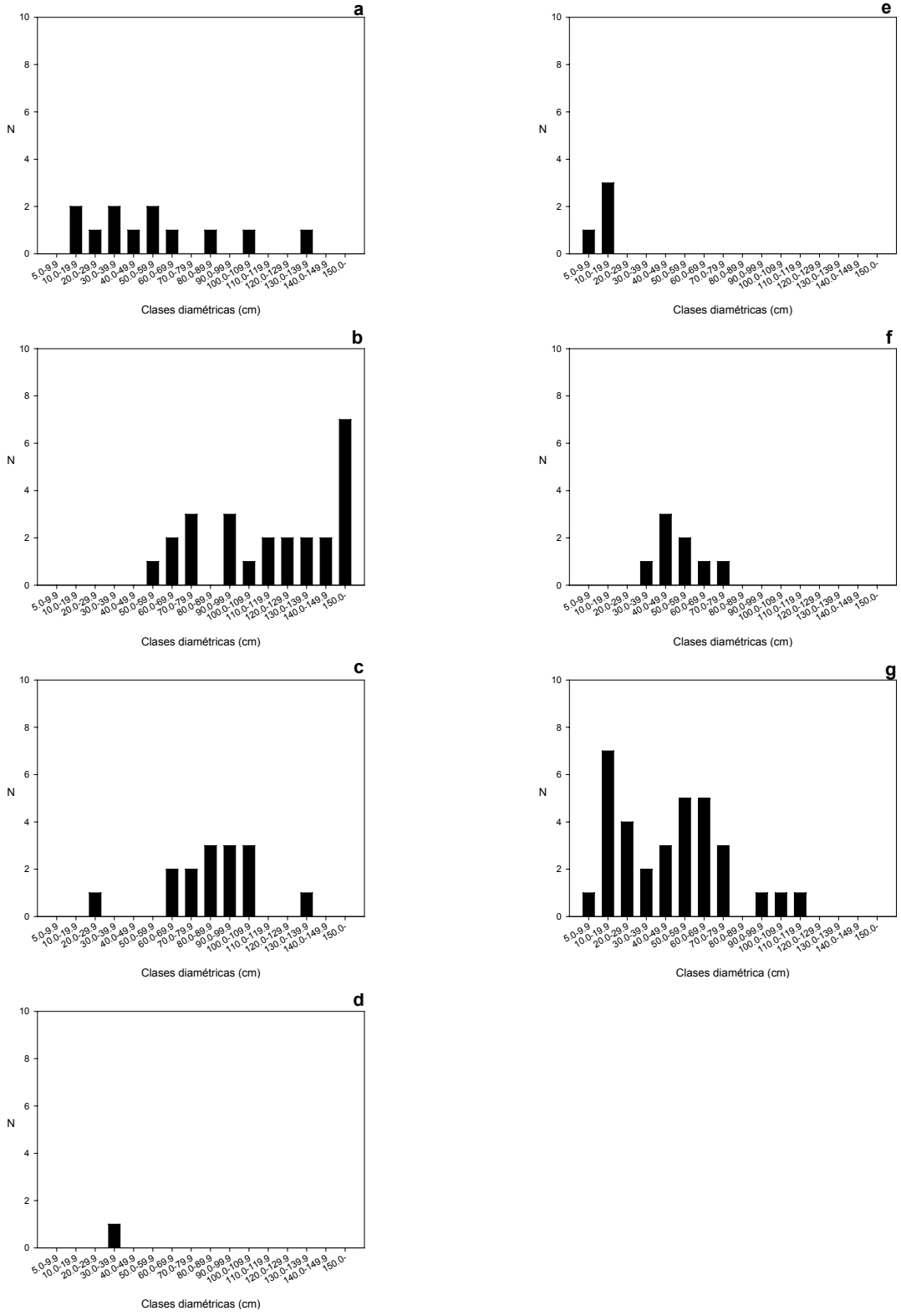


Figura 5. Especies demasiado escasas para caracterizar sus distribuciones diamétricas. a) *C. odorata*, b) *C.pentandra*, c) *H. mesoamericanum*, d) *Dussia sp.*, e) *P. guatemalensis*, f) *P. dimorphandrum*, g) *S. macrophylla*.

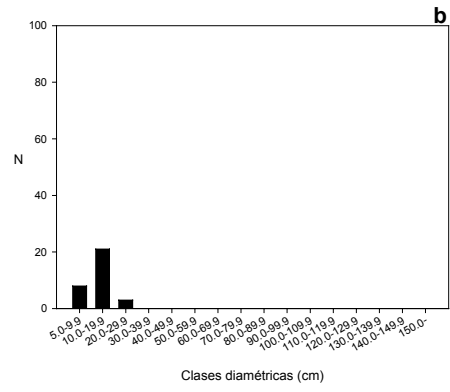
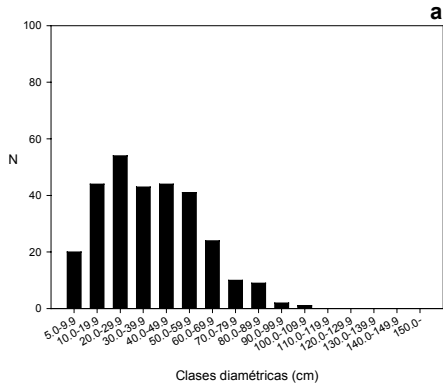


Figura 6. Especies con distribución de clases diamétricas en forma de montículo. a) *C. brasiliense* (no común), b) *V. multiflora* (común).

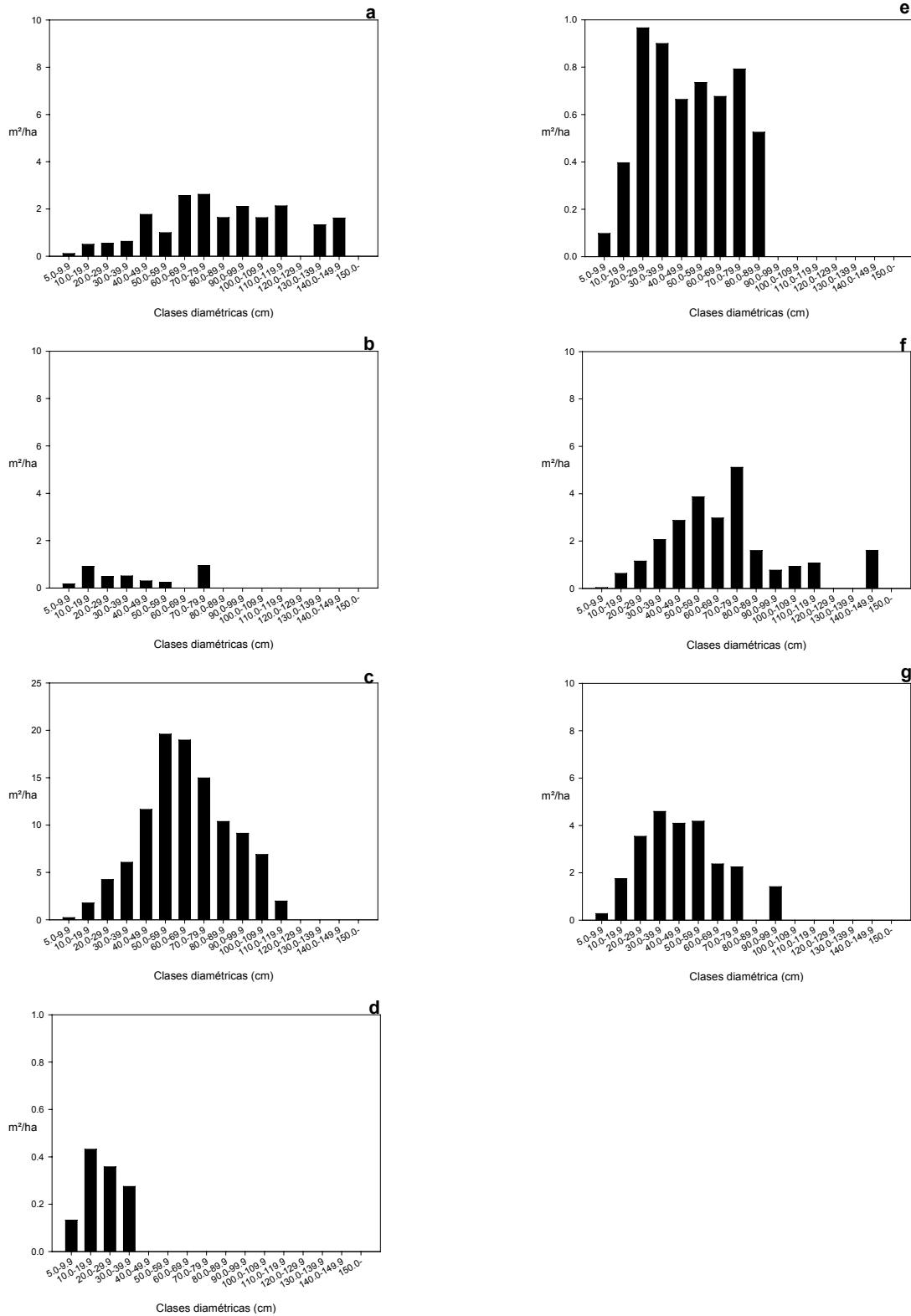


Figura 7. Distribución de área basal en especies con distribuciones diamétricas sesgadas hacia la derecha. a) *C. guianensis*, b) *O. novogranatensis*, c) *S. trichogyne*, d) *V. koschnyi*, e) *V. sebifera*, f) *V. ferruginea*, g) *M. guianensis*. De a-f son especies comunes, g es no común. Escalas diferentes entre figuras.

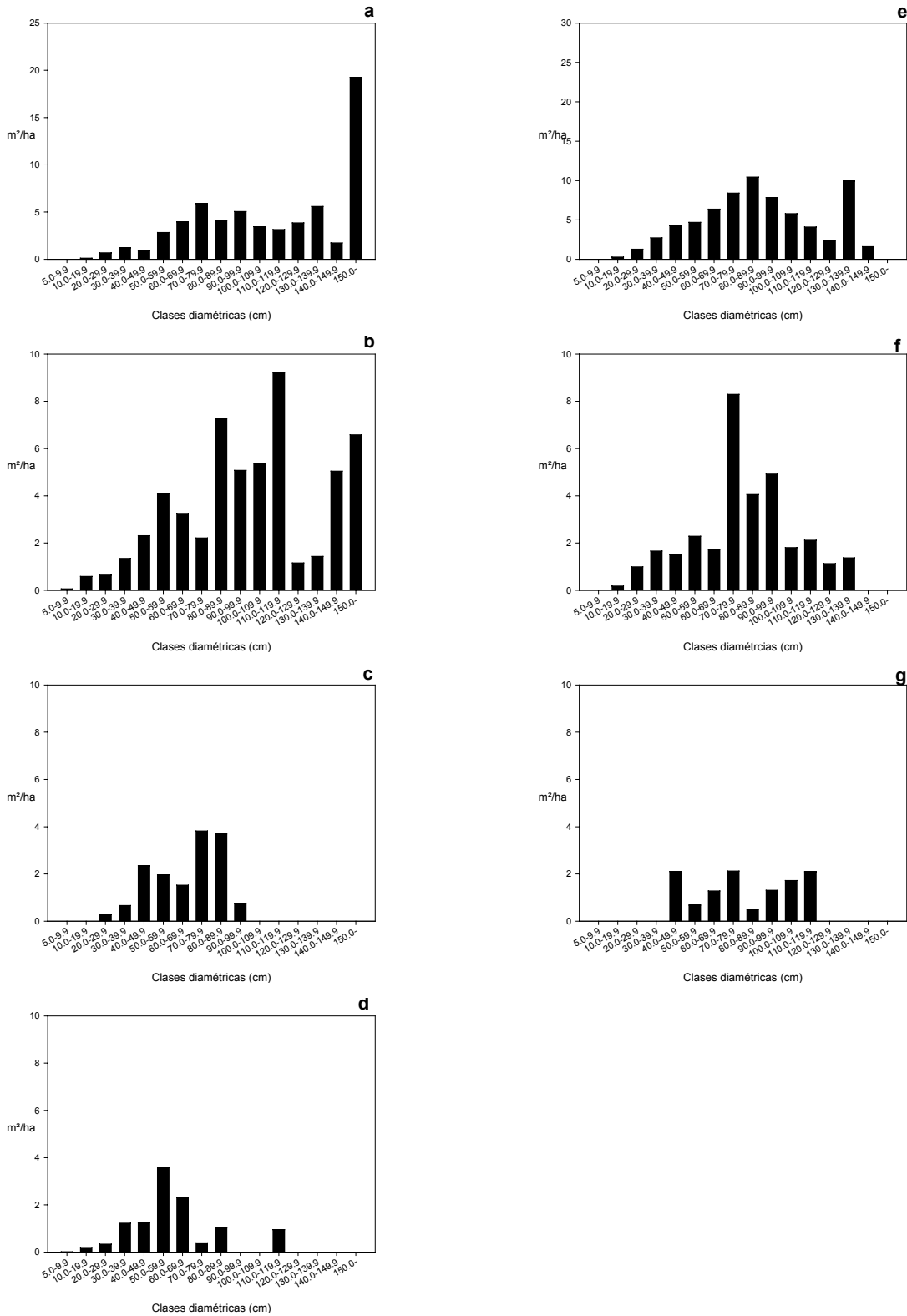


Figura 8. Distribución de área basal en especies con distribuciones diamétricas aplanadas. a) *D. panamensis*, b) *L. ampla*, c) *P. rohrii*, d) *L. procera*, e) *M. zapota*, f) *T. guayacan*, g) *V. guatemalensis*. a corresponde con una especie común de b-g son especies no comunes. Escalas diferentes entre figuras.

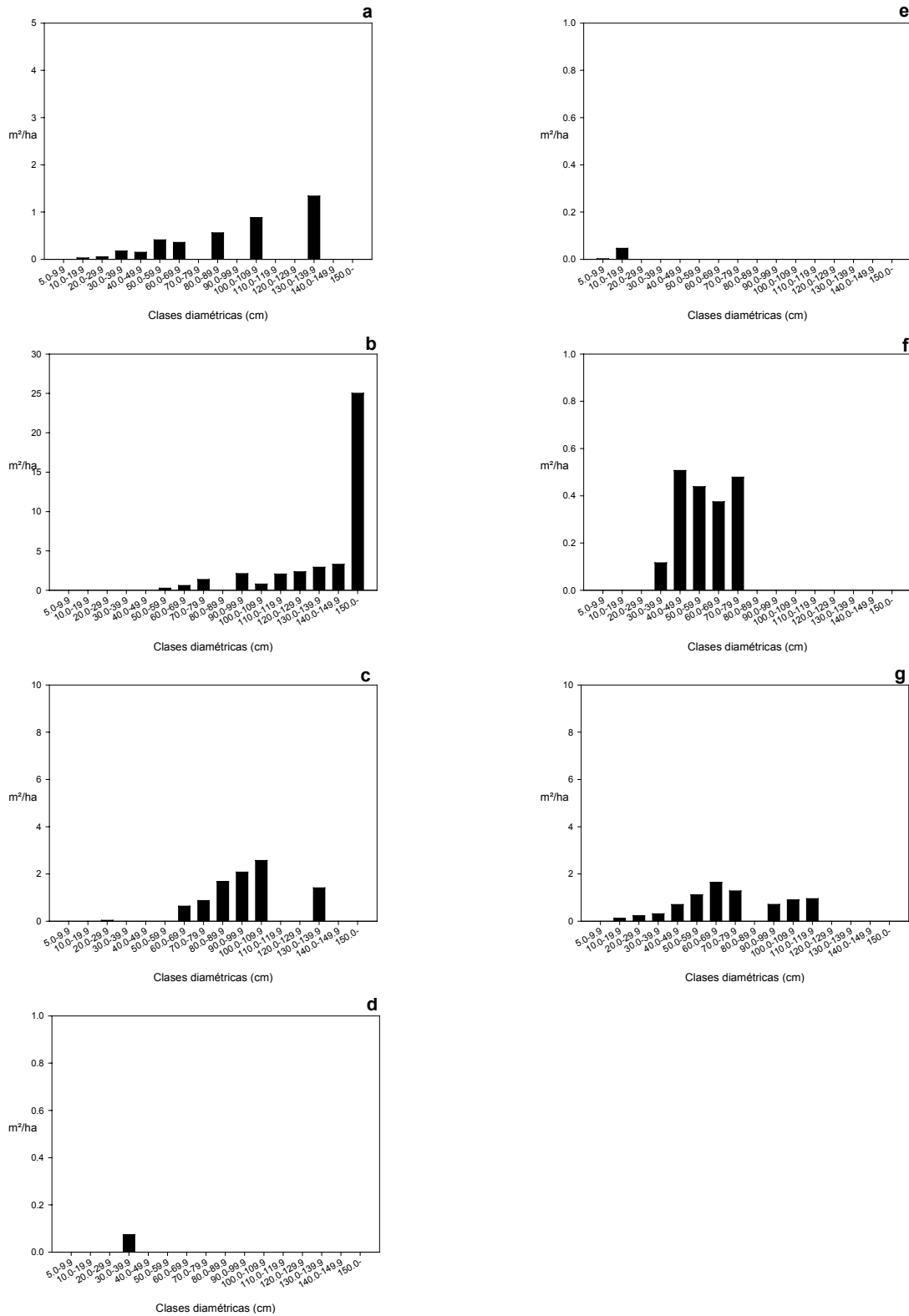


Figura 9. Distribución de área basal en especies demasiado escasas para caracterizar sus distribuciones diamétricas. a) *C. odorata*, b) *C. pentandra*, c) *H. mesoamericanum*, d) *Dussia sp.*, e) *P. guatemalensis*, f) *P. dimorphandrum*, g) *S. macrophylla*. Escalas diferentes entre figuras.

