



Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su  
relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de  
bosque muy húmedo tropical, Costa Rica

**BEATRIZ GALLEGO CASTILLO**

---

Escuela de Posgrado  
ORTON - CATIE  
28 ABR 2003  
**RECIBIDO**  
Costa Rica

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA  
CATIE**

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN  
ESCUELA DE POSGRADUADOS.**

**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 sometida a la consideración de la Escuela de Posgraduados, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito parcial para el grado de:

**Magister Scientiae**

Por

**Beatriz Gallego Castillo**

Turrialba, Costa Rica.

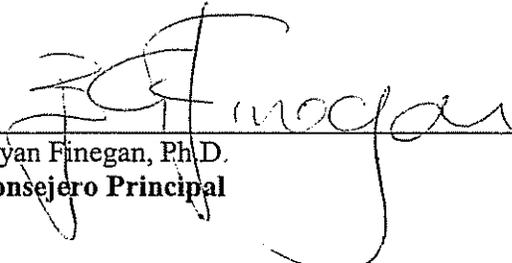
2002

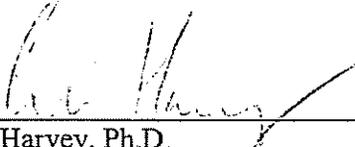
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

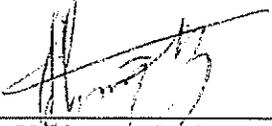
**MAGISTER SCIENTIAE**

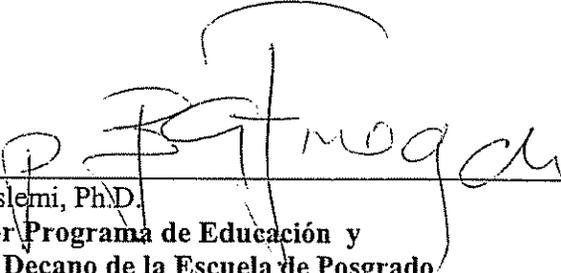
**FIRMANTES:**

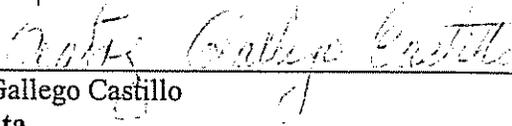


  
\_\_\_\_\_  
Bryan Finegan, Ph.D.  
Consejero Principal

  
\_\_\_\_\_  
Celia Harvey, Ph.D.  
Miembro Comité Consejero

  
\_\_\_\_\_  
Sergio Velásquez, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero

  
\_\_\_\_\_  
Ali Moslemi, Ph.D.  
Director Programa de Educación y  
Decano de la Escuela de Posgrado

  
\_\_\_\_\_  
Beatriz Gallego Castillo  
Candidata

## Dedicatoria

**A Juan Esteban:**

Mi pequeño heredero del planeta ...

“Unas veces me siento  
como pobre colina  
y otras como montaña  
de cumbres repetidas.  
Unas veces me siento  
como un acantilado  
y en otras como un cielo  
azul pero lejano” ...

Mario Benedetti, Inventario.

## **Agradecimientos.**

A mi familia y en especial a Gustavo y Raquel, mis padres, los mas comprensivos y cariñosos. Su apoyo espiritual e incondicional fue muy importante en esta etapa de mi vida.

A Bryan Finegan, porque siempre me brindó su conocimiento y confianza. Me dio su apoyo y aguantó la lectura de los muchos borradores de este documento. Y por brindarme una amistad llena de lealtades...también con novelas, canciones e Itacas.

A Celia Harvey por el interés prestado al trabajo, los aportes oportunos al mismo y la confianza depositada en mi desempeño como investigadora.

A Sergio Velásquez por su apoyo y guía en la fase de laboratorio de SIG y ofrecerme sus conocimientos e información.

A las personas con quienes compartí los días de campo: Vicente Herra, Eduardo Paniagua, los Marvin y Edwin Pereira. Por su gran alegría, apoyo y por enseñarme los encantos de los bosques Sarapiqueños. Un detalle que jamás olvidaré.

En el laboratorio de SIG a Christian Brenes y Alex González por su apoyo y confraternidad.

A los compañeros del Departamento Forestal: Hugo Brenes, Lidieth Marin y Diego Delgado, porque siempre estuvieron dispuestos a colaborar y a brindarme su afecto.

A La Organización Internacional de las Madera Tropicales (ITTO) porque su apoyo financiero posibilitó mis estudios en CATIE y parte de los recursos para el desarrollo de la investigación.

A la Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación (COSUDE), por el apoyo financiero de manutención durante el período de maestría.

Al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF-Centroamérica). Becas Corredor Biológico Mesoamericano, por su apoyo financiero en la fase de investigación.

A la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), por el soporte en la fase de campo y en especial a los técnicos del Departamento de Investigación en Puerto Viejo, por todo el apoyo logístico.