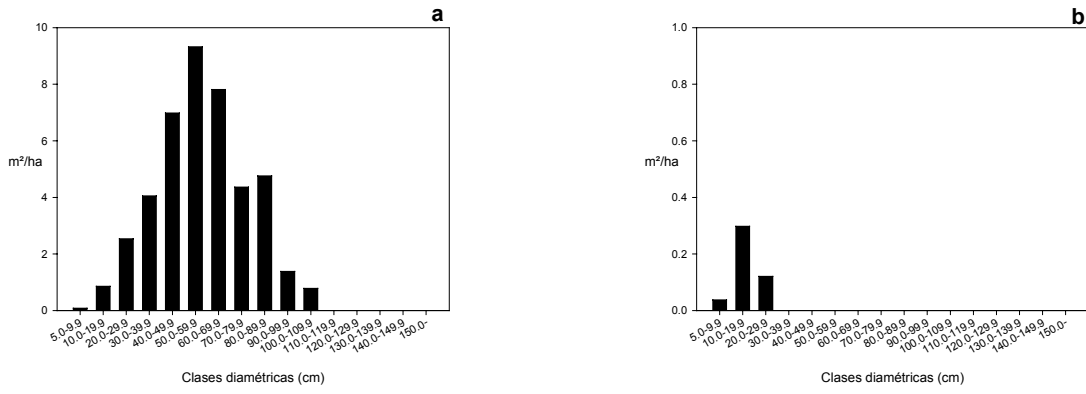


Figura 10. Distribución de área basal en especies con distribuciones diamétricas en forma de montículo. a) *C. brasiliense* (no común), b) *V. multiflora* (común). Escalas diferentes entre figuras.

4.3 CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES EN LOS SITIOS DE ESTUDIO

A partir de los resultados de análisis de varianza fue posible hacer las comparaciones de las variables ambientales entre sitios. Estas comparaciones facilitaron la interpretación y vinculación de las estructuras poblacionales de las especies con las variables ambientales. Para la variable pendiente, dos sitios sedimentarios y uno no sedimentario presentaron pendientes mayores que los restantes cinco sitios (Cuadro 4). En la variable de profundidad del horizonte A, cuatro sitios del paisaje fragmentado y dos en el no fragmentado presentaron suelos con el horizonte A menos profundo que los dos restantes en el paisaje no fragmentado que corresponden con Lomas y Cerro en Indio-Maíz. En la variable de pH tres sitios no sedimentarios y uno sedimentario presentaron valores de pH mayores que los restantes sitios. El contenido de arena fue mayor en un sitio no sedimentario, que corresponde con Quebracho, que en los demás sitios. Este mismo sitio presentó el menor contenido de limo que el resto, aunque tres sitios no sedimentarios y dos sedimentarios tuvieron valores intermedios y dos sitios sedimentarios presentaron los mayores contenidos de limo. Un sitio no sedimentario presentó el menor contenido de arcilla, todos los sitios sedimentarios y dos no sedimentarios presentaron contenidos intermedios de arcilla y un sitio no sedimentario tuvo los mayores contenidos de arcilla (Cuadro 4). A partir de estos resultados de ANDEVA no fue posible identificar patrones claros de las variables de suelo con los gradientes de fragmentación (fragmentado-no fragmentado) y origen del suelo (sedimentario-no sedimentario).

Cuadro 4. Promedios de valores para cada variable de suelo. Análisis de varianza (ANDEVA $\alpha = 0.05$) y prueba de comparación de Duncan ($\alpha = 0.05$) Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes.

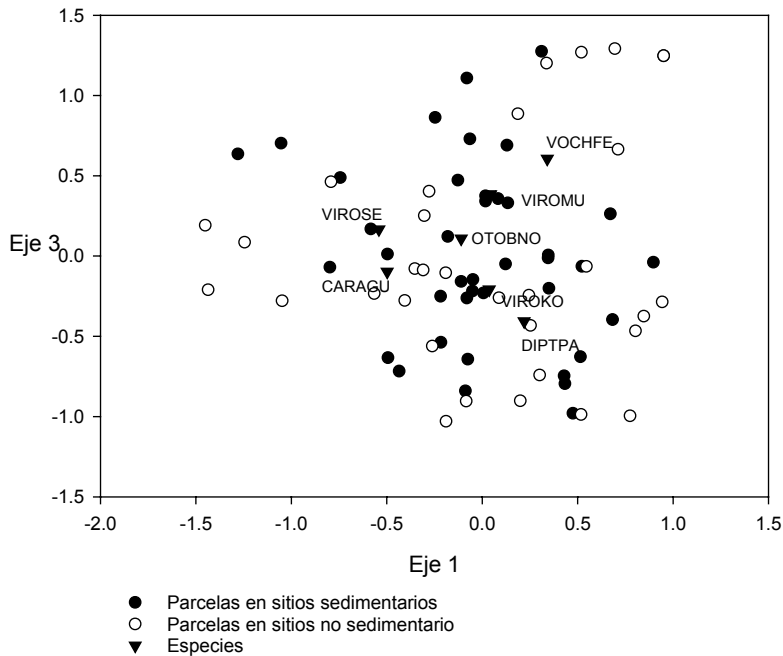
	FRAGMENTADO						NO FRAGMENTADO				p
	Sedimentario		No sedimentario				Sedimentario		No sedimentario		
Pend. grados	Juana	Rener	Quebracho	Guineal	San Pablo	Lomas Indio-Maíz	Cerro Indio-Maíz	Miguelito Indio-Maíz			0.0001
Prof. cm	55.7 a	22.7 c	22.4 c	22.3 c	28.6 c	41.8 ba	39.1 bac	46.8 a			
pH	17.6 b	12.7 b	20.7 b	16.8 b	22.5 b	49.4 a	51.6 a	16.7 b			0.0009
Arena %	5.08 c	5.87 a	5.83 a	5.63 ba	5.36 bc	5 c	5.76 ba	5.41 bc			0.0001
Limo %	0 b	4.26 b	34.5 a	7.26 b	0.29 b	4.86 b	5.96 b	0.73 b			0.0001
Arcilla %	77.9 a	75.8 ba	38.6 c	75.6 ba	79.5 a	69.2 ba	61.9 b	73.5 ba			0.0001
	22.1 ba	27.8 ba	26.9 ba	17.1 b	20.2 ba	25.9 ba	32.1 a	25.8 ba			0.3697

4.4 PATRONES A NIVEL DEL CONJUNTO DE ESPECIES DE ÁRBOLES

4.4.1 Análisis de la estructura de datos y patrones de ordenación de las especies y gradiente de origen del suelo

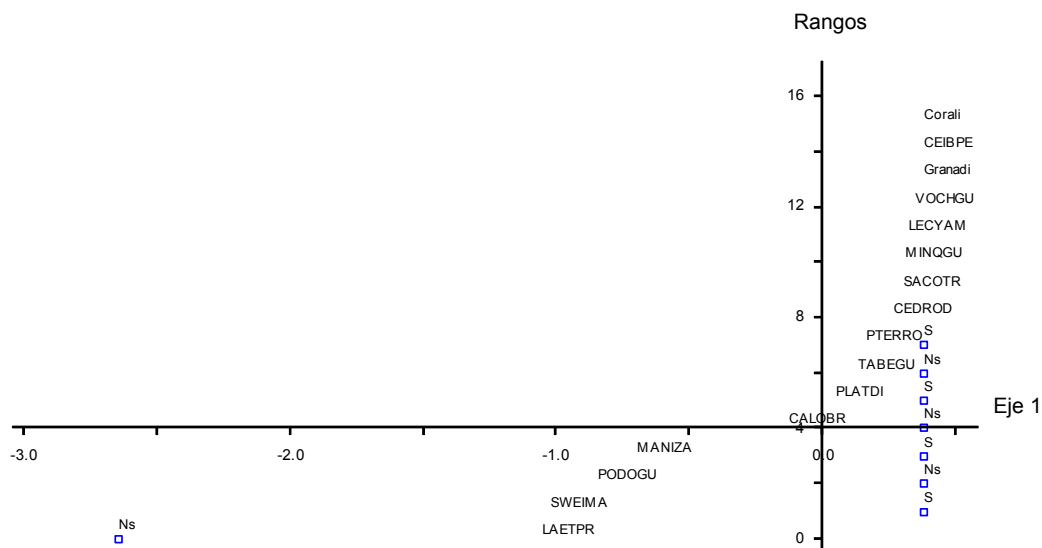
Mediante el análisis de NMS fue posible evidenciar el vínculo de algunas especies comunes con parcelas con diferente origen de suelo. En general este modelo presentó bajos valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de los ejes con las especies pero sobresalieron en el eje 1; *C. guianensis* (-0.647) y *V. sebifera* (-0.563); en el eje 3 *D. panamensis* (-0.727) y *V. ferruginea* (0.750). Los bajos valores de correlación evidenciaron un débil vínculo de algunas especies con algunas parcelas de carácter sedimentario. En términos generales pudo apreciarse poco agrupamiento de las especies en función de las parcelas (Figura 11), al igual que señalaron los ANDEVAS. Sin embargo a nivel de especies NMS si mostró alguna asociación entre *V. multiflora*, *V. koschnyi* y *O. novogranatensis* con parcelas no sedimentarias (Figura 11). Los bajos valores de correlación y la poca asociación entre las especies y las parcelas son reflejo de la poca estructura en los datos, que fue detectada por el análisis de NMS. Al aplicar el análisis de NMS fue posible evaluar la estructura de los conjuntos de datos. De manera que incluyendo únicamente las 7 especies comunes, en este análisis *S. trichogyna* fue excluida porque con los datos de las parcela de 50 m x 50 m no presentó densidad > 1 ind/ha (Anexo 3), en 73 parcelas se logró una solución estadísticamente aceptable (estable). Una de las corridas encontró, en 148 interacciones, soluciones de 3 dimensiones con valores de estrés final de 14.027 y una inestabilidad de 0.00009. El eje 3 explica 34% de la varianza, los dos primeros ejes explican respectivamente 27.6 y 25.2% de la varianza para totalizar 86.8% del total de la varianza, Mc Cune & Grace (2002) indican como mínimo aceptable un 50% de la explicación de la variabilidad de los datos.

Figura 11. Diagrama de ordenación de NMS muestra la relación entre 7 especies de las comunes y 73 parcelas de 50 m x 50 m, en los ejes 1 y 3. Los círculos pequeños representan las parcelas y los conjuntos de seis letras son las iniciales de las especies de árboles. *C. guianensis* (CARAGU), *D. panamensis* (DIPTPA), *O. novogranatensis* (OTOBNO), *V. kochnyi* (VIROKO), *V. multiflora* (VIROMU), *V. sebifera* (VIROSE), *V. ferruginea* (VOCHFEE).



Para las especies no comunes el análisis de NMS evidenció que las especies *L. procera*, *S. macrophylla*, *P. guatemalensis* y *M. zapota* estuvieron fuertemente vinculados a un sitio no sedimentario el cual constituyó un valor extremo y opuesto a los demás sitios. Este sitio según el análisis de ANDEVA fue diferente al resto de los sitios, por presentar los máximos valores de contenido de arena y menores valores de contenido de limo. Los restantes sitios conformaron un solo grupo donde se encontraron agrupadas el resto de especies no comunes. Este vínculo de las especies con la variable de arena es detallado más adelante mediante el análisis de regresión y canónico. La relación extrema de las especies pudo ser evaluado por el mismo análisis de NMS que evidenció una fuerte asociación entre las especies y los sitios. De tal manera para 15 especies no comunes y *S. trichogyna*, esta última evaluada mediante búsqueda intensiva, en los 8 sitios encuentra en 53 interacciones una solución de 1 dimensión con un estrés final de 0.00011 y una estabilidad final de 0.00006 para el cual el coeficiente de determinación r^2 indica que este eje representa el 66.4% de la varianza. Se considera satisfactorio cuando se puede explicar más del 50% de la varianza (Mc Cune & Grace 2002). En esta única dimensión se registró con los mayores valores de correlación a las especies *L. procera* -0.681, *L. ampla* 0.501, *M. zapota* -0.667, *P. guatemalensis* -0.636, *S. trichogyna* 0.786, *S. macrophylla* -0.671 (Figura 12).

Figura 12. Diagrama de ordenación de NMS muestra la relación entre los 8 sitios muestreados y las especies maderables no comunes en ellos. Los cuadrados pequeños representan cada uno de los sitios y los conjuntos de letras son las iniciales de las especies de árboles. *C. pentandra* (CEIBPE), *H. mesoamericanum*, (Corali), *Dussia sp.* (Granadi), *V. guatemalensis* (VOCHGU), *L. ampla* (LECYAM), *M. guianensis* (MINQGU), *S. trichogyna* (SACOTR), *C. odorata* (CEDROD), *P. rohrii* (PTERRO), *T. guayacan* (TABEGU), *P. dimorphandrum* (PLATDI), *C. brasiliense* (CALOBR), *M. zapota* (MANIZA), *P. guatemalensis* (PODOGU), *S. macrophylla* (SWEIMA), *L. procera* (LAETPR).



La prueba NMS en 72 parcelas de 0.01 ha con abundancia de 13 especies de brinzales encontró, en 200 interacciones, soluciones de 2 dimensiones pero con valores de estrés final mayores a 26 y valores de inestabilidad mayores que 0.0001 que fue indicado por Mc Cune & Grace (2002) como valor mayor aceptable. De tal manera los ejes explicaron muy poco de la variabilidad (por debajo de 50%) y los coeficientes de correlación fueron bajos. Estas fueron evidencias de la carencia de estructura en los datos y la inexistencia de relación de las especies con las parcelas de muestreo, razón por la que no es presentado el gráfico.

4.4.2 Análisis de variables de suelo y su relación con el conjunto de especies de árboles

La prueba de Mantel constituyó un primer paso en la evaluación de la relación existente entre las variables de suelo y las especies arbóreas. Mediante esta prueba fue posible evaluar la relación entre dos matrices de datos, una principal con los datos de las especies y otra secundaria con los datos de las variables ambientales (Mc Cune & Grace 2002). De tal forma fue evaluado el vínculo entre las variables ambientales y los datos de las especies; comunes, no comunes y brinzales, señalando cual estuvo significativamente relacionada con los datos ambientales. Para los datos de árboles de especies comunes y no comunes se encontró relación significativa. Sin embargo esta prueba no encontró

significativa la asociación entre las abundancias de los brinzales y las variables ambientales (Cuadro 5). Este resultado fue consistente con la prueba de NMS, porque la falta de estructura detectada en la prueba NMS pudo estar vinculada con la no relación entre el conjunto de datos de especies con el conjunto de datos ambientales.

Cuadro 5. Resultados de la Prueba de Mantel.

	r	p
Especies comunes	0.234	0.001
Especies no comunes	0.752	0.006
Brinzales	0.088	0.041

Mediante la aplicación de pruebas parciales de Mantel que evaluaron la asociación de las especies con cada una de las variables registradas en el estudio, fue posible evidenciar que las variables están más o menos asociadas con los árboles de acuerdo a la etapa de desarrollo de los árboles. En tal sentido la prueba indicó que los valores de contenido de arena, limo y arcilla están más vinculados en las etapas de brinzales (Cuadro 6). Por otra parte en la etapa de árboles ($dap \geq 5$ cm) solamente fueron significativas las variables de pendiente y limo. Las variables de profundidad del suelo y pH no presentaron una asociación significativa con las especies. La identificación de la relación de las variables en las etapas de desarrollo de las especies es consistente con algunos resultados del análisis de NMS y ANDEVA que vincularon a *L. procera*, *S. macrophylla*, *P. guatemalensis*, *M. zapota* con sitios no sedimentarios que a la vez presentaron mayores contenidos de arena.

Cuadro 6. Resultados de las pruebas parciales de Mantel.

	Brinzales		Especies comunes		Especies no comunes	
	r	p	r	p	r	p
Pendiente	0.015	0.333	0.099	0.047	0.240	0.094
Profundidad	-0.036	0.226	0.029	0.297	-0.199	0.227
PH	-0.008	0.413	0.032	0.247	0.243	0.136
Arena	0.081	0.01	0.165	0.001	0.259	0.144
Limo	0.098	0.036	0.177	0.007	0.794	0.058
Arcilla	0.093	0.018	0.003	0.467	-0.038	0.537

4.5 PATRONES A NIVEL DE ESPECIES INDIVIDUALES

4.5.1 Relación de las abundancias de las especies con los factores de fragmentación y origen del suelo

Al realizar el ANDEVA de las especies dentro de los gradientes de fragmentación y origen del suelo resultó que la mayoría de las especies (14 de las 23 especies) no mostraron diferencia significativa (Cuadro 15, Anexos 5, 6 y 7). En los casos de diferencia significativa la evidencia fue más clara en el análisis del gradiente de origen de suelo y menos diferenciable en fragmentación, aunque la mayoría de

especies (16 de las 23 especies) sí fue significativa en algunas de las variables edáficas de forma independiente (Cuadro 15, Anexo 5, 6 y 7). Esto se puso en evidencia en algunos casos al ser significativa la interacción entre fragmentación y origen del suelo en el modelo de ANDEVA. Esta interacción fue una evaluación del efecto conjunto de la fragmentación y origen del suelo, el cual refleja la influencia de ambos gradientes a la vez. La interpretación de esta interacción en algunos casos puede ser ilustrada observando las densidades promedio de las especies en los gradientes (Figuras 13, 14 y 15).

Entre las especies comunes, solamente *C. guianensis* presentó diferencia significativa en el gradiente de fragmentación, presentando mayor densidad promedio en el paisaje no fragmentado. Adicionalmente *C. guianensis* presentó diferencia significativa en la interacción del modelo de ANDEVA, en este caso se pudo observar que las densidades promedio de esta especie son desiguales en ambos gradientes (Figura 13a, Anexo 5). Dos de los sitios con mayor abundancia de *C. guianensis* estuvieron en el paisaje no fragmentado, pero los tres sitios con mayor densidad de esta especie son los que presentaron los menores contenidos de arena. Además en dos sitios del paisaje fragmentado se registraron densidades < 1 ind/ha y coincidieron con los mayores contenidos de arena evidenciando alguna asociación (Anexos 3 y 5).

Las especies *O. novogranatensis*, *V. koschnyi* y *V. multiflora* presentaron diferencias significativas relacionados con el gradiente de origen del suelo, siendo al igual que *C. guianensis* más abundantes en suelos sedimentarios. En estos casos la abundancia parece estar asociada con mayor fuerza al gradiente de origen del suelo y no parece influenciada por la fragmentación (Figura 13b, c, d, Anexo 5).

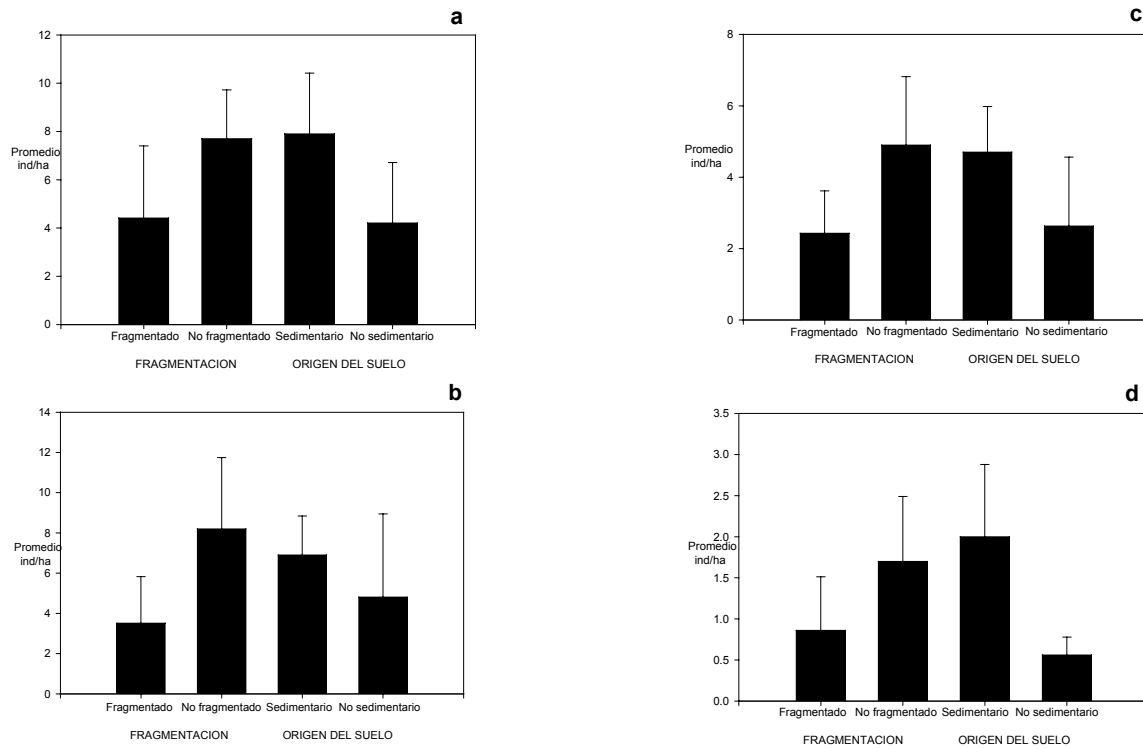


Figura 13. Promedios y error estándar de densidad poblacional de especies comunes influenciadas significativamente por los gradientes ambientales de fragmentación y/o origen del suelo. a) *C. guianensis*, b) *O. novogranatensis*, c) *V. koschnyi*, d) *V. multiflora*.

Las especies no comunes *L. procera*, *S. macrophylla*, *M. guianensis* y *P. rohrii* presentaron diferencias significativas con relación al gradiente de fragmentación (Figura 14 a, b, c, Anexo 6). Las dos primeras presentaron mayor densidad en el paisaje fragmentado, la tercera y cuarta fueron mayores en el paisaje no fragmentado. En el gradiente de origen del suelo *L. procera* y *S. macrophylla* presentaron mayor densidad en sitios no sedimentarios. Estas últimas especies también fueron significativas en la interacción del modelo de ANDEVA, lo que evidenció que sus densidades están vinculadas con los gradientes de fragmentación y origen del suelo a la vez.

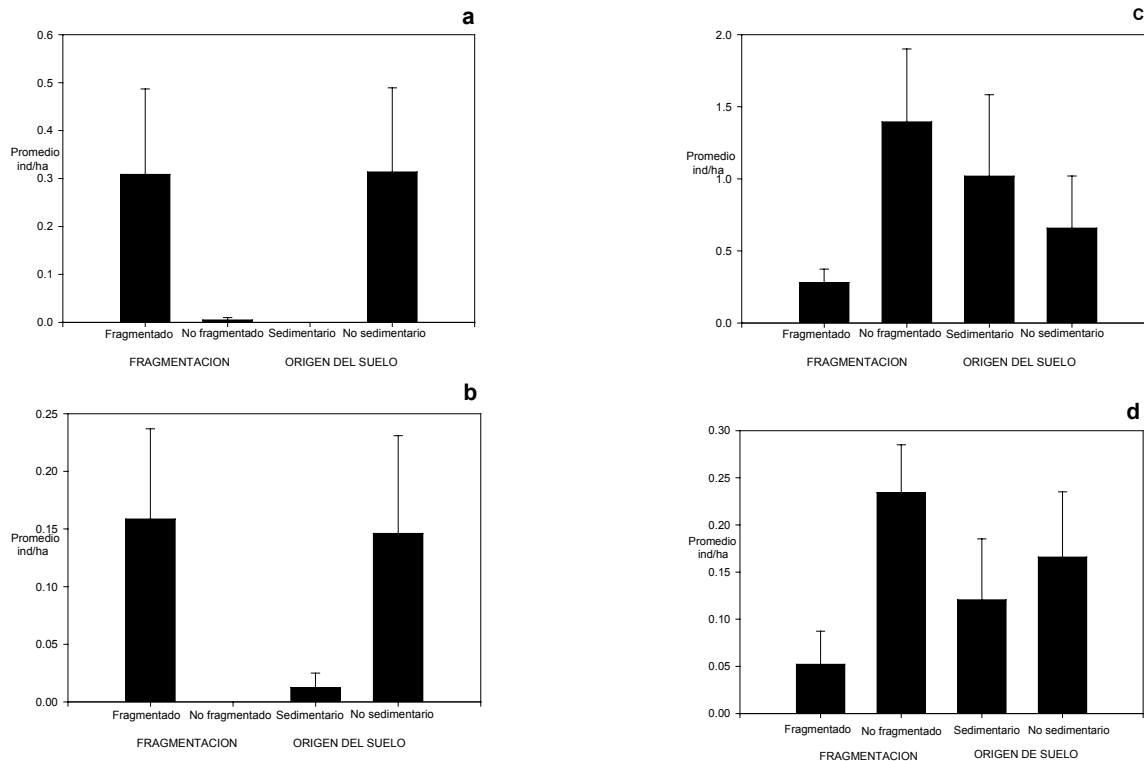


Figura 14. Promedios y error estándar de densidad poblacional de especies no comunes influenciadas significativamente por los gradientes ambientales de fragmentación y/o origen del suelo. Escalas diferentes entre gráficos. a) *L. procera*, b) *S. macrophylla*, c) *M. guianensis*, d) *P. rohrii*.

En la categoría de brinzales *D. panamensis* y *S. trichogyne* presentaron significativamente mayor densidad poblacional en sitios no fragmentados (Figura 15 a, b, Anexo 7). Por su parte *M. zapota* presentó brinzales solamente en sitios fragmentados (Figura 15 c, Anexo 7) estas especies no presentaron diferencias significativas en el gradiente de origen del suelo ni en la interacción del modelo de ANDEVA lo que lleva a pensar que la influencia de la fragmentación es independiente. Para las primeras especies el análisis de regresión no detectó influencia significativa de ninguna variable de suelo, pero en *M. zapota* si encuentra un fuerte vínculo con el contenido de arena y limo. El contraste en *M. zapota* entre la no diferencia significativa en el origen del suelo y el vínculo con arena y limo puede evidenciar que no existe una clara correspondencia entre el gradiente de origen de suelo y cada una de las variables edáficas. Por su parte *C. brasiliense*, *C. guianensis* y *O. novogranatensis* presentaron diferencia significativa únicamente en la interacción del modelo de ANDEVA, esto es indicativo que aunque no hubo diferencias en los gradientes de forma independiente, si pudo detectarse de forma conjunta. Las tres especies presentaron mayores densidades dentro del paisaje no fragmentado y a la vez en sitios sedimentarios, aunque las diferencias no fueron tan obvias como en casos donde las influencias de los gradientes fueron independientes (Figura 15 d, e, f, Anexo 7).

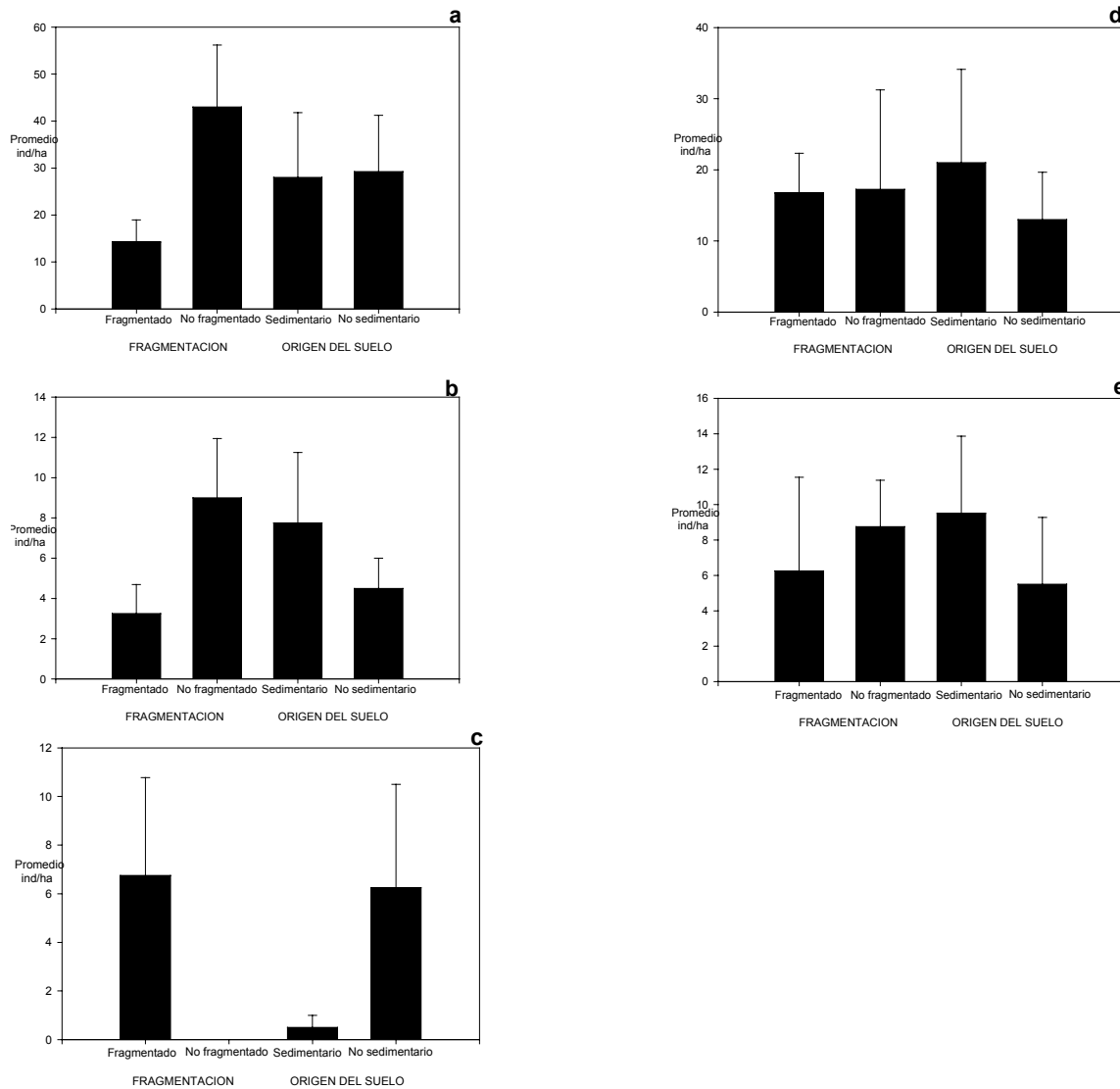


Figura 15. Promedios y error estándar de densidad poblacional de brinzales con influencias significativas de los gradientes ambientales de fragmentación y/o origen del suelo. a) *D. panamensis*, b) *S. trichogyna*, c) *M. zapota*, d) *C. brasiliense*, e) *C. guianensis*, f) *O. novogranatensis*.

4.5.2 Análisis de variables de suelo y su influencia en las especies individuales

Los resultados de la prueba de Mantel fueron mejor detallados mediante los resultados del análisis de regresión, que logró detectar las especies que están asociadas a las variables de pendiente, profundidad, pH y textura del suelo. Además evaluó en cada caso la robustez del modelo elaborado mediante el valor de r^2 . Igual que en la prueba de Mantel, la regresión múltiple encontró que la influencia de las variables edáficas cambia en las especies según la etapa de desarrollo de los individuos. Las variables de arena, limo y arcilla fueron identificadas como variables vinculadas con la abundancia de las especies. Además mediante un análisis de multicolinealidad fue detectada alta correlación entre las variables de arena y limo, eliminando del análisis de regresión al limo por ser menos significativa que la arena. Esta alta correlación entre ambas variables es consistente con el análisis de varianza en que se identifica una relación inversa de ambas variables. Por otra parte las variables profundidad y pH del suelo estuvieron vinculadas con pocas especies. En el caso de pH podría sospecharse que bajos valores (suelos ácidos) reducen la disponibilidad de nutrientes para la mayoría de las plantas, pero algunas parecen adaptarse mejor a dichas condiciones sea por asociaciones con microorganismos u optimización del uso de los nutrientes (Cuadros 7, 8, 9).

Cuadro 7. Modelos generados por regresión múltiple para las especies comunes en 20 ha.