Y mis agradecimientos para aquellos funcionarios del CATIE que siempre mostraron la mejor sonrisa y disposición cuando me prestaron un servicio, facilitando mi desempeño estudiantil durante este periodo. En especial, a los Juanes (de biblioteca y computo).

A los amigos y amigas que me soportaron en los momentos tristes, alegres y locos. A los de antes: Cris, Perlita, Tanita, Marquitos, Ángela y el casanova, Jaimito. A los de mi tiempo: Karla, Gio, William, Clau y Fran. Y los de ahora: la Yadid, Jime, Diego y "el cuñis". Todos ocuparán un lugarcito en mi corazón y estarán en mis recuerdos de buenos momentos compartidos.

## CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.	1
1.1. Objetivo General.	2
1.2. Objetivos Específicos	3
1.3. Hipótesis.	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA.	4
2.1. Fragmentación y dinámica de parches	4
2.2. Ecología del paisaje: el modelo parche-corredor-matriz.	5
2.3. Características estructurales del paisaje.	7
2.4. Los índices descriptivos del paisaje y su medida.	9
2.5. El concepto de especies focales o múltiple especies indicadoras.	11
3. METODOLOGIA.	13
3.1. Descripción del área de estudio.	13
3.2. Interpretación y clasificación de parches dentro del paisaje.	17
3.3. Evaluación de la estructura y composición del paisaje.	19
3.4. Estudio de las especies arbóreas: aproximación a la distribución y abundancia de las poblaciones.	21
3.4.1. Selección de los fragmentos para el estudio de las especies arbóreas.	21
3.4.2. Selección y muestreo de las especies arbóreas focales.	22
3.4.2.1. Especies focales y gremios funcionales.	22
3.4.2.2. Muestreo y evaluación de especies arbóreas en los fragmento.	24
3.5. Análisis de los datos obtenidos del paisaje y especies arbóreas.	26
4. RESULTADOS.	29
4.1. Descripción del patrón espacial del paisaje y clases de parche en el área de estudio.	29
4.1.1. Descripción general del paisaje.	29
4.1.1.1 Interpretación del paisaje y sectores a escala local.	29
4.1.1.2 Diversidad del paisaje.	31
4.1.2. Descripción de la composición y estructura del paisaje (clases de parches).	32

4.1.3.	Descripción de la estructura de cinco parches bajo estudio.	39
4.2.	Tamaño, estructura y estado fitosanitario de las poblaciones de especies arbóreas bajo estudio.	42
4.2.1.	Características generales.	42
4.2.2.	Densidad.	43
4.2.3.	Variación entre fragmentos de las abundancias de las poblaciones de especies arbóreas.	44
4.2.4.	Estructura de la población de especies arbóreas y su variación en los fragmentos.	49
4.2.4.1.	Distribución diamétrica de las especies arbóreas estudiadas y variación entre sitios.	51
4.2.5.	Variación del estado fitosanitario y presencia de lianas en la población de especies arbóreas.	58
4.3.	Relación entre variables a nivel de la población de especies arbóreas y la estructura de los fragmentos.	64
5.	DISCUSIÓN.	68
5.1.	Estimación, descripción y características del paisaje bajo estudio.	68
5.1.1.	Limitaciones en la interpretación y estimación de las medidas e índices del paisaje.	68
5.1.2.	Comparación del patrón estructural y composición del paisaje en la Zona Norte (Costa Rica) con otros paisajes de Meso América.	69
5.1.3.	Características de la composición, estructura y conectividad del paisaje.	71
5.2.	Tamaño, estructura y densidad de la población de especies arbóreas.	73
5.2.1.	Comprobación de supuestos y uso de covariable.	73
5.2.2.	Densidad y abundancia de las poblaciones de especies arbóreas.	73
5.2.3.	Estructuras de las poblaciones de especies arbóreas.	75
5.3.	Estado fitosanitario y presencia de lianas.	77
5.4.	Estructura y composición de las poblaciones de especies arbóreas y su relación con los parámetros estructurales de los fragmentos.	78
5.5.	Aproximación al concepto de las especies focales.	80
5.6.	Viabilidad de los remanentes de bosque para la conservación de las especies arbóreas.	84

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.	85
7. LITERATURA CITADA.	87
8. ANEXOS.	