Especies	Modelo	gl	r^2	Pend	Prof	pH	Are
				Prob>F			
<i>C. guianensis</i>	$y = -0.993 + 0.071 \text{pend}$	6	0.525	0.042			
<i>D. panamensis</i>	$y = 3.3 - 0.01 \text{pend} - 0.03 \text{prof} - 0.04 \text{are}$	4	0.91	0.14	0.04		0.02
<i>O. novogranatensis</i>	$y = -1.603 + 0.088 \text{pend}$	6	0.555	0.033			
<i>S. trichogyna</i>	$y = 86.68 - 1.66 \text{are}$	6	0.31				0.14
<i>V. kochnyi</i>	$y = 1.220 - 0.042 \text{are}$	6	0.355				0.118
<i>V. ferruginea</i>	$y = 24.559 - 0.044 \text{prof} - 3.924 \text{pH}$	5	0.710		0.141	0.039	

Cuadro 8. Modelos generados por regresión múltiple para las especies no comunes en 446.81 ha.

Especies	Modelo	gl	r^2	Prof	PH	Are	Arc
				Prob>F			
<i>C. odorata</i>	$y = -0.682 + 0.083 \text{prof}$	6	0.731	0.006			
<i>H. mesoamericanum</i>	$y = 25.538 - 4.3 \text{pH}$	6	0.339		0.12		
<i>L. procera</i>	$y = 32.87 + 1.25 \text{are} - 1.39 \text{arc}$	5	0.768			0.02	0.116
<i>L. ampla</i>	$y = 165.32 - 26.34 \text{pH}$	6	0.554		0.03		
<i>M. zapota</i>	$y = 1.059 + 3.446 \text{are}$	6	0.920			0.0002	
<i>M. guianensis</i>	$y = 547.672 - 91.724 \text{pH}$	6	0.492		0.05		
<i>P. guatemalensis</i>	$y = 0.081 + 0.057 \text{are}$	6	0.754			0.005	
<i>P. rohrii</i>	$y = -10.674 + 0.775 \text{arc}$	6	0.357				0.11
<i>S. macrophylla</i>	$y = 16.15 + 0.64 \text{are} - 0.68 \text{arc}$	5	0.88			0.008	0.03
<i>T. guayacan</i>	$y = 26.509 - 0.471 \text{prof}$	6	0.588	0.026			
<i>V. guatemalensis</i>	$y = -80.11 + 16.48 \text{pH} - 0.4 \text{are}$	5	0.834		0.13	0.011	

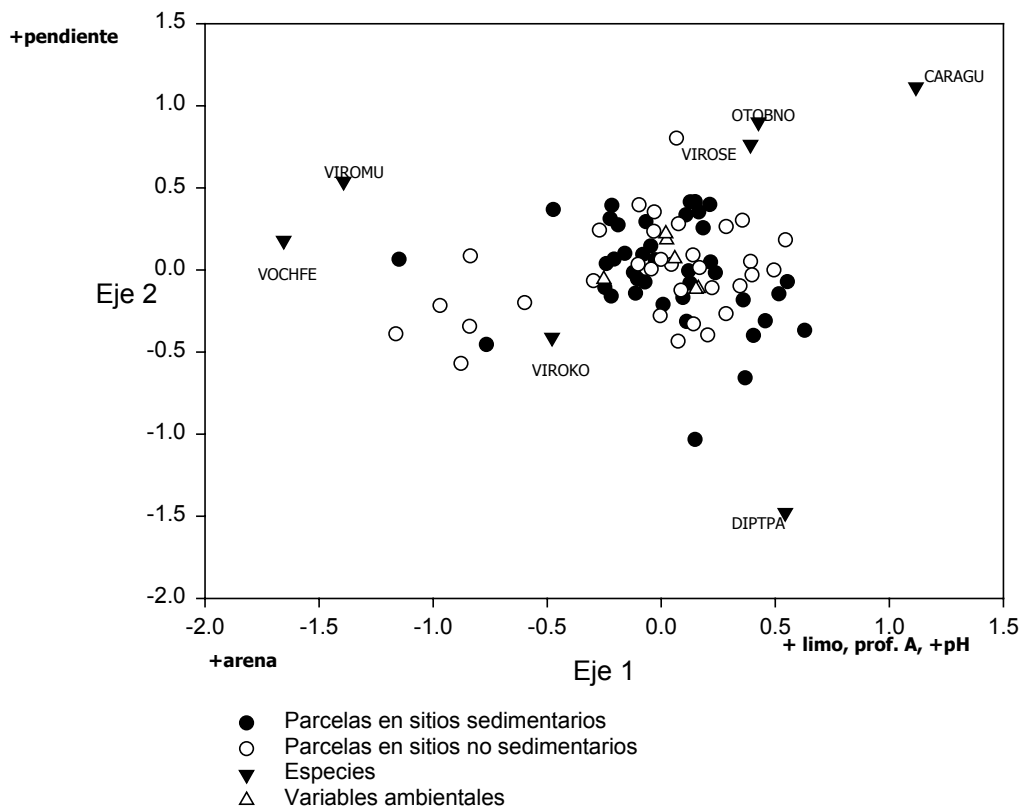
Cuadro 9. Modelos generados por regresión múltiple para brinzales en 0.8 ha.

Especies	Modelo	gl	r ²	Prof	Pend	PH	Are	Arc
				Prob>F				
<i>C. guianensis</i>	$y = -1.068 + 0.052 \text{pend}$	6	0.717		0.008			
<i>M. zapota</i>	$y = -0.61 + 0.28 \text{pH} + 0.053 \text{are} - 0.03 \text{arc}$	4	0.99			0.06	0.0002	0.015
<i>O. novogranatensis</i>	$y = -0.537 + 0.049 \text{pend}$	6	0.365		0.112			
<i>T. guayacan</i>	$y = -0.003 + 0.005 \text{are}$	6	0.760				0.004	
<i>V. kochnyi</i>	$y = 1.58 - 0.016 \text{prof} - 0.024 \text{are}$	5	0.63	0.09			0.13	
<i>V. multiflora</i>	$y = 0.070 + 0.005 \text{are}$	6	0.449				0.068	
<i>V. guatemalensis</i>	$y = 2.85 - 0.06 \text{pend}$	6	0.35		0.121			

Por otra parte los resultados del análisis canónico también fueron consistentes con los resultados de la prueba de Mantel y regresión múltiple que identificaron la relación entre las especies con la textura del suelo. Además igual que la regresión incluyó para algunas especies las variables de pendiente y profundidad del suelo y en menor grado los valores de pH.

El análisis canónico coincidió con los resultados de la prueba NMS y de Mantel al encontrar débiles patrones en los datos de las especies comunes, pero fuerte evidencia con datos de las especies no comunes, igual que los otros análisis no logró explicar mucha variabilidad en los datos de brinzales. El análisis de correspondencia aplicado a datos de las 7 especies comunes más abundantes y las variables ambientales en 73 parcelas generó 3 ejes con dos de ellos que fueron significativos (eje 1, $p = 0.05$; eje 2, $p = 0.01$; eje 3, $p = 0.33$). Sin embargo estos ejes explicaron apenas 15.1 % (eje 1= 8.2, eje 2= 5.6, eje 3= 1.3) de la varianza de la especies. Es decir que encontró ligera asociación entre las especies y los datos de las variables ambientales. Este modelo vinculó al eje 1 con la variable ambiental de arena y a la vez con las especies *C. guianensis*, *D. panamensis*, *V. multiflora* y *V. ferruginea*. El análisis vinculó al eje 2 con las variables ambientales de pendiente y arcilla y a la vez con las especies *C. guianensis*, *D. panamensis* y *O. novogranatensis* (Figura 16, Cuadros 10 y 11).

Figura 16. Diagrama resultado del análisis canónico muestra la relación entre 7 de las especies comunes, 73 parcelas de muestreo y las variables ambientales, en los ejes 1 y 2.



Cuadro 10. Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las variables ambientales con los ejes 1 y 2 generados por análisis canónico.

	Eje 1	Eje 2
	r	r
Pendiente	0.067	0.615
Profundidad del horizonte A	0.199	0.273
pH	0.391	-0.362
Porcentaje de arena	-0.766	-0.212
Porcentaje de limo	0.478	-0.351
Porcentaje de arcilla	0.102	0.750

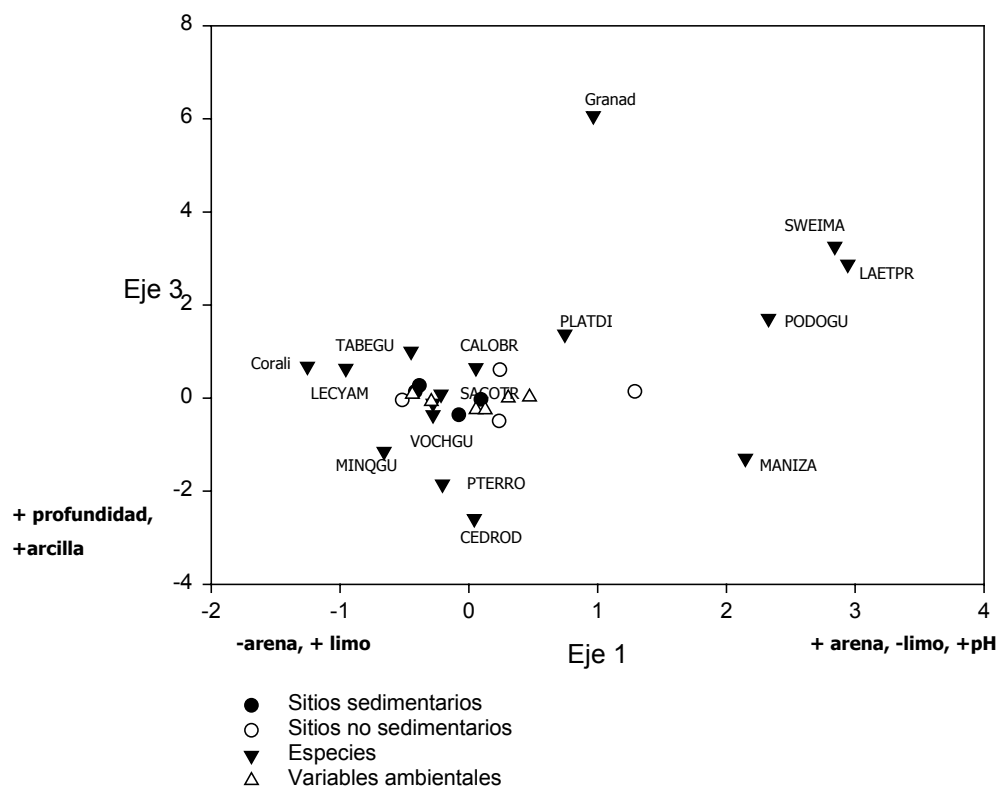
Cuadro 11. Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las especies comunes con los ejes 1 y 2 generados por análisis canónico.

	Eje 1	Eje 2
	r	r
<i>C. guianensis</i>	0.299	0.268
<i>D. panamensis</i>	0.243	-0.415
<i>O. novogranatensis</i>	0.141	0.234
<i>V. koschnyi</i>	-0.092	-0.061
<i>V. multiflora</i>	-0.203	0.1
<i>V. sebifera</i>	0.102	0.156
<i>V. guatemalensis</i>	-0.372	0.073

En el análisis de correspondencia canónica aplicado a datos de los 8 sitios de muestreo de 16 especies no comunes y las variables ambientales generó un primer eje que explicó 41.7% de la

varianza, el segundo y el tercero explicaron respectivamente 19.8% y 16.7% de la varianza. Además el nivel de significancia de los ejes 1 y 3 (eje 1, $p = 0.03$; eje 2, $p = 0.69$; eje 3, $p = 0.01$) permitió rechazar la hipótesis de no relación entre los datos de las especies y los datos ambientales. Este modelo vinculó al eje 1 con las variables de pendiente, pH, porcentaje de arena y porcentaje limo y a la vez con las especies *H. mesoamericanum*, *L. procera*, *L. ampla*, *M. zapota*, *M. guianensis*, *P. guatemalensis*, *S. trichogyna*, *S. macrophylla*. El eje 3 fue vinculado con las variables de profundidad y porcentaje de arcilla y a la vez con las especies *C. odorata*, *Dussia* sp. *L. procera*, *M. guianensis*, *P. rohrii* y *S. macrophylla* (Figura 17, Cuadros 12 y 13).

Figura 17. Diagrama resultado del análisis canónico muestra la relación entre 15 especies no comunes, 1 especie común, los 8 sitios de muestreo y las variables ambientales, en los ejes 1 y 3.



Cuadro 12. Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las variables ambientales con los ejes 1 y 3 generados por análisis canónico.

	Eje 1	Eje 3
Pendiente	-0.605	-0.301
Profundidad del horizonte A	0.053	-0.78
pH	0.634	0.048
Porcentaje de arena	0.951	0.101
Porcentaje de limo	-0.89	0.201
Porcentaje de arcilla	0.252	-0.797

Cuadro 13. Valores de correlación (Pearson and Kendall según Mc Cune & Grace 2002) de las especies no comunes con los ejes 1 y 3 resultantes del análisis canónico.

	Eje 1	Eje 3
	r	r
<i>C. brasiliense</i>	-0.096	0.133
<i>C. odorata</i>	-0.076	-0.764
<i>C. pentandra</i>	-0.284	-0.145
<i>H. mesoamericanum</i>	-0.585	0.105
<i>Dussia</i> sp.	0.128	0.671
<i>L. procera</i>	0.810	0.515
<i>L. ampla</i>	-0.853	0.169
<i>M. zapota</i>	0.844	-0.462
<i>M. guianensis</i>	-0.589	-0.628
<i>P. dimorphandrum</i>	0.254	0.359
<i>P. guatemalensis</i>	0.730	0.331
<i>P. rohrii</i>	-0.243	-0.787
<i>S. trichogyna</i>	-0.537	-0.156
<i>S. macrophylla</i>	0.792	0.601
<i>T. guayacan</i>	-0.442	0.313
<i>V. guatemalensis</i>	-0.312	-0.26

El análisis canónico aplicado a los datos de brinzales generó 3 ejes, los cuales logran explicar solamente 11.2% de la varianza de las especies maderables. Además el valor de significancia de los ejes (eje 1, $p = 0.64$; eje 2, $p = 0.1$ y eje 3, $p = 0.36$) no permitió rechazar la hipótesis estadística de no relación entre los datos de las especies y los datos ambientales.

5 DISCUSIÓN

5.1 Estructuras poblacionales y sus potenciales maderables

Las estructuras poblacionales de algunas especies encontradas en este estudio coinciden con Gallego y Finegan (2004) en patrones relativos a las distribuciones de clases diamétricas, por ejemplo *C. guianensis*, *D. panamensis*, *V. ferruginea*, sin embargo, en este estudio fue encontrado un esquema diferente para *L. ampla* y *S. trichogyna*. Ambos estudios identifican con densidades mayores a 1 ind/ha a: *C. guianensis*, *D. panamensis* y *S. trichogyna*. Además reportan densidades normalmente menores a 1 ind/ha para especies como *L. ampla*. Las especies *C. brasiliense*, *M. guianensis*, *V. multiflora* presentaron densidades que en algunos sitios fueron menores y en otros fueron mayores a 1 ind/ha, sin presentar un patrón claro. Estas últimas especies pueden llevar a retomar el señalamiento de Gallego y Finegan (2004) en identificar las limitaciones de estas categorías arbitrarias de abundancia para tomar decisiones de manejo para algunas especies maderables. Es decir que decidir el aprovechamiento de una especie solamente porque presenta densidades > 1 ind/ha en un área determinada sigue siendo un criterio arbitrario. En todo caso este criterio de abundancia debería ser conjugado con otras características de cada especie, por ejemplo la disponibilidad de regeneración natural, la distribución en clases diamétricas, el temperamento ecológico y las condiciones del paisaje (abundancia a escala de paisaje). Para el resto de las especies incluidas en el presente estudio también se obtuvieron los datos estructurales de sus poblaciones,

estos datos son útiles para orientar algunos aspectos de monitoreo o manejo, por ejemplo la evaluación de dichas especies como susceptibles a declive de sus poblaciones, la elaboración de regulaciones de manejo de las especies maderables dentro del municipio de El Castillo. Aunque el presente estudio brinda insumos muy importantes para el diseño y orientación de políticas de conservación y manejo forestal en el municipio de El Castillo, es necesario señalar que su posible éxito estaría fundamentado también en la claridad de los objetivos de manejo a corto, mediano plazo y largo plazo, así como la coherencia de las acciones de manejo y la implementación de procesos de monitoreo que sea relevante para el manejo. Además para la definición de los objetivos de la actividad forestal y el manejo de las especies es necesario adicionar un análisis de rareza de la especies como el enfoque desarrollado por Gallego y Finegan (2004) para evaluar la susceptibilidad de declive de las poblaciones de algunas especies. Este tipo de análisis podría evidenciar que aunque algunas especies son comunes en el municipio de El Castillo también pueden ser especies endémicas y/o escasas a nivel regional. De tal manera las políticas de conservación y manejo forestal deben contar con enfoques que evalúen la situación de cada una de las especies maderables dentro de marcos geográficos mayores.

En términos generales tres grupos de especies pueden identificarse a partir de sus densidades poblacionales (Cuadro 14); aquellas representadas por *C. guianensis*, *D. panamensis*, *O. novogranatensis*, *V. ferruginea* que están presentes en todos los sitios, con densidades altas, valores de área basal alta o media, poblaciones distribuidas en todas o la mayoría de las clases diamétricas y alta o media densidad promedio de brinzales. Todas con excepción de *D. panamensis* presentaron distribución con sesgo hacia la derecha, estas especies pueden ser consideradas con estructuras poblacionales con buen potencial de manejo forestal. Sin embargo para algunas especies deben ser tomadas en cuenta otros aspectos relativos a su temperamento ecológico. Por ejemplo Clark & Clark (1987) demuestran que *D. panamensis* presenta tasas de crecimiento moderadas. Además Finegan et al. (1999) identifican para *C. guianensis* incrementos diamétricos lentos o muy lentos reduciendo el potencial de manejo forestal. Otro grupo de especies representado por *C. brasiliense*, *M. guianensis*, *S. trichogyna* y *V. koschnyii* están presentes en todos o en la mayoría de los sitios, con densidades promedios media o poca, valores de área basal medios o bajos, sus poblaciones están distribuidas en la mayoría o pocas clases diamétricas y con densidad alta o media de brinzales (Cuadro 14). Estas especies pueden ser consideradas con estructuras poblacionales con elementos favorables para el manejo pero con media o baja disponibilidad de área basal en bosques naturales. Esta “debilidad” podría ser superada considerando, en algunos casos, su manejo en sistemas de plantaciones forestales para aquellos casos en que el crecimiento no sea lento y se adapten a dicho manejo. El aprovechamiento en bosques naturales de estas especies debería ser considerado únicamente en sitios donde se demuestre claramente que las densidades y las áreas basales son medias o altas y su población está distribuida en la mayoría de las clases diamétricas y debería considerarse la prescripción de zonas de conservación usando como criterios la existencia de dichas poblaciones. El

resto de las especies pueden ser consideradas con estructuras poblacionales que presentan muchas debilidades en sus estructuras poblacionales, y principalmente “deficiencias” en su capacidad de regeneración al presentar muy poca o nula abundancia de brinzales. Valores altos en los parámetros estructurales de estas especies podrían ser indicativos de alguna condición particular de sitio, que debería incentivar la conservación de dichas áreas en vez de justificar la extracción maderera (Cuadro 14). Por otra parte especies como *L. ampla* son señaladas por Clark & Clark (1992) con muy bajas tasas de crecimiento diamétrico. Estos mismos autores y Finegan et al. (1999) identifican también a *M. guianensis* y *V. sebifera* con lentos incrementos diamétricos. El poco conocimiento sobre las causas de los reducidos tamaños poblacionales de las especies raras no favorece el manejo de estas especies y justifica el estudio de los procesos ecológicos que designa a estas especies con tamaños poblacionales reducidos y escasa regeneración.

Cuadro 14. Valores promedios de los parámetros poblacionales de árboles maderables en el municipio de El Castillo.

Especie	Presencia en los sitios				Densidad promedio (ind/ha)				Área basal promedio (m ² /ha)			Clases diamétricas				Densidad promedio de brinzales (ind/ha)			
	Todos	Mayoría	Algunos	Pocos	Alta	Media	Poca	Baja	Alta	Media	Baja	Todas	Mayoría	Pocas	Muy pocas	Alta	Media	Poca	Muy poca
<i>C. brasiliense</i>		X					0.73				0.09		11			680			
<i>C. guianensis</i>	X				6.1				2.62				14			300			
<i>C. odorata</i>			X					0.03			0.009		9						0
<i>C. pentandra</i>		X						0.06			0.09		10						0
<i>H. mesoamericanu</i>			X					0.03			0.02		7						0
<i>D. panamensis</i>	X				5.7				7.75			16				1145			
<i>Dussia sp.</i>				X				0			0.0001				1				0
<i>L. procera</i>			X					0.17			0.02		9						0
<i>L. ampla</i>	X							0.41	0.127			16							0
<i>M. zapota</i>			X					0.52			0.155		15			135			
<i>M. guianensis</i>	X							0.87			0.059		9			115			
<i>O. novogranatensis</i>	X				5.9				0.44			7				475			
<i>P. dimorphandrum</i>			X					0.02			0.004			5					0
<i>P. guatemalensis</i>				X				0.01			0.0001				2				0
<i>P. rohrii</i>		X						0.15			0.03		9						0
<i>S. trichogyna</i>	X							1.49	0.23			12				195			
<i>S. macrophylla</i>			X					0.09			0.017		11						0
<i>T. guayacan</i>	X							0.28			0.07		14						0
<i>V. koschnyi</i>	X					3.65			0.15					4		390			
<i>V. multiflora</i>		X						1.6			0.05				3				45
<i>V. sebifera</i>	X					4.35			0.71			9							20
<i>V. ferruginea</i>	X				7.4				3.08			16				685			
<i>V. guatemalensis</i>	X							0.15			0.02		11			290			

Todos: 8 sitios muestreados

Mayoría: 6 o mas sitios

Algunos: 3 a 5 sitios

Pocos: 1 a 2 sitios

Alta: ≥ 5 ind/ha

Media: $\geq 2 \leq 4.9$ ind/ha

Poca: $\geq 0.5 \leq 1.9$

Baja: ≤ 0.5 ind/ha

Alta: > 1 m²/ha

Media: $\geq 0.1 \leq 1$ m²/ha

Baja: < 0.1 m²/ha

Todas: 16 clases

Mayoría: 7 a 15 clases

Pocas: 4 a 6 de clases

Muy pocas: 3 clases o menos

Alta: ≥ 500 ind/ha

Media: $\geq 100 < 500$ ind/ha

Poca: $\geq 10 < 100$ ind/ha

Muy poca: < 10 ind/ha

Especies con poblaciones reducidas o con poca representación en las clases diamétricas menores son probablemente las que no deberían ser aprovechadas porque al extraer a los individuos mayores implicaría la eliminación de la mayor parte de la población. En esta condición encontramos a *C. pentandra*, *Dussia sp.*, *H. mesoamericanum*, *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis*. Sin duda es importante investigar las condiciones o los procesos que favorecen la regeneración de estas especies.

Por otra parte *C. pentandra* representó una excepción del resto, esta especie tiene pocos individuos que representan a los árboles más grandes del bosque y con ningún individuo con diámetro menor a 50 cm de DAP, es decir que la regeneración de esta especie en los bosques de El Castillo es casi nula. Este resultado es consistente con Condit et al. (1998) quienes describieron un gremio de tres especies, entre ellas *C. pentandra*, que incluyó a los árboles más grandes del bosque que además no presentaron juveniles, estos autores las identificaron como especies de sucesión temprana que son también de muy larga vida y todas tienen poblaciones en declive. La explicación que atribuyen a estas especies es que invadieron durante un disturbio a gran escala en el pasado y ahora están desapareciendo del bosque. Esta especie por su falta de regeneración y su reducido número de individuos es una población probablemente en declive en los bosques del municipio de El Castillo.

5.2 Relación de gradientes ambientales y variables ambientales con las especies maderables

5.2.1 Consideraciones generales

En términos generales el análisis desarrollado estuvo enfocado en dos niveles; (1) conjunto de especies y (2) especies individuales. Por un lado los análisis de Mantel, NMS y en menor grado discriminante canónico, evaluaron el conjunto de datos de las especies y su relación con variables ambientales. Estos análisis evidenciaron patrones entre los datos que fueron detectados con mayor contundencia cuando aumentamos la escala de muestreo. De tal manera fue detectada fuerte estructura en los datos de las evaluaciones por sitio de ca. 50 ha, con vínculos bien marcados entre las especies y las variables, en estos casos las variables fueron altamente significativas y modelos robustos. En las parcelas de 50 m x 50 m se detectó estructuras en los datos, y para algunas especies vínculos con variables edáficas pero en ningún caso altamente significativas y presentaron modelos menos robustos. En los datos de las parcelas de 10 m x 10 m no se detectaron estructuras consistentes, aunque a nivel individual fueron detalladas algunas relaciones específicas con algunas variables ambientales. En los casos de especies comunes, no comunes y brinzales se descubrieron evidencias que indicaron respuestas individualizadas de las especies a los gradientes y variables ambientales consideradas. Por otra parte los análisis de ANDEVA, canónico y regresiones dirigidos a evaluar los vínculos de cada especie con las variables ambientales dieron indicios que existe poca correspondencia entre los gradientes (fragmentación y origen del suelo) con las variables edáficas incluidas en el estudio (Cuadro 15). De esta manera la mayoría de las especies no responden de forma clara a los gradientes pero si presentaron respuesta a los valores de las variables edáficas, principalmente de textura del suelo, demostrando comportamientos individuales. En una primera exploración mediante ANDEVA se lograron encontrar las diferencias y similitudes edáficas de los sitios que aunque detectó diferencias altamente significativas no se identificó correspondencia entre las variables edáficas con los gradientes ambientales de fragmentación y origen del suelo. Este primer

resultado fue consistente con los resultados de ANDEVA de las especies en cuanto a los mismos gradientes, porque la mayoría no mostró diferencias significativas, probablemente a causa de que la mayoría de las especies incluidas en el estudio son poco abundantes. Sin embargo algunas especies si mostraron algunas diferencias significativas, siendo más contundentes las evidencias para el gradiente de origen del suelo que para la fragmentación, este último parece afectar en primer lugar al proceso de regeneración evaluado mediante los brinzales. Estos resultados refuerzan la idea de que las especies presentan conductas individualizadas lo que fue confirmado mediante los análisis de regresión y canónico que asocian de forma contundente algunas especies con ciertas variables edáficas. Además fue identificado mediante la prueba de Mantel y regresión que la influencia de las variables edáficas en las especies cambia de brinjal a adulto. Es importante no perder de vista que la mayoría de las especies se comportaron individualmente ante las variables edáficas, y para lograr mejores evaluaciones de especies con baja densidad requerirá del uso de escalas grandes, principalmente por la complejidad de las interacciones y heterogeneidad de las variables dentro de un bosque húmedo tropical. Esta complejidad y heterogeneidad en el paisaje probablemente explique la dificultad para que variables edáficas, evaluadas de forma individual, sean totalmente coherentes con gradientes como la fragmentación y el origen del suelo dentro de un paisaje.

Cuadro 15. Resumen de relaciones de las especies con los gradientes y las variables ambientales.

	Fragmentado/No fragmentado			Pendiente máxima	Profundidad de horizonte A	% de pH	% de arena	% de limo	% de arcilla
	No fragmentado	Sedimentario/No sedimentario	X Sedimentario/No sedimentario						
<i>C. brasiliense</i>									
<i>C. guianensis</i>	X		X	X					
<i>C. odorata</i>				X					
<i>C. pentandra</i>									
<i>H. mesoamericanum</i>						X			
<i>D. panamensis</i>					X			X	
<i>Dussia sp.</i>									
<i>L. procera</i>	X	X	X			X			
<i>L. ampla</i>									
<i>M. zapota</i>							X		
<i>M. guianensis</i>	X					X			
<i>O. novogranatensis</i>		X		X					
<i>P. dimorphandrum</i>							X		
<i>P. guatemalensis</i>			X						
<i>P. rohrii</i>	X								X
<i>S. trichogyna</i>								X	
<i>S. macrophylla</i>	X	X	X				X	X	
<i>T. guayacan</i>					X				
<i>V. koschnyi</i>		X					X		
<i>V. multiflora</i>	X	X							
<i>V. sebifera</i>									
<i>V. ferruginea</i>				X	X				
<i>V. guatemalensis</i>					X			X	

5.2.2 Consideraciones puntuales

En el presente estudio los análisis de varianza encontraron diferencias significativas en los datos de las especies en función del gradiente de fragmentación. Parece razonable asumir que las estructuras poblacionales de las especies en el paisaje fragmentado han sido influenciadas por actividades humanas. Los sitios Quebracho, Guineal y Renner presentaron evidencia de incendios en sus bordes y sus propietarios han extraído algunos árboles del bosque. En el sitio La Juana fue realizado un aprovechamiento selectivo hace 5 años. Sin embargo resultó difícil aislar el efecto de la fragmentación en las especies. Al analizar caso por caso las especies con diferencias significativas encontramos elementos que parecen fundamentar el efecto de la fragmentación en las poblaciones, pero esta evidencia parece diluirse al observar que en algunas especies también respondieron al gradiente de origen del suelo o afectó a las especies solamente en la categoría de brinzales. En la mayoría de los casos fue difícil sintetizar la influencia de un factor sobre las poblaciones de árboles. En este sentido Clark et al. (1998) señalaron que la incapacidad para interpretar el efecto de gradientes en poblaciones vegetales indica que aún tenemos mucho que aprender sobre la historia natural básica de los árboles del bosque húmedo tropical. Por ejemplo *L. procera* es una especie que por su temperamento ecológico y su presencia mayoritaria, en nuestro caso, en parches de bosque impactados por incendios en sus orillas y su ausencia dentro de las áreas no fragmentadas pareció estar favorecida por el proceso de fragmentación. Sin embargo esta especie también fue significativa en el gradiente de origen del suelo. *C. guianensis* presentó una considerable reducción en su densidad poblacional dentro del paisaje fragmentado. Sin embargo, esta especie presentó la mayor densidad poblacional de todos los sitios en La Juana, donde fue realizado aprovechamiento hace 5 años. Aunque podría considerarse que la extracción de madera en el resto de sitios ha reducido sus densidades, los propietarios indicaron que no han realizado extracciones mayores. Este hecho puede poner en evidencia la posibilidad de manejo de especies comunes, sin poner en riesgo de declive sus poblaciones. Además puede evidenciar de nuevo el fuerte vínculo de algunas especies arbóreas con la textura del suelo, el sitio con mayor densidad de *C. guianensis* es el único que no presentó ningún contenido de arena que además fue asociado por el análisis canónico. Adicionalmente *C. guianensis* mostró diferencia significativa en el gradiente de origen del suelo y parece estar influenciada por la pendiente. En este estudio *C. guianensis* presentó una relación positiva con la pendiente (Cuadro 7 y Figura 16), en este sentido Clark et al. (1999) encontraron relación entre esta especie y el tipo de suelo, sin embargo encontraron una relación inversa con la pendiente. Otra especie que presentó diferencia dentro del gradiente de fragmentación es *S. macrophylla* pero también fue significativa en el gradiente de origen del suelo y en el análisis conjunto de los dos gradientes. La única especie que fue significativa solamente en el gradiente de fragmentación y no en el origen del suelo fue *P. rohrii* pero por su baja densidad en la región puede ser dudoso atribuir su densidad al efecto de la fragmentación. *D. panamensis*, *M. zapota*, *S. trichogyna* mostraron diferencias significativas en el gradiente de fragmentación solamente en la categoría de brinzales, sin embargo, mostraron estar vinculadas a factores de textura del suelo.

Es relevante considerar que en muchos casos la fragmentación ha sido reciente. De tal manera lo que encontramos en estos parches son árboles remanentes del bosque original. En este sentido no es posible observar todos los impactos eventuales que causará el proceso de fragmentación. A pesar de las dificultades actuales para aislar el vínculo de la fragmentación con las poblaciones de árboles, puede ser posible detectar algunas evidencias en procesos que iniciaron después del momento de la fragmentación como la regeneración. En el caso de *D. panamensis* y *S. trichogyna* tuvieron menor abundancia de brinzales en el paisaje fragmentado, no así en individuos con $\text{dap} \geq 5$ cm, esto puede ser atribuible a cambios en la acción de dispersores y depredadores de semillas y plántulas. Rosales (1998) indica que la abundancia de mamíferos grandes afecta significativamente la sobrevivencia de los propágulos de algunas especies, entre ellas *D. panamensis*. Este mismo autor encontró altamente significativa una menor dispersión de semillas en un bosque fragmentado con relación a uno no fragmentado. Por su parte Arias (2000) sugirió que las semillas son más propensas a altos porcentajes de depredación en bosques fragmentados. La disminución de brinzales también puede ser causada por afectación o modificaciones en las condiciones microambientales en las áreas fragmentadas. Para el caso de *D. panamensis* Clark et al. (1998) encontraron muy bajo porcentaje de arbolitos ubicados en claros. Además indican que *D. panamensis* presentó la capacidad de germinar, establecerse y sobrevivir largos períodos bajo el dosel del bosque. Caso contrario *M. zapota* presentó mayor cantidad de brinzales dentro del paisaje fragmentado pero no presentó diferencia significativa entre los individuos de $\text{dap} \geq 5$ cm. Es posible que parte de la explicación sea un caso inverso a las especies anteriores y pueda atribuirse a la ausencia de depredadores y dispersores. Aunque no fueron registrados datos de fauna en los sitios, la abundancia de mamíferos depredadores de frutos y semillas en los sitios no fragmentados fue notable, en dos ocasiones fueron encontrados grupos numerosos de cerdos de monte consumiendo frutos en el suelo y tropas de monos consumiendo frutos en el dosel, por el contrario, en los fragmentos de bosque la ausencia de mamíferos fue también notable. Estas especies de árboles fueron las únicas que en brinzales mostraron diferencia significativa en el gradiente de fragmentación. Además en términos generales mediante la prueba de Mantel no se encontró relación entre la abundancia de brinzales y las variables ambientales.