## LISTA DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b>	Categorías de uso/cobertura identificadas en el paisaje de estudio con base en verificación de campo y criterios de clasificación FAO (2000).....	18
<b>Cuadro 2.</b>	Lista de especies arbóreas bajo estudio de acuerdo a las características ecológicas. Los rangos de distribución geográfica incluye Mesoamérica, Antillas y Suramérica.....	23
<b>Cuadro 3.</b>	Calificación para ocupación de lianas en la copa y estado fitosanitario.....	26
<b>Cuadro 4.</b>	Gremios de regeneración.....	26
<b>Cuadro 5.</b>	Índices de diversidad y equidad del paisaje de estudio. Zona Norte, C. R.....	31
<b>Cuadro 6.</b>	Valores del área para las diferentes clases o categorías de parche definidos en el paisaje de la zona de estudio. Zona norte, Costa Rica. En base a imagen de satélite Landsat TM (año 2000).....	33
<b>Cuadro 7.</b>	Valores de forma y dimensión fractal calculados para las diferentes clases de parche en las categorías de bosque y sistemas agrícolas con árboles. Zona norte. C.R. En base a imagen de satélite Landsat TM (año 2000). ....	36
<b>Cuadro 8.</b>	Parámetros de área interior del parche calculados para las categorías de bosque. Zona Norte, C.R. En base a imagen de satélite TM (2000).....	36
<b>Cuadro 9.</b>	Valores de aislamiento, proximidad, contraste y dispersión para las clases de parche definidos en el paisaje de estudio. Zona Norte, Costa Rica. En base a clasificación de una imagen de satélite Landsat TM (2000).....	37
<b>Cuadro 10.</b>	Parámetros e índices de área, forma, hábitat de interior y conectividad de cinco fragmentos, zona Norte de Costa Rica.....	40
<b>Cuadro 11.</b>	Número de individuos por gremio forestal, focal, testigo y abundancia de las 23 especies seleccionadas en 25 parcelas de muestreo ubicadas en cinco bosques bajo estudio. ....	43
<b>Cuadro 12.</b>	Abundancia promedio $\pm$ desviación estándar (por parcela) de especies forestales presentes en una zona de tierras bajas del norte de Costa Rica.....	46
<b>Cuadro 13.</b>	Variación de abundancia por clase diamétrica de especies focales y testigo en cinco fragmentos de la zona norte de Costa Rica.....	51
<b>Cuadro 14.</b>	Porcentaje por clase diamétrica $\pm$ desviación estándar y número de individuos N (entre paréntesis), de 7 especies arbóreas (> 5 cm DAP) en cinco fragmentos de bosque húmedo de tierras bajas, zona norte de Costa Rica.....	57
<b>Cuadro 15.</b>	Mediana y rango del porcentaje de individuos en las categorías de iluminación de copa en cinco bosques de la zona norte de Costa Rica. ....	58

<b>Cuadro 16.</b> Proporción y número de individuos en las categorías de estado fitosanitario evaluado a 23 especies de árboles en cinco bosques, zona Norte de Costa Rica.....	59
<b>Cuadro 17.</b> Promedio de la proporción / sitio $\pm$ desviación estándar y abundancia de los individuos por fragmento en las categorías de la variable estado fitosanitario.....	59
<b>Cuadro 18.</b> Proporción y número de individuos en las diferentes categorías de ocupación de lianas en las 23 especies seleccionadas y muestreadas en cinco bosques de la zona norte de Costa Rica.....	60
<b>Cuadro 19.</b> Proporción de individuos de las poblaciones de especies arbóreas en las diferentes categorías de lianas en la copa en una zona de bosque muy húmedo tropical.....	61
<b>Cuadro 20.</b> Comparación de índices descriptivos del paisaje, obtenidos con Fragstats ArcInfo y Fragstats 3.3 en tres diferentes paisajes de Mesoamérica. ....	70
<b>Cuadro 21</b> Distribución de las especies focales según los tipos de rareza.....	81

## LISTA DE FIGURAS.

<b>Figura 1.</b> Ubicación de la zona de estudio.....	14
<b>Figura 2.</b> Mapa de suelos en la zona de estudio.....	16
<b>Figura 3.</b> Mapa con la clasificación de uso/cobertura de un paisaje en la zona Norte de Costa Rica.....	30
<b>Figura 4.</b> Distribución porcentual del área y número de parches en las categorías definidas para el paisaje de estudio.....	32
<b>Figura 5.</b> Distribución porcentual del número de parches y área ocupada por las diferentes categorías definidas para la zona de estudio.....	34
<b>Figura 6.</b> Número de parches por categoría definidas para el paisaje de estudio.....	35
<b>Figura 7.</b> Densidad de un grupo de especies arbóreas (focales y testigo) y gremios forestales (heliófitas durables y generalistas) en cinco fragmentos en la zona de estudio.....	45
<b>Figura 8.</b> Distribución por clases diamétricas de las especies focales en 48.5 ha. de bosque muy húmedo tropical.....	52
<b>Figura 9.</b> Distribución por clases diamétricas de seis especies focales.....	53
<b>Figura 10.</b> Distribución diametral de 8 especies testigo, heliúfitas durables .....	54
<b>Figura 11.</b> Promedio (desviación estándar) de la proporción de árboles por especie con lianas dominando la copa de los árboles .....	63
<b>Figura 12.</b> Coeficientes de correlación entre diferentes índices a nivel de parche y Variables de respuesta de la población de especies agrupadas como focales .....	65
<b>Figura 13.</b> Coeficientes de correlación significativas entre diferentes índices a nivel de parche y variables de respuesta de la población de especies agrupadas como testigo.....	66