Los análisis de varianza también mostraron diferencias significativas de las especies dentro del gradiente de origen del suelo. Estos resultados fueron respaldados por los resultados de los análisis de regresión, la prueba de Mantel y de análisis canónico que muestran correlación significativa entre varias de las especies de árboles con los valores de textura del suelo. Diversos autores encuentran significativas preferencias de las especies de árboles por algunos tipos de suelos (Clark et al. 1998, Clark et al. 1999). Los suelos dentro del municipio de El Castillo son del orden Ultisol, el suborden predominante es Rhodic Kanhapludults, sin embargo se reportan dentro del municipio otros subórdenes (Alcaldía de El Castillo 2004). Los sitios Quebracho y Guineal están

identificados con suelos del suborden Plintaquic Kandiodults, estos sitios junto con el sitio Rener y con los sitios en Indio-Maíz, presentan menor densidad de *C. guianensis*, *O. novogranatensis*, *V. koschnyii* y *V. sebifera*, todas identificadas como comunes en los tres sitios restantes. Clark et al. (1998) y Clark et al. (1999) señalaron en general que aunque algunas especies presentan una distribución sesgada hacia un tipo de suelo no implica una restricción total a un tipo de suelo particular. Sin embargo Clark et al. (1999) también ilustraron casos de especies con alto sesgo de su distribución con relación al tipo de suelo, señalando a *Pterocarpus officinalis* entre ellos, estos autores indican que la facilidad para detectar dichas preferencias depende del porcentaje del área que ocupan los tipos de suelo dentro del paisaje. En el presente estudio *P. guatemalensis* (2 sitios), *S. macrophylla* (3 sitios) y *M. zapota* (5 sitios) se encontraron restringidas a algunos sitios. Una explicación posible, al menos parcialmente, de la relación entre los sitios y las especies antes mencionadas es el contenido de arena y limo en el suelo, solamente en estos sitios fue detectada arena en las muestras de suelo. Además estas especies incluyeron en sus modelos de regresión a las variables arena o limo igual que en el análisis canónico, estas variables estuvieron altamente correlacionadas según el análisis de regresión. Simultáneamente *C. guianensis*, *D. panamensis*, *O. novogranatensis*, *V. koschnyii*, *V. sebifera* con densidades reducidas en los sitios con mayores contenido de arena también son vinculadas mediante el análisis canónico con el contenido de arena y arcilla. Aquellos sitios con los menores contenidos de arena (valores próximos a cero) presentaron las mayores densidades de especies como *C. guianensis*, *O. novogranatensis*, *V. koschnyii*, *V. sebifera*. En este sentido el contenido de arena y arcilla fue señalado por Tuomisto et al. (2003b) como muy útil para explicar los patrones florísticos en bosques amazónicos peruanos y menos útil son los valores de pH del suelo. Aunque estos autores no explicaron las implicaciones biológicas de estas variables en los patrones florísticos, puede sospecharse que el contenido de arena en el suelo mejora el drenaje del suelo y puede mejorar las posibilidades de algunas plántulas para enraizar y establecerse, aunque probablemente también implique una reducción de la fertilidad del suelo porque fue evidente en el ANDEVA y el análisis canónico una relación inversa entre la arena y el limo (Cuadro 4, Figura 16 y 17).

Al considerar todos los casos de especies de árboles fue posible identificar que parecen presentar respuestas especializadas a las variables edáficas y en algunos casos ni siquiera mostraron relación significativa con el suelo. Esto concuerda con Clark et al (1998) y Clark et al. (1999) quienes encontraron que aunque algunas especies muestran diferentes preferencias de suelo, la mayoría de las especies no mostraron ninguna preferencia aparente con el tipo de suelo. Con este resultado parece razonable considerar que tales variables ambientales no tienen tanta influencia en sus poblaciones, porque podrían responder a una combinación de factores y/o procesos, lo cual también fue sugerido por Clark et al. (1999).

Los conjuntos de datos representan espacialmente tres escalas de muestreo; la más pequeña para brinzales (parcelas de 100 m²), una escala intermedia para especies comunes (parcelas de 0.25

ha) y una escala mayor de sitios (50 ha). Mediante la aplicación de los análisis estadísticos fue posible evidenciar la dificultad de los análisis de ordenación NMS, discriminante canónico y la prueba de Mantel para encontrar estructuras en los datos en las escalas menores. Ambos análisis fallaron en encontrar estructuras coherentes y estadísticamente válidas para los brinzales. Para las especies comunes fueron encontradas débiles estructuras y patrones en los datos que reflejaron ligeros vínculos entre las especies y las parcelas o las variables ambientales. Resultados similares son reportados por Clark et al. (1999) quienes con análisis de CCA y *Detrended Correspondence Analysis* lograron explicar apenas 2.2% de la varianza de la composición de especies. Ellos atribuyen dicho resultado al “ruido” en la composición de especies consecuencia del uso de parcelas pequeñas (ellos usaron parcelas circulares de 0.01 ha), además de la existencia de otros gradientes importantes que no fueron incluidos en su análisis. Esta explicación puede ser válida para los resultados de los análisis de este estudio. Sin embargo en este caso los resultados de los análisis para las especies no comunes reflejan fuertes estructuras en los datos y vínculos entre las especies con las unidades muestrales y las variables ambientales. Esto puede ser explicado porque los ocho sitios de muestreo incluidos en este estudio pueden ser consideradas como unidades de muestreo más homogéneas que las utilizadas por Clark & Clark (1999).

Estos resultados podrían sugerir que para encontrar patrones y explicaciones más confiables en las comunidades ecológicas, es necesario abordar el análisis desde las escalas mayores posibles. Para caracterizar la comunidad de especies de árboles con baja densidad poblacional dentro de diferentes, y en muchos casos desconocidas, condiciones ambientales implicó procedimientos que extrajeran datos de escalas mayores. Para el caso de las especies que fueron evaluadas mediante parcelas de 0.25 ha fue obtenida una estimación que identificó a las especies con densidades mayores a 1 ind/ha. Sin embargo una evaluación más precisa de los parámetros de dichas poblaciones sería obtenida mediante la recolección de datos en unidades de muestreo mayores. Por otra parte, el muestreo por parcelas en escalas pequeñas, aunque menos preciso, tiene la capacidad de identificar algunas características muy útiles, como la presencia de brinzales en los sitios, lo que en nuestro caso puede ser útil para comprobar que la regeneración natural de las especies está activa.

6 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Con este estudio fue posible descartar la hipótesis relativa a la falta de relación entre el tamaño y la estructura poblacional de las especies maderables con variables ambientales. Los resultados encontrados respaldan en el caso de algunas especies, la hipótesis que señala la influencia de gradientes ambientales de suelo y niveles de perturbación en las poblaciones de especies maderables. Para los factores edáficos la evidencia de su influencia en las especies parece sólida, sin embargo, para el caso del gradiente de fragmentación la evidencia en algunas poblaciones se confunde con elementos edáficos, probablemente porque el evento de fragmentación es relativamente

reciente. Es decir que en algunos casos no es posible vincular claramente la densidad de sus poblaciones al proceso de fragmentación porque también existe un efecto del tipo de suelo. En tal sentido la falta de conocimiento de la influencia de la fragmentación en los procesos ecológicos de las especies dificulta su demostración. En este estudio y bajo el procedimiento de muestreo desarrollado posiblemente fueron inseparables ambos efectos porque dentro del municipio de El Castillo la aparente heterogeneidad de tipos de suelo y fragmentación parece ser usual, lo que podría llevar a un efecto combinado de las variables. Además las especies se vinculan de diferente manera al proceso de fragmentación ya que este es un proceso en marcha y no una característica que ha perdurado por mucho tiempo en el paisaje. Una mejor evaluación de las especies y su vínculo con los gradientes ambientales podría resultar de un análisis con escalas espaciales mayores como los enfoques de Mc Cune y Allen (1984), Pitman et al. (1999), Tuomisto et al. (2003a) y Tuomisto et al. (2003b).

Las especies *C. pentandra*, *Dussia* sp., *H. mesoamericanum*, *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis* pueden ser identificadas como especies que por su escasa abundancia, falta de regeneración y la presión de aprovechamiento de madereros son susceptibles a declive de sus poblaciones. *C. odorata* por su tamaño poblacional reducido, su restricción a algunos sitios, su falta de regeneración y la presión de extracción puede también ser incluida en el grupo de especies susceptibles a declive, además esta especie presenta problemas por la acción de insectos barrenadores que pueden dificultar su regeneración. *M. zapota* y *S. macrophylla* por su restricción a pocos sitios con mayor contenido de arena y principalmente dentro del paisaje fragmentado, pueden ser consideradas como poblaciones susceptibles a declive por la extracción maderera, además si estas especies están ausentes en la mayoría de el paisaje del municipio de El Castillo su regeneración estará severamente limitada. En el caso de *S. macrophylla*, la nula presencia dentro de las áreas protegidas del municipio de El Castillo además la identifica como especies amenazadas o en riesgo de declive de su población. Estas especies deberían ser incluidas dentro de vedas mientras se evalúan estrategias que reconsideren los objetivos de manejo de sus poblaciones. Estas estrategias podrían incluir identificación y manejo de árboles semilleros, reforestación y otras opciones que tomen en cuenta además el temperamento ecológico de las especies y sus tasas de crecimiento.

Las especies comunes en todos y en la mayoría de sitios presentan estructuras poblacionales que favorecen su manejo en bosques naturales. Sin embargo deberían ser diseñadas estrategias de manejo de dichas especies que entre otros objetivos contemplen el aprovechamiento de las especies sin modificar la forma general de la distribución de clases de las poblaciones, o dirigidas a incrementar el tamaño de las poblaciones en las clases diamétricas inferiores.

Algunos elementos de este estudio pueden ser retomados para diseñar procesos de evaluación y monitoreo de especies en el territorio, y aunque pueden ser consideraciones generales para casi cualquier propuesta de monitoreo, con los resultados del presente estudio pueden ser

enfocados para algunas especies, tales elementos podrían ser: (1) las especies que requieren mayor evaluación de sus poblaciones son aquellas identificadas como susceptibles a declive, en el caso del municipio de El Castillo *C. pentandra*, *Dussia* sp., *H. mesoamericanum*, *P. dimorphandrum* y *P. guatemalensis* deben ser objeto de evaluaciones más amplias y detalladas para permitir su manejo y en función de este diseñar estrategias de monitoreo; (2) Los procedimientos de evaluación y monitoreo de las especies susceptibles a declive deberían estar enfocados a evaluar árboles en todas las clases diamétricas y la regeneración, no solamente a individuos con tamaños comercialmente aprovechables; (3) La evaluación y monitoreo de las especies con baja densidad debe considerar a la población a nivel de paisaje para tener mejores muestras que evidencien la situación de la población dentro del municipio; (4) La identificación de áreas con densidades > 1 ind/ha de especies no comunes, debería llevar a reconocerlas como prioritarias para la conservación.

7 BIBLIOGRAFÍA CITADA

Alcaldía de El Castillo. 2004. Plan de inversión multianual 2005-2008. Río San Juan, Nicaragua. Presentación electrónica.

Altamirano, M. 2002. Actitudes, conocimiento, manejo de finca y percepción de los campesinos hacia el uso del recurso bosque en comunidades aledañas a la Gran Reserva Biológica Indio-Maíz, El Castillo, Río San Juan, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 127 pp.

Arias, H. 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 69 pp.

Astorga, A. 1994. El mesozoico del Sur de América Central: consecuencias para el origen y evolución de la placa Caribe. *Profil* 7: 171-233.

Bermúdez, M; Sánchez, J. 2000. Identificación de vacíos de información botánica en Centroamérica. WWF, Museo Nacional de Costa Rica, Red de Herbarios de Mesoamerica y el Caribe. Turrialba, Costa Rica. 99 p.

Boucher, D; Vandermeer, J; Mallona, M; Zamora, N; Perfecto, I. 1994. Resistance and resilience in a directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after Hurricane Joan. *Forest Ecology and Management*. 68:127-136.

Brooks, T; Mittermeier, R; Mittermeier, C; Da Fonseca, G; Rylands, A; Konstant, W; Flick, P; Pilgrim, J; Oldfield, S; Magin, G; Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the Hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923

Calvo, J. 1999. Resumen de Aspectos críticos a discutir sobre la caoba en Mesoamerica. In. Estado de la caoba en Mesoamérica. Reunión técnica Caoba y CITES en Mesoamérica. Centro Científico Tropical, WWF, PROARCA/CAPAS, Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo. Heredia. Costa Rica. 49 pp.

Carrera, F. 1996. Guía de la planificación de inventarios forestales en la zona de usos múltiples de la Reserva de la Biosfera Maya, Peten. Guatemala. CATIE. Colección Manejo forestal en la Reserva de Biosfera Maya. Publicación # 3. 40 pp.

Castillo, A; Camacho, M. 2001. Dinámica de población en bosque húmedo tropical en Río San Juan, Nicaragua. Manejo Forestal Tropical. No. 17 CATIE. Turrialba. Costa Rica. 8 pp.

CCT. 2000. Diagnóstico de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en mesoamérica. Visión general. San José. Costa Rica. 48 pp.

Chassot, O; Monge, G; Powell, G; Palminteri, S; Wright, P; Boza, M; Calvo, J; Padilla, C. 2001. Corredor Biológico San Juan-La Selva para proteger la Lapa Verde. Ambientico 95: 13-15

Chassot, O; Monge, G. 2002. Corredor biológico San Juan-La Selva. Ficha técnica. Costa Rica. 74 p.

Chassot, O; Monge, G; López, R; Chaves-Kiel, H. 2002. Justificación biológica para el establecimiento del parque nacional Maquenque, Costa Rica. San José, Costa Rica. 51 p.

Chavarría, A; Rodríguez, A. Gonzáles, J. 2005. Evaluación y categorización del estado de conservación de plantas en Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica, INBIO, SINAC. Versión electrónica, disponible en la dirección de Internet <http://www.sirefor.go.cr/>

Clark, D. A; Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecological Monographs 62(3): 315-344.

Clark, D. B; Clark, D. A; B; Read, J. 1998. Edaphic variation and mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology 86: 101-112.

Clark, D. B; Palmer, M; Clark, D. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. Ecology 80(8): 2662-2675

Condit, R; Hubbell, S; Foster, R. 1992. Recruitment near conspecific adult and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. The American Naturalist 140: 261-286

Condit, R; Hubbell, S; Foster, R. 1995. Demography and harvest potential of Latin American timber species: data from a large permanent plot in Panama. Journal of Tropical Forest Science 7(4): 599-622

Condit, R; Sukumar, R; Hubbell, S; Foster, R. 1998. Predicting population trends from size distribution: a direct test in a tropical tree community. The American Naturalist 152 (4): 495-509.

Curtis, J; Mc Intosh, P. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31(3): 434-455

Dinerstein, E; Olson, D; Graham, D; Webster, A; Primm, S; Backbinder, M; Ledec, G. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones terrestres de América Latina y el Caribe. Biodiversity Support Program. Washington, D.C. 135 pp.

Ferreira, CH; Finegan, B; Kanninen, M; Delgado, L; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana* 38: 44-50.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first hundred years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11(3): 119-124

Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment pattern among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121: 159-176.

Finegan, B; Delgado, D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-years-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Society for Ecological Restoration* 8(4): 380-393.

Finegan, B; Hayes, J; Delgado, D; Gretzinger. 2004. Monitoreo ecológico del manejo forestal en el trópico húmedo: una guía para operadores forestales y certificadores con énfasis en bosques de alto valor para la conservación. WWF, PROARCA, CATIE, OREGON STATE UNIVERSITY. San José, Costa Rica. 116 pp.

Foster, R; Hubbell, S. 1986. Estructura de la vegetación y composición de especies de un lote de cincuenta hectáreas en la isla de Barro Colorado. *In* Leigh, G; Rand, R; Windsor. Ed. *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá. P: 141-151.

Forest Stewardship Council. 2004. FSC Principles and Criteria for forest Stewardship. Disponible en <http://www1.umn.edu/humanrts/links/fscprinciples.html>

FUNDAR. 2002. Expedición científica a la Reserva Biológica Indio-Maíz 2002. Informe final. Managua. Nicaragua. 171 p. Informe no publicado.

Gallego, B. 2002. Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de bosque muy húmedo tropical, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 105 p.

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

Guariguata, M. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. CATIE. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Publicación No. 14. Turrialba. Costa Rica. 27 pp.

Guariguata, M. 1999. Biología de semillas y plántulas de nueve especies arbóreas comunes en bosques secundarios de bajura en Costa Rica. CATIE. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Publicación No. 16. Turrialba. Costa Rica. 17 pp.

Guillén, J. 1999. Presentación del diagnóstico de Caoba de Nicaragua. In CCT. 1999. Estado de la caoba en Mesoamérica. Centro Científico Tropical, San José. Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo. Reunión técnica Caoba y CITES en Mesoamérica. Heredia. Costa Rica. 49 pp.

Guillén, J. 1999a. Diagnóstico de la Caoba (*Swietenia macrophylla* King) en Mesoamérica, Nicaragua. Centro Científico Tropical, San José (Costa Rica). Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo, Guatemala (Guatemala). Heredia. 43 pp.

Gullison, R; Panfil, S; Strouse, J; Hubbell, S. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. Botanical Journal of the Linnean Society 122(1): 9-34.

Gutierrez, N; Góngora, C; Arguello, A. 1996. Manual práctico para la identificación de las principales especies maderables de la zona del Río San Juan, Nicaragua. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 114 p.

Hartshorn, G. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, M; Kattan, G. eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. LUR. Cartago, Costa Rica. P. 59-81.

Herrera, B; Campos, J. J; Finegan, B; Alvarado, A. 1999. Factors affecting site productivity of a Costa Rican secondary rain forest in relation to *Vochysia ferruginea*, a commercially variable canopy tree species. Forest Ecology and Management 118: 73-81

Hutchinson, I. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo. CATIE. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales. Publicación No. 7. 32 pp.

INETER 1988. Hoja cartográficas: 3348-I, 3348-IV, 3349-II, 3349-III, 3349-IV.

Jennings, S; Nussbaum, R; Judd, N; Evans, T. 2003. HCVF TOOLKIT. Part 2: Defining High Conservation Values at a national level: a practical guide. Proforest. Oxford, UK. 72 pp. disponible en <http://www.proforest.net/publications>

Jiménez, Q. 1993. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INBIO. 1ed. San José. Costa Rica. 124 pp.

Jiménez, Q. 1998. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INBIO. 2ed. Heredia. Costa Rica. 187 pp.

Louman, B; Quiros, D; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. CATIE. Serie técnica: manual técnico. # 46. 265 pp.

MARENA. 2001. Estrategia nacional de biodiversidad. Resumen ejecutivo. Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales de Nicaragua. Managua, Nicaragua. 7 pp.

MARENA. 2003. Reserva de Biosfera del Sureste de Nicaragua. Formulario de Aplicación para su nominación y reconocimiento dentro del programa MAB-UNESCO. Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales de Nicaragua. Managua, Nicaragua. 155 p.

MARENA-FUNDAR. 2003a. Plan de Manejo Monumento Histórico "Fortaleza de la Inmaculada Concepción de María". Managua. Nicaragua. 161 p. No publicado

Mc Cune, B; Grace, J. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design. Oregon. USA. 300 pp.

Mc Cune, B; Allen, T. 1984. Will similar forest develop on similar sites? Canadian Journal of Botánica 63: 367-376.

Meyrat, A. 2001. Estado de conservación de los ecosistemas de Nicaragua. Estrategia nacional de biodiversidad y su plan de acción. Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales de Nicaragua. Managua, Nicaragua. 189 p.

Nygren, A. 2004. Contested lands and incompatible images: the political ecology of struggles over resources in Nicaragua's Indio-Maíz Reserve. *Society and Natural Resources* 17: 189-205.

Obando, L; Bottazzi, G; Alvarado, F. 1994. Depósitos costeros del Mmioceno Medio Superior del Valle Central (Costa Rica, América Central). *Profil* 7: 335-349.

OEA. 1997. Estudios de diagnóstico de la cuenca del río San Juan y lineamientos del plan de acción. OEA. Washington. USA. 268 pp.

Olson, D; Dinerstein, E; Gonzalo, C; Maravi, E. 1996. Identificación de vacíos de información botánica para la conservación de la biodiversidad en América Latina y El Caribe. Memorias de taller llevado a cabo entre el 7-9 de Abril, 1996. Washington, D.C. y consultas con los especialistas de la región. 22 pp.

Perdomo, M. 2001. Herramientas para la planificación del manejo de los bosques a escala de paisaje en el municipio El Castillo del Sudeste de Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 130 p.

Pinelo, G. 2000. Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la Reserva de la Biosfera Maya, Peten. Guatemala. Colección Manejo Forestal en la Reserva Maya, Peten Guatemala. CATIE. Turrialba. Costa Rica. 53 pp.

Piotto, D; Montagnini, F; Kanningen, M; Ugalde, L; Viquez, E. 2002. Comportamiento de las especies y preferencias de los productores, plantaciones forestales en Costa Rica y Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana* 38: 59-66.

Pitman, N; Terborgh, J; Silman, M; Núñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper amazonian forest. *Ecology* 80 (8): 2651-2661

Primack, R; Rozzi, R; Dirzo, R; Feinsinger, P. 2001a. ¿Dónde se encuentra la diversidad biológica? *In* Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger, P; Dirzo, R; Massardo, F. Eds. *Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. p. 99-129.

Primack, R; Rozzi, R; Massardo, F; Feinsinger, P. 2001b. Destrucción y degradación del hábitat. *In* Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger, P; Dirzo, R; Massardo, F. Eds. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. p. 183-223.

Primack, R; Rozzi, R; Massardo, F; Feinsinger, P. 2001c. Conservación y desarrollo sustentable a nivel local y nacional. *In* Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger, P; Dirzo, R; Massardo, F. Eds. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. p. 585-617.

Prodan, M; Peter, R; Cox, F; Real, P. 1997. Mensura forestal. IICA. San José, Costa Rica. 561 pp.

Ramos, Z. 2004. Estructura y composición de paisaje boscoso fragmentado: Herramienta para el diseño de estrategia de conservación de la biodiversidad. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 114 pp.

Reynolds, C; Houle, G. 2002. Mantel and partial Mantel test suggest some factors that may control the local distribution of *Aster laurentianus* at Îles de la Madeleine, Quebec. *Plant Ecology* 164: 19-27.

Rosales, J. 1998. Conservación de la biodiversidad animal en bosques manejados: posible papel de la defaunación en el reclutamiento de especies forestales en Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 89 pp.

Sabogal, C; Castillo, A; Carrera, F; Castañeda, A. 2001. Aprovechamiento forestal mejorado en bosques de producción. Estudio caso Los Filos, Río San Juan, Nicaragua. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 57 p.

Sabogal, C; Castillo, A; Mejía, A; Castañeda, A. 2001a. Aplicación de un tratamiento silvicultural experimental en un bosque de la Lupe, Río San Juan, Nicaragua. CATIE. Colección Manejo de Bosque Diversificado de Bosques Naturales. # 22. Turrialba. Costa Rica. 34 pp.

Sáenz, G; Finegan, B; Guariguata, M. 1999. Crecimiento y mortalidad en juveniles de siete especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical intervenido de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 47 (1-2): 45-57

Sánchez-Vindas, P; Poveda, L. 1997. Claves dendrológicas para la identificación de los principales árboles y palmas de la zona Norte y Atlántica de Costa Rica. San José. Costa Rica. 160 pp.

Sheil, D; Nasi, R; Johnson, B. 2004. Ecological criteria and indicators for tropical forest landscapes: challenge in the search for progress. *Ecology and Society* 9(1): 7

Snook, L. 1994. Regeneración y crecimiento de la Caoba (*Swietenia macrophylla*) en las selvas naturales de Quintana Roo, México. In Madera, chicle, caza, y milpa. Contribuciones al manejo integral de las selvas de Quintana Roo, México. Memorias del taller. 135 pp.

Stevens, D; Ulloa, C; Pool, A; Montiel, M. 2001. Flora de Nicaragua. Introducción Gimnospermas y Angiospermas. Tomos I, II, III. Missouri Botanical Garden. St. Louis, Missouri. USA. Accessible en <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/Nicaragua/projsf1nic.html>

Tuomisto, H; Ruokolainen, K; Aguilar, M; Sarmiento, A. 2003a. Floristic pattern along a 43 km long transect in an amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743-756.

Tuomisto, H; Poulsen, A; Ruokolainen, K; Moran, R. 2003b. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in ecuadorian amazonia. *Ecological Application*. 13(2): 352-371.

Vandermeer, J; Granzow de la Cerda, I; Boucher, D. 1997. Contrasting growth rate pattern in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua. *Biotropica* 29(2): 151-161.

Wadsworth, F. 2000. Producción forestal para América tropical. USDA Forest Service. Washington, USA. 603 p.

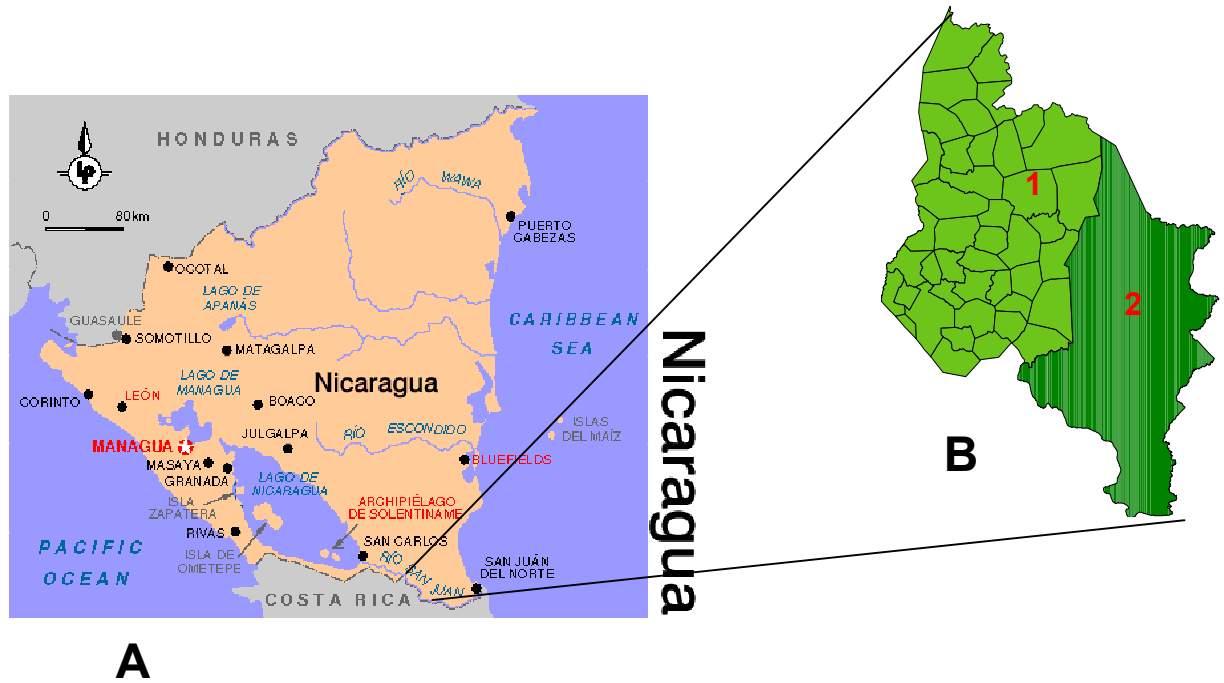
Weaver, P; Bauer, G. 2000. Major Meliaceae in Nicaragua. USDA Forest Service. Río Piedras, Puerto Rico. 38 p.

Welden, Ch; Hewett, S; Hubbell, S; Foster, R. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72(1): 35-50

Zamora, N. 2000. Árboles de la mosquitia hondureña: descripción de 150 especies. CATIE. Turrialba. 314 p.

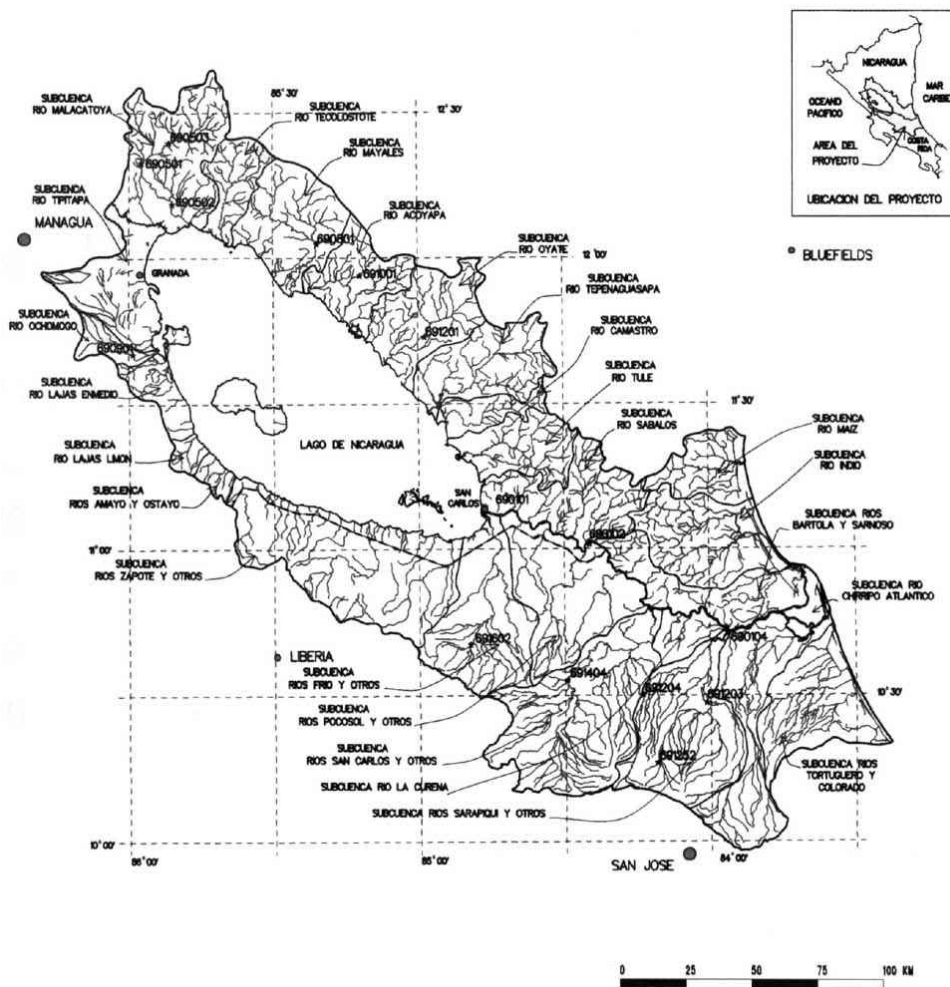
8 ANEXOS

Anexo 1. Localización del área de estudio. A- Ubicación del Municipio El Castillo en Nicaragua. B- Área del Municipio. 1- Zona de Amortiguamiento de la Reserva Biológica Indio- Maíz; 2- Reserva Biológica Indio- Maíz.



Tomado de Perdomo 2001.

Anexo 2. Mapa de la cuenca del río San Juan.



REPUBLICA DE COSTA RICA
REPUBLICA DE NICARAGUA
OEA/PNUMA - MINAE/MARENA

PROYECTO MANEJO AMBIENTAL
Y DESARROLLO SOSTENIBLE
CUENCA DEL RIO SAN JUAN

ESTE MAPA FUE PREPARADO EN EL MARCO DEL ACUERDO DE COOPERACION TECNICA ENTRE LA SECRETARIA GENERAL DE LA ORGANIZACION DE LOS ESTADOS AMERICANOS-OEA Y EL PROGRAMA DE LAS NACIONES UNIDAS PARA EL MEDIO AMBIENTE PNUMA, DURANTE EL PERIODO 1992-1996.

LA REPRESENTACION DE LIMITES INTERNACIONALES ES DE CARACTER ESQUEMATICO. LA SECRETARIA GENERAL DE LA OEA NO ASUME POSICION ALGUNA RESPECTO A LA MISMA.