## LISTA DE ANEXOS.

<b>Anexo 1.</b> Medidas descriptivas del paisaje calculados por Fragstats Versión 3.3 *.....	95
<b>Anexo 2.</b> Abundancia relativa y absoluta de 23 especies arbóreas muestreadas en 5 sitios...98	
<b>Anexo 3.</b> Densidad, área basal y frecuencia de 23 especies muestreadas.....	99
<b>Anexo 4.</b> Resumen resultados de la caracterización de las especies arbóreas.....	101
<b>Anexo 5.</b> Tamaño de las poblaciones de árboles en Paniagua, Rojomaca y Selva Verde.....	102
<b>Anexo 6.</b> Tamaño de las poblaciones de especies arbóreas en Ladrillera 1 y 3 .....	104
<b>Anexo 7.</b> Caracterización de las especies arbóreas .....	105

**Gallego C. Beatriz. 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.

## RESUMEN.

El Atlántico Norte de Costa Rica es considerado uno de los relictos de bosque húmedo tropical más importantes del país en términos de su cobertura vegetal; no obstante, estos bosques han sido fragmentados y sometidos a la extracción de árboles maderables, en muchos casos de especies consideradas en peligro o vulnerables por su escasez. El presente estudio tuvo el fin de conocer la estructura y composición de este paisaje y su relación con el estado y la estructura poblacional de un grupo de especies arbóreas sensibles a los disturbios por fragmentación y aprovechamiento de madera y por tanto, indicadoras del mantenimiento ó no de los requerimientos de hábitat de otras especies arbóreas. Se efectuó la caracterización de este paisaje con una imagen satélite tipo Landsat TM (año 2000), utilizando herramientas de SIG. El muestreo de campo de 23 especies arbóreas  $\geq 5$  cm dap se llevó a cabo en 25 parcelas permanentes (área total muestreada 48.5 ha), distribuidas aleatoriamente en cinco bosques fragmentados dentro del paisaje. Las especies arbóreas fueron del grupo indicador o *especies focales*, hipotéticamente susceptible al declive de sus poblaciones, y otro grupo testigo cuya abundancia se sabe que aumenta en sitios perturbados.

La estructura y composición del paisaje fue cuantificada usando parámetros e índices calculados con el programa de computadora *Fragstats 3.3*. En el campo, en cada individuo de las especies arbóreas de interés se evaluó el dap, la iluminación de copa, estado fitosanitario y presencia de lianas (como indicadores de perturbación). En cada parcela se determinó el número de tocones como covariable para efecto de tala. Para determinar si existían diferencias de abundancia, presencia de lianas y estado fitosanitario de los árboles entre bosques, se usaron análisis de varianza y covarianza. Las relaciones entre parámetros del paisaje y las variables medidas a las especies arbóreas según grupo de especies, fueron estimadas con análisis de correlación simple.

La configuración del paisaje presentó un mosaico de hábitats entremezclados con más del 50% de cobertura boscosa en fragmentos, una extensión considerable de potreros arborizados y cultivos agrícolas con una alta conectividad entre parches, pertenecientes a los diferentes tipos de bosque hasta un 1 km de distancia. La densidad y estructura poblacional de las especies arbóreas mostraron diferencias entre sitios y permitieron determinar un patrón de comportamiento individualista; asociado al tipo de suelo, la topografía, la historia natural de la especie y el grado de disturbio del bosque. El estado fitosanitario y la presencia de lianas no

fueron determinantes para evaluar el efecto de la fragmentación sobre las especies arbóreas estudiadas. En cuanto a las relaciones entre la estructura y composición del paisaje y las poblaciones de especies arbóreas, se encontraron relaciones significativas negativas entre la abundancia de especies heliófitas durables en las clases diamétricas 30-49 cm dap y la proporción del hábitat de interior con borde de 100 y 300 m. Sin embargo, se debe tomar en cuenta que estas relaciones requieren de una interpretación cuidadosa, ya que por ejemplo, la respuesta de las especies también estuvo determinada por las características particulares de cada sitio.

En términos generales, aunque un grupo importante de especies adaptadas a la perturbación – las especies testigo del presente estudio – están aumentando su abundancia en los fragmentos estudiados, se concluye que actualmente, en términos generales las poblaciones de especies focales no están mostrando consecuencias negativas de la intervención humana. Una excepción posible a esta generalización es la especie *Lecythis ampla*, especie escasa de alto valor comercial que aunque tolere sombra, presenta una baja proporción de individuos de regeneración en relación a árboles adultos en su población.

El concepto de especie focal (Lambeck, 1999), fue aplicable y efectivo para desarrollar una aproximación preliminar sobre la susceptibilidad de algunas especies al declive de las poblaciones a nivel local y definir su eficacia para el monitoreo de los impactos de la actividad humana en bosques en paisajes fragmentados. Se plantea una clasificación refinada de la importancia y valor para el monitoreo de las especies arbóreas focales, basada en información sobre sus distribuciones geográficas y los resultados del presente estudio con relación a abundancia, estructura poblacional y el grado de especialización en cuanto a requerimientos de hábitat.

Palabras claves: Fragmentación, ecología del paisaje, estructura del paisaje, gremio forestal, especies focales, tamaño y estructura de poblaciones de especies arbóreas, bosque húmedo tropical, árboles maderables en peligro, Fragstats\*, Costa Rica.

## ABSTRACT.

**Gallego C. Beatriz. 2002.** Structure and composition of a fragmented landscape and its relation to indicator tree species in a wet tropical forest zone, Costa Rica.

Costa Rica's north Atlantic Zone is considered one of the country's most important areas for relict forest in terms of overall cover, but the forests are strongly fragmented and subjected to logging, that in many cases takes trees of tree species considered to be vulnerable or endangered. This study had the aim of characterizing the structure and composition of a landscape in this zone of Costa Rica, and determining its relation to the population status of a group of tree species considered sensitive to the disturbance caused by fragmentation and logging, and therefore to be indicators of the maintenance or not of the habitat conditions required by a wider group of forest-dependent tree species.

The characterization of the landscape was carried out using a LandsatTM image from the year 2000, using GIS tools. Field sampling of populations  $\geq 5$  cm dbh of 23 tree species was executed in 25 permanent sample plots randomly distributed in five sites in fragmented forests within the landscape (total area sampled 48.5 ha). Tree species sampled belonged to two groups – putative indicators or *focal species*, hypothetically sensitive to population decline, and a control group made up by species whose abundances are known to increase in disturbed forests.

Landscape structure and composition were quantified using the *Fragstats* computer programme. In the field, measurements taken for each tree of the species of interest included dbh, crown illumination, phytosanitary condition and the presence of lianas (as indicators of the effects of disturbance). The number of tree stumps was determined in each plot to be used as a covariable in analyses. To determine whether or not differences in parameters of tree species populations existed between sites, ANOVA and ANCOVA were used. The relationships between landscape parameters and the characteristics of tree species populations were examined using simple correlation analysis.

Landscape configuration was a mosaic with more than 50% cover of fragmented forest, a considerable extension of pasture with trees and agricultural crops, and a high degree of connectivity between patches of the different forest types, up to a distance of 1 km. The density and population structure of tree species varied between sites in relation to factors such as soil type, topography, disturbance and the natural history of the species, with strongly individualistic patterns of abundance. Phytosanitary state and the presence of lianas gave no grounds for

suggesting that populations of focal species have been negatively affected by disturbance of the fragments. Statistically significant relationships were found between the abundance of long-lived pioneer species (most of them from the control group) in intermediate dbh classes and the proportion of interior habitat in the forest sites (using edge distances of 100 m and 300 m). Such relationships may clearly be related to disturbance, but require care in their interpretation because patch and landscape characteristics may be confounded with other factors such as soil type and disturbance by logging.

In general terms, although an important group of species adapted to disturbance – the control group of this study - may be increasing in abundance in the fragments studied, it is concluded that at the present time, populations of focal species are not suffering negatively due to human intervention. One possible exception to this generalization is *Lecythis ampla*. This is a rare species of high commercial value, which although it is shade tolerant, showed a low proportion of regeneration in relation to the number of adults in the forests studied.

Lambeck's focal species concept is considered applicable and effective for the development of a preliminary characterization of tree species in relation to their susceptibility to population decline at the local level, and the definition of its effectiveness for the monitoring of human impacts on forests in fragmented landscapes. A refined classification of focal tree species in relation to their importance and value for monitoring is presented, based on the geographical distributions of the species and their abundance, population structures and degree of habitat specialization as determined or suggested by the present study.

Key words: Fragmentation, landscape ecology, landscape structure, tree species guild, focal species, size and structure of tree species populations, tropical moist forest, endangered tree species, Fragstats\*, Costa Rica.

## 1. INTRODUCCIÓN.

La transformación y fragmentación de los bosque tropicales representan la principal causa de la pérdida de diversidad biológica a nivel global. Se estima que cerca del 50% de los bosques tropicales han desaparecido en los últimos cincuenta años por acción de diferentes actividades de origen antrópico como la agricultura de monocultivo, extracción de madera, urbanización y minería (Skole *et al*, 1993; Jang *et al*, 1996). Dichas acciones han originado un mosaico de ecosistemas donde se encuentran inmersos parches de bosque natural, que suelen servir de refugio a comunidades y poblaciones de especies nativas, pero de las cuales se desconoce su viabilidad ecológica a largo plazo.

En Centroamérica, la expansión de la frontera agrícola, la apertura de carreteras y la extracción de madera, están provocando la fragmentación acelerada de extensas áreas antes cubiertas por bosques naturales (Schelhas, 1996; Sánchez-Azofeifa, 2001). Específicamente en Costa Rica entre 1.986 y 1.991 se perdieron 225.000 ha de bosque húmedo tropical y húmedo premontano, alcanzando un promedio de 450 km<sup>2</sup>/año de bosque talado y convirtiendo el 55% de los bosques en fragmentos de 3 a 50 ha (Sánchez-Azofeifa, 2001), los cuales pueden ser insuficientes para mantener la riqueza y diversidad de las poblaciones de flora y fauna remanentes (Guindon, 1996). Se estima que de haber continuado la tasa de deforestación a ese ritmo, hasta el año 2000 se habrían perdido adicionalmente, cerca de 405.000 ha de bosque.

Mesoamérica es uno de los 25 "hotspots" para la conservación de la biodiversidad a nivel global y cuenta con aproximadamente 9.700 especies de plantas consideradas endémicas (Mittermeier *et al*, 1998). En Costa Rica, los bosques del Atlántico se encuentran entre las áreas de mayor endemismo de aves en el planeta (ICBP, 1992) y forman parte de la Ecoregion denominada "bosque húmedo tropical de hoja ancha", considerada una zona vulnerable y relevante a nivel regional (Dinerstein *et al*, 1995). Actualmente es el escenario de diversas propuestas de conservación para el establecimiento de un Corredor Biológico y diversas iniciativas de manejo forestal sostenible y pago por servicios ambientales (UICN, 1998).

La región Atlántica Norte de Costa Rica, se puede considerar como uno de los relictos de bosque húmedo tropical más importantes de Costa Rica en términos de cobertura vegetal (Herrera *et al*, 1997); sin embargo, en la actualidad se encuentra fragmentada en parches de bosque que están siendo sometidos a la extracción de madera y que están inmersos en una considerable extensión de pasturas para la ganadería extensiva. La situación anterior y la

fragilidad del ecosistema, están influyendo en la conservación a largo plazo de las especies en los remanentes de bosque. Esta situación puede ser crítica, considerando que aún existen vacíos en el conocimiento respecto a la capacidad que tienen los fragmentos para mantener la integridad de las poblaciones de flora y fauna después del aislamiento. Dos conceptos claves en relación a tal integridad son: el mantenimiento de la conectividad y la calidad del hábitat que ofrecen los paisajes boscosos sometidos a la intervención humana (agropecuaria y forestal).

En los últimos años la ecología del paisaje se ha convertido en una herramienta para entender los efectos de la fragmentación sobre la conservación de la biodiversidad, con apoyo de herramientas como los sistemas de información geográfica (SIG) (Kramer, 1997; Correa Do Carmo, 2001, Crist *et al*, 2000; Metzger, 2000). La información generada hasta el momento ha permitido entender el efecto de las actividades humanas y su relación con la estructura y composición del paisajes (Skole y Tucker, 1993; Dale *et al*, 1994; Correa Do Carmo, 2001). No obstante, poco se conoce acerca de la relación entre las características del paisaje y la dinámica de las poblaciones de especies arbóreas y los procesos ecológicos, debido a que los resultados obtenidos mediante programas y técnicas de SIG no se confrontan con datos obtenidos en campo.

Con este estudio se pretende explorar las relaciones entre las características (estructura y composición) de un paisaje fragmentado de tierras bajas con la estructura poblacional de especies arbóreas, que por ser sensibles a los cambios inducidos por la fragmentación, pueden ser a su vez, indicadores de los requerimientos de hábitat para mantener comunidades viables en remanentes de bosque. Un análisis preliminar como este puede contribuir al desarrollo de herramientas para la toma de decisiones en pro de la conservación y restauración de la biodiversidad a escala de paisaje.

### 1.1. Objetivo General.

Contribuir al conocimiento de las características de un paisaje fragmentado, el estado y la estructura poblacional de un grupo de especies arbóreas presentes en ese paisaje y las relaciones paisaje-estructura arbórea, en una zona de bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica.

## 1.2. Objetivos Específicos.

- 1.2.1. Determinar la composición y estructura de un paisaje fragmentado dentro de la zona de vida de bosque muy húmedo tropical, vertiente Atlántica del Nor-Este de Costa Rica.
- 1.2.2. Determinar y comparar la estructura, tamaño y estado fitosanitario de poblaciones de especies arbóreas preseleccionadas como focales por ser demandantes de hábitat de bosque natural y de un grupo de especies testigo ó adaptadas a sitios perturbados.
- 1.2.3. Identificar las relaciones entre: estructura, tamaño y estado fitosanitario de las poblaciones de especies arbóreas focales y testigo, con determinados parámetros estructurales del paisaje.
- 1.2.4. Evaluar la viabilidad de diferentes fragmentos de bosque en una zona de tierras bajas como áreas de conservación o refugios de biodiversidad, dentro de una matriz dominada por potreros y cultivos.
- 1.2.5. Establecer una propuesta base de criterios para la aplicabilidad del concepto de especies focales que permita monitorear eficientemente los efectos del aprovechamiento forestal sobre las especies arbóreas en paisajes fragmentados.
- 1.2.6. Plantear recomendaciones que contribuyan con una mayor eficiencia y efectividad en el análisis de la viabilidad de los paisajes fragmentados como refugios ecológicos para el manejo sustentable de los bosques.

## 1.3. Hipótesis.

**H1:** Existe relación entre la estructura y el tamaño de las poblaciones de especies arbóreas focales con los parámetros de estructura y conectividad de los fragmentos que las contienen.

**H2:** Los fragmentos de bosque en la zona de estudio difieren en la estructura, tamaño, estado fitosanitario y presencia de lianas de una población de especies arbóreas focales y testigo.

## 2. REVISIÓN DE LITERATURA.

### 2.1. Fragmentación y dinámica de parches.

Las actividades humanas han provocado un acelerado deterioro de la biodiversidad debido entre otras causas, a la tala excesiva del bosque para la extracción de productos maderables o el establecimiento de áreas para la ganadería y agricultura (Schelhas, 1996; Sanches-Azofeifa, 2001; Whitmore, 1998), las cuales tienen efectos importantes como la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat, que han incrementado la extinción de especies, cambios en la distribución y abundancia de otras y cambios en las condiciones físicas del medioambiente (luz, temperatura, humedad relativa, etc.) (Kattan *et al*, 1996; Bierregaard *et al*, 1992).

La fragmentación se puede definir como la reducción en tamaño y el incremento del aislamiento de parches boscosos (Schelhas y Greenberg 1996). A medida que el aislamiento y el contraste entre elementos del paisaje aumentan, operan algunos de los mecanismos de la biogeografía de islas (Begon *et al.*, 1996). Así, la riqueza de especies en un parche boscoso puede depender de la idoneidad del parche como hábitat para varias especies –diversidad de hábitat- (entre más grande la isla o parche, mayor posibilidad de hábitat interior o mayor probabilidad de una variedad de hábitat y por ende mayor posibilidad de especies), el balance entre la tasa de inmigración y emigración (extinción) –teoría del equilibrio- y finalmente entre colonización y evolución dentro del parche (Begon *et al.*, 1996). No obstante, en paisajes terrestres dichos mecanismos varían respecto a la teoría de la biogeografía de islas, ya que los parches de bosque no son islas rodeadas de agua sino que se encuentran dentro de la matriz del paisaje, cuyos componentes biológicos mantienen una dinámica ecológica ligada en diferente grado a los parches (Laurance, 1991; Gascon *et al*, 1999).

Los fragmentos y paisajes son entes dinámicos que ocurren en un gradiente o variedad de escalas espaciales y temporales que varían en función de cada organismo o proceso estudiado. Casi siempre la percepción del ser humano acerca de los límites y los parches dentro del paisaje difiere para cada función (flujos de materia y energía, etc.) y expectativas de uso (Turner, 1989). Sin embargo el uso de la matriz y los parches de bosque por parte de las comunidades de organismos van a diferir respecto a sus necesidades particulares. Por ejemplo, el área efectiva de hábitat para una determinada especie de fauna dentro de un paisaje será aquella que contenga ecosistemas capaces de proveer recursos alimenticios, refugio o elementos estructurales (Ej. perchas) (McLanahan y Wolfe, 1993; Restrepo *et al*, 1997), y en un paisaje fragmentado la conservación de las especies dependerá de la

conservación de esos ecosistemas y su habilidad de movimiento entre parches, de tal manera que las áreas modificadas también actúen como un componente del hábitat requerido por una especie (Bierregaard *et al.* 1992). De acuerdo a lo anterior, es importante tener en cuenta que la heterogeneidad a nivel regional es clave para el mantenimiento de la diversidad de muchos grupos de organismos, los cuales pueden requerir distintos hábitat y hacer migraciones durante su ciclo de vida (Kattan *et al.*, 1996).

El movimiento de los organismos por los parches de la matriz depende del contraste entre los diferentes elementos del paisaje; el cuál será mayor cuando las diferencias de estructura y composición y los límites entre ellos son más acentuados (Bierregaard *et al.*, 1992). Además el contraste entre el límite del parche de bosque y la matriz influye en la probabilidad de inmigración entre fragmentos debido a que este crea barreras para el movimiento de algunos organismos sensibles a cambios abruptos entre bosque y matriz de pasturas o cultivos.

Además del flujo de especies, individuos y genes entre fragmentos, corredores y matriz, en la periferia de los fragmentos o parches de bosque, ocurren fenómenos ecológicos como el efecto de borde; originado como consecuencia de la influencia de factores físicos externos (viento, temperatura, luz, humedad relativa y radiación solar, entre otros), sobre las poblaciones de especies arbóreas desde el límite del fragmento hasta 300 metros en el interior (Kapos *et al.*, 1997, Laurance *et al.*, 1998). Algunas de las consecuencias del efecto de borde incluyen la invasión de especies pioneras, cambios en la estructura de la vegetación asociada, cambios en la dispersión de semillas, herbivoría y efectos en las condiciones microclimáticas (Murcia, 1995; Turton y Freiburger, 1997). Aunque los efectos de la fragmentación sobre la dinámica de parches han sido ampliamente estudiados (Laurance *et al.*, 1997; Saunders *et al.*, 1990; Debinski *et al.*, 2000), todavía muchos de sus mecanismos son desconocidos.

## 2.2. Ecología del paisaje: el modelo parche - corredor-matriz.

Un paisaje se puede definir como un área amplia (de varios kilómetros cuadrados), formando un mosaico relativamente heterogéneo donde confluyen de manera similar una serie de ecosistemas y elementos (matriz, parches, corredores). El estudio de los patrones espaciales, la distribución geográfica de los organismos y los elementos que contiene el paisaje se conoce como ecología del paisaje (Urban *et al.*, 1987, Goigel, 1989; Turner, 1995; Forman, 1995).

El estudio de la ecología de los ecosistemas desde una perspectiva del paisaje, ha permitido la comprensión de las interacciones existentes entre los diferentes elementos de dicho paisaje, mediante el conocimiento de su estructura y función, en una determinada área geográfica.

Godron y Forman (1983) afirman que "la ecología del paisaje es el estudio de la estructura, función y cambio de un área terrestre heterogénea, compuesta por ecosistemas interactuantes." Cabe decir que la anterior definición no tiene en cuenta la composición, es decir cada uno de los elementos que conforman el paisaje (parches de bosque, matriz y corredores biológicos) y que en conjunto modelan y definen las características particulares de un paisaje.

La *estructura* se refiere al patrón espacial de los elementos del paisaje y de los objetos ecológicos que lo conforman; como lo son animales, biomasa y nutrientes minerales (Forman, 1995, 1981) También es definido como la relación espacial entre la distribución de energía, materiales y especies (a nivel ecosistémico) en relación con el tamaño, forma, número, clases y configuración de los componentes del paisaje (Goigel, 1989). La *función* se refiere al flujo de materia, energía, organismos y genes entre los elementos del paisaje y la *composición* a los elementos espaciales observables en el paisaje como son los tipos de parches (tipos de bosque, áreas de potrero y cultivo, áreas urbanas, entre otras) (Forman, 1995).

En un gradiente paisajístico, la matriz es el elemento predominante en el mosaico del paisaje y se caracteriza por tener un área extensa, alta conectividad y el control de la dinámica del paisaje y funciona como un filtro selectivo impidiendo el paso de ciertos organismos sensibles a los disturbios del hábitat (Forman, 1995, 1981, Fahrig *et al*, 1994; Gascon *et al*, 1999; Gustafson *et al*, 1996). El parche es un área no lineal, mas o menos homogénea que difiere del área adyacente, y el corredor es un área lineal relativamente homogénea que difiere por ambos lados de la matriz circundante (Forman, 1995, Bennett, 1999). El arreglo espacial o estructural de estos elementos del paisaje, sus inter-relaciones, la función que desempeñan, además de las alteraciones a través del tiempo de su estructura y función en los diferentes mosaicos ecológicos, son propiedades fundamentales del paisaje (Forman, 1995; Franklin, 1993; Fahrig & Merriam, 1994).

Según la función y objetivos de manejo, cada tipo de paisaje puede tener una configuración u ordenamiento de sus elementos particulares (Godron *et al*, 1983). Para el caso de un paisaje boscoso interesa que la matriz sea continua (solo bosque natural), sin parches de cultivos o caminos. Sin embargo, actualmente en las zonas rurales la matriz suele estar compuesta esencialmente por áreas extensas de cultivo o pastoreo y dentro de estas, se encuentran inmersos los fragmentos de bosque que pueden servir de refugio al remanente de la biodiversidad que alguna vez contuvo el paisaje original. El movimiento de organismos y genes entre fragmentos dependerá de la diferenciación entre estos, e influirá en la posibilidad para que unos organismos utilicen o no la matriz (Bierregaard *et al*, 1992; Gustafson y Gardner, 1996).

Esta idea cobra importancia teniendo en cuenta el efecto actual de la fragmentación en muchos lugares del trópico y la importancia de preservar remanentes de bosque, para mantener poblaciones viables de especies.

### 2.3. Características estructurales del paisaje.

La estructura de un paisaje se ha definido como la relación espacial entre los diferentes componentes del mismo (parche, corredor, matriz, tipos de bosque, etc) y la distribución espacio-temporal de las perturbaciones naturales ó antrópicas dentro del paisaje, que crean diferentes patrones espaciales y de distribución de los componentes y que son características relevantes para su análisis (Forman, 1995; Fahring & Merriam, 1994; Forman y Godron, 1981).

Los paisajes fragmentados presentan diferentes posibilidades de conectividad y hábitat de parche para diferentes especies, las cuales pueden desaparecer dentro de los fragmentos que no contengan las condiciones adecuadas para su sobrevivencia. Sin embargo, es posible que la configuración estructural del paisaje presente cambios y esa dinámica facilite la persistencia de las mismas en los fragmentos boscosos (Fahring y Merriam, 1994; Goigel, 1989; With y Crist, 1995) ó crea barreras que fuerzan el movimiento en cierta dirección de los individuos de una especie, de tal manera que los sucesos de emigración en algunos parches se reduzcan cuando la heterogeneidad