LEYENDA:

■ ESTACIONES HIDROMETRICAS ANALIZADAS

CODIGO	NOMBRE EST.
691203	E.H. PUERTO VIEJO
691204	E.H. VERACRUZ
691252	E.H. CARIBLANCO
691404	E.H. TERRON COLORADO
691602	E.H. GUATUSO
690901	E.H. LAS ENRAMADAS
690501	E.H. LAS BANDERAS
690104	E.H. SITIO PRESA SARAPIQUI
690102	E.H. EL CASTILLO
690101	E.H. SAN CARLOS
690502	E.H. LA UNION
691001	E.H. SANTA ROSA
690801	E.H. EL JICARAL
690503	E.H. SANTA JUANA
691201	E.H. PASO LAS YEGUAS

FUENTE: INST. METEOROLOGICO NACIONAL DE COSTA RICA
INST. NICARAGUENSE DE ESTUDIOS TERRITORIALES

PROYECCION: PROYECCION UNIVERSAL TRANSVERSAL MERCATOR
UTM18 DATUM NAD 1927 HEMISFERIO NORTE

FECHA:
MARZO 1996

ESCALA:
1: 2.000.000

Anexo 3. Abundancia, densidad, área basal y abundancia y densidad de brinzales de las especies comunes. * = valores evaluados a partir de datos de búsqueda intensiva.

GRADIENTES		Sitio	Especie	Fustales y latizales				Brinzales	
				N	N/ha	total m ²	m ² /ha	N	N/ha
FRAGMENTADO	No sedimentario	Guineal	<i>C. guianensis</i>	18*	0.349*	3.999*	0.077*		
			<i>D. panamensis</i>	23	9.2	14.213	5.6852	18	180
			<i>O. novogranatensis</i>	43*	0.834*	4.157*	0.08*		
			<i>S. trichogyna</i>	87*	1.687*	18.148*	0.351*	3	30
			<i>V. koschnyi</i>	18*	0.349	0.728*	0.014*	14	140
			<i>V. multiflora</i>	12*	0.233*	0.365*	0.007*		
			<i>V. sebifera</i>	26*	0.504*	4.01*	0.077*		
			<i>V. ferruginea</i>	8	3.2	1.053	0.4212	3	30
	Sedimentario	Rener	<i>C. guianensis</i>	8	3.2	1.025	0.41	3	30
			<i>D. panamensis</i>	19	7.6	4	1.6	23	230
			<i>O. novogranatensis</i>	5	2	0.115	0.046		
			<i>S. trichogyna</i>	89*	1.35*	26.538*	0.401*	23	230
			<i>V. koschnyi</i>	9	3.6	0.225	0.09	7	70
			<i>V. multiflora</i>	0	0	0	0	15	150
			<i>V. sebifera</i>	10	4	0.325	0.13	2	20
			<i>V. ferruginea</i>	6	2.4	0.927	0.3708		
	No sedimentario	Quebracho	<i>C. guianensis</i>	54*	0.89*	16.2*	0.267*	1	10
			<i>D. panamensis</i>	5	2	4.213	1.6852		
			<i>O. novogranatensis</i>	49*	0.8*	2.907*	0.047*	1	10
			<i>S. trichogyna</i>	25*	0.41*	6.115*	0.1*	3	30
			<i>V. koschnyi</i>	35*	0.57*	1.027*	0.016	3	30
			<i>V. multiflora</i>	25*	0.41*	0.569*	0.009*	3	30
			<i>V. sebifera</i>	33*	0.54*	5.34*	0.088*		
			<i>V. ferruginea</i>	19	7.6	1.836	0.7344	18	180
	Sedimentario	La Juana	<i>C. guianensis</i>	33	13.2	4.211	1.6844	22	220
			<i>D. panamensis</i>	18	7.2	7.68	3.072	15	150
			<i>O. novogranatensis</i>	26	10.4	0.621	0.2484		
			<i>S. trichogyna</i>	33*	0.631*	4.521*	0.086*	22	220
<i>V. koschnyi</i>			13	5.2	0.224	0.0896	7	70	
<i>V. multiflora</i>			7	2.8	0.131	0.0524	1	10	
<i>V. sebifera</i>			16	6.4	1.219	0.4876	1	10	
<i>V. ferruginea</i>			52	20.8	5.41	2.164	1	10	
NO FRAGMENTADO	No sedimentario	Caño Miguelito Indio-Maiz	<i>C. guianensis</i>	28	11.2	3.725	1.49	6	60
			<i>D. panamensis</i>	17	6.8	8.21	3.284	46	460
			<i>O. novogranatensis</i>	43	17.2	0.918	0.3672	24	240
			<i>S. trichogyna</i>	103*	2.049*	10.939*	0.217*	9	90
			<i>V. koschnyi</i>	21	8.4	0.314	0.1256	15	150
			<i>V. multiflora</i>	3	1.2	0.022	0.0088	1	10
			<i>V. sebifera</i>	27	10.8	1.404	0.5616		
			<i>V. ferruginea</i>	22	8.8	3.904	1.5616	77	770
	Sedimentario	Caño San Pablo	<i>C. guianensis</i>	28	11.2	3.457	1.3828	4	40
			<i>D. panamensis</i>	21	8.4	9.632	3.8528	68	680
			<i>O. novogranatensis</i>	14	5.6	0.206	0.0824	3	30
			<i>S. trichogyna</i>	99*	1.51*	12.052*	0.184*	7	70
			<i>V. koschnyi</i>	20	8	0.288	0.1152	11	110
			<i>V. multiflora</i>	10	4	0.1	0.04	1	10
			<i>V. sebifera</i>	21	8.4	1.385	0.554	3	30
			<i>V. ferruginea</i>	18	7.2	2.381	0.9524	1	10
			<i>C. guianensis</i>	11	4.4	3.601	1.4404	16	160
			<i>D. panamensis</i>	7	2.8	3.041	1.2164	52	520

No sedimentario	Cerro Indio-Maíz	<i>O. novogranatensis</i>	1	0.4	0.014	0.0056	6	60
		<i>S. trichogyna</i>	49*	0.966*	12.407*	0.244*	3	30
		<i>V. koschnyi</i>	3	1.2	0.009	0.0036	6	60
		<i>V. multiflora</i>	1	0.4	0.005	0.002		
		<i>V. sebifera</i>	4	1.6	0.155	0.062		
Sedimentario	Lomas bajas Indio-Maíz	<i>C. guianensis</i>	10	4	4.233	1.6932	9	90
		<i>D. panamensis</i>	4	1.6	11.014	4.4056	6	60
		<i>O. novogranatensis</i>	24	9.6	1.193	0.4772	16	160
		<i>S. trichogyna</i>	112*	2.26*	16.187*	0.327*	17	170
		<i>V. koschnyi</i>	5	2	0.125	0.05	7	70
		<i>V. multiflora</i>	3	1.2	0.059	0.0236	1	10
		<i>V. sebifera</i>	4	1.6	1.034	0.4136		
		<i>V. ferruginea</i>	23	9.2	9.189	3.6756	37	370

Anexo 4. Abundancia, densidad y área basal de las especies no comunes en los sitio de muestro.

GRADIENTES		Sector/área	Especie	Densidad		Area basal total		
				N	N/ha	m ²	m ² /ha	
FRAGMENTADO	No sedimentario	Guineal/ 51.58 ha	<i>C. brasiliense</i>	6	0.116	0.849	0.0164	
			<i>C. pentandra</i>	3	0.058	7.687	0.149	
			<i>P. dimorphandrum</i>	3	0.058	0.693	0.0134	
			Dussia sp.	1	0.019	0.074	0.001	
			<i>L. procera</i>	33	0.64	1.922	0.037	
			<i>L. ampla</i>	16	0.31	6.059	0.117	
			<i>M. zapota</i>	5	0.097	1.798	0.034	
			<i>M. guianensis</i>	7	0.136	0.36	0.006	
			<i>P. guatemalensis</i>	1	0.019	0.011	0.0002	
			<i>S. macrophylla</i>	14	0.271	2.244	0.043	
			<i>T. guayacan</i>	15	0.291	3.713	0.071	
			<i>V. guatemalensis</i>	11	0.213	1.192	0.023	
FRAGMENTADO	Sedimentario	Rener/ 66.2 ha	<i>C. brasiliense</i>	27	0.41	3.316	0.05	
			<i>C. odorata</i>	1	0.02	0.102	0.001	
			<i>C. pentandra</i>	2	0.03	1.138	0.017	
			<i>P. dimorphandrum</i>	1	0.02	0.116	0.001	
			<i>L. ampla</i>	8	0.12	4.092	0.061	
			<i>M. zapota</i>	27	0.41	8.832	0.133	
			<i>M. guianensis</i>	13	0.2	1.377	0.02	
			<i>P. rohrii</i>	4	0.06	0.775	0.011	
			<i>S. macrophylla</i>	3	0.05	0.289	0.004	
			<i>T. guayacan</i>	22	0.33	5.41	0.081	
			<i>V. guatemalensis</i>	16	0.24	3.293	0.049	
			FRAGMENTADO	No sedimentario	Quebracho/ 60.62 ha	<i>C. brasiliense</i>	86	1.41
<i>C. odorata</i>	2	0.033				0.03	0.0004	
<i>P. dimorphandrum</i>	2	0.033				0.417	0.006	
<i>L. procera</i>	36	0.59				8.455	0.139	
<i>L. ampla</i>	10	0.165				1.452	0.023	
<i>M. zapota</i>	121	1.99				34.353	0.566	
<i>M. guianensis</i>	14	0.23				1.227	0.02	
<i>P. guatemalensis</i>	2	0.033				0.027	0.0004	
<i>P. rohrii</i>	9	0.14				1.811	0.029	
<i>S. macrophylla</i>	19	0.31				5.474	0.09	
<i>T. guayacan</i>	19	0.31				4.525	0.074	
<i>V. guatemalensis</i>	2	0.033				0.138	0.002	
FRAGMENTADO	Sedimentario	La Juana/ 52.27 ha	<i>C. brasiliense</i>	46	0.88	5.583	0.106	
			<i>C. pentandra</i>	2	0.038	1.189	0.022	
			H. <i>mesoamericanum</i>	4	0.08	1.831	0.035	
			<i>P. dimorphandrum</i>	1	0.02	0.21	0.004	
			<i>L. ampla</i>	21	0.402	4.385	0.083	
			<i>M. guianensis</i>	29	0.55	1.623	0.031	
			<i>T. guayacan</i>	6	0.115	1.017	0.019	
FRAGMENTADO	No sedimentario	Caño Miguelito/ 50.28 ha	<i>C. brasiliense</i>	13	0.259	0.935	0.018	
			<i>C. pentandra</i>	1	0.02	0.475	0.009	
			H. <i>mesoamericanum</i>	1	0.02	0.849	0.016	
			<i>L. ampla</i>	31	0.617	16.252	0.323	
			<i>M. guianensis</i>	86	1.71	3.689	0.073	
			<i>P. rohrii</i>	17	0.338	3.759	0.074	
			<i>T. guayacan</i>	27	0.53	9.113	0.181	
			<i>V. guatemalensis</i>	11	0.219	3.273	0.065	
FRAGMENTADO	Sedimentario	Caño Pablo/ 65.44 ha	San	<i>C. brasiliense</i>	34	0.52	5.269	0.08
				<i>C. odorata</i>	2	0.031	0.921	0.014
				<i>C. pentandra</i>	7	0.107	14.19	0.216
				H. <i>mesoamericanum</i>	7	0.107	3.794	0.057
				<i>L. ampla</i>	39	0.596	14.639	0.223
				<i>M. guianensis</i>	41	0.627	1.291	0.019

NO FRAGMENTADO			<i>P. rohrii</i>	8	0.122	1.994	0.03	
			<i>T. guayacan</i>	20	0.306	7.414	0.113	
			<i>V. guatemalensis</i>	9	0.138	3.124	0.047	
	No sedimentario	Cerro Indio- Maíz/ 50.75 ha		<i>C. odorata</i>	3	0.059	0.463	0.009
				<i>C. pentandra</i>	5	0.099	8.207	0.161
				<i>H. mesoamericanum</i>	1	0.02	0.842	0.016
				<i>P. dimorphandrum</i>	1	0.02	0.478	0.009
				<i>L. procera</i>	1	0.02	0.949	0.018
				<i>L. ampla</i>	9	0.177	2.084	0.041
				<i>M. zapota</i>	19	0.374	13.547	0.266
				<i>M. guianensis</i>	28	0.552	2.882	0.056
				<i>P. rohrii</i>	9	0.177	2.872	0.056
				<i>T. guayacan</i>	1	0.02	0.138	0.002
		<i>V. guatemalensis</i>	9	0.177	1.364	0.026		
	Sedimentario	Lomas bajas Indio-Maíz/ 49.45 ha		<i>C. brasiliense</i>	80	1.62	13.43	0.271
			<i>C. odorata</i>	4	0.08	2.448	0.049	
			<i>C. pentandra</i>	5	0.1	8.005	0.161	
			<i>H. mesoamericanum</i>	2	0.04	1.979	0.04	
			<i>L. ampla</i>	31	0.63	7.047	0.142	
			<i>M. zapota</i>	36	0.73	11.771	0.238	
			<i>M. guianensis</i>	133	2.69	12.024	0.243	
			<i>P. guatemalensis</i>	1	0.02	0.011	0.0002	
			<i>P. rohrii</i>	15	0.3	3.95	0.079	
			<i>T. guayacan</i>	4	0.08	0.801	0.016	
	<i>V. guatemalensis</i>	2	0.04	1.182	0.023			

Anexo 5. Análisis de varianza de especies comunes, a partir de valores IVI en 20 ha y * = Datos en 446.81 ha. Valores de densidad en los estratos para las especies significativas. Datos transformados a raíz cuadrada + 0.5.

Especie	Fragmentado- No fragmentado	Sedimentario- No sedimentario	Fragmentado- No fragmentado x Sedimentario- No sedimentario	CV
	Prob>F	Prob>F	Prob>F	
<i>C. guianensis</i>	0.001	0.14	0.004	99.6
<i>D. panamensis</i>	0.21	0.08	0.6	84.07
<i>O. novogranatensis</i>	0.14	0.002	0.6	112.02
<i>S. trichogyne</i>	0.62*	0.47*	0.2*	26.02*
<i>V. kochnyi</i>	0.09	0.001	0.07	106.3
<i>V. multiflora</i>	0.002	0.01	1.16	200.13
<i>V. sebifera</i>	0.09	0.08	0.27	117.71
<i>V. ferruginea</i>	0.35	0.17	0.24	102.7

Anexo 6. Análisis de varianza de especies no comunes, a partir de valores IVI en 446.81 ha, y valores de densidad en los estratos para las especies significativas. Datos transformados a raíz cuadrada + 0.5.

Especie	Fragmentado- No fragmentado	Sedimentario- No sedimentario	Fragmentado- No fragmentado x Sedimentario- No sedimentario	CV
	Prob>F	Prob>F	Prob>F	
<i>C. brasiliense</i>	0.34	0.08	0.6	50.02
<i>C. odorata</i>	0.14	0.43	0.51	89.89
<i>C. pentandra</i>	0.34	0.58	0.74	69.28
<i>H. mesoamericanum</i>	0.30	0.23	0.64	92.61
<i>Dussia sp.</i>	0.37	0.37	0.37	282.84
<i>L. procera</i>	0.02	0.005	0.02	51.54
<i>L. ampla</i>	0.38	0.5	0.54	41.57
<i>M. zapota</i>	0.76	0.61	0.83	119.07
<i>M. guianensis</i>	0.04	0.3	0.25	30.59
<i>P. dimorphandrum</i>	0.1	0.37	0.5	74.75
<i>P. guatemalensis</i>	0.23	0.23	0.02	83.39
<i>P. rohrii</i>	0.02	0.5	0.52	45.54
<i>S. macrophylla</i>	0.006	0.03	0.03	54.52
<i>T. guayacan</i>	0.78	0.88	0.73	59.47
<i>V. guatemalensis</i>	0.41	0.08	0.56	69.85

Anexo 7. Análisis de varianza de brinzales. Datos de abundancias totales en 0.8 ha, transformados a raíz cuadrada + 0.5.

Especie	Fragmentado- No fragmentado	No sedimentario- Sedimentario	Fragmentado- No fragmentado x No sedimentario- Sedimentario	CV
	Prob>F	Prob>F	Prob>F	
<i>C. brasiliense</i>	0.98	0.22	0.02	72.03
<i>C. guianensis</i>	0.3	0.11	0.02	51.31
<i>D. panamensis</i>	0.01	0.54	0.55	72.16
<i>M. zapota</i>	0.02	0.09	0.09	50.49
<i>M. guianensis</i>	0.9	0.22	0.38	49.69
<i>O. novogranatensis</i>	0.2	0.17	0.01	58.93
<i>S. trichogyna</i>	0.04	0.35	0.57	46.52
<i>T. quayacan</i>	0.08	0.55	0.55	13.55
<i>V. kochnyi</i>	0.68	0.72	0.35	49.75
<i>V. multiflora</i>	0.3	0.72	0.72	21.73
<i>V. sebifera</i>	0.43	0.09	0.43	17.11
<i>V. ferruginea</i>	0.24	0.55	0.40	102.24
<i>V. guatemalensis</i>	0.09	0.86	0.99	82.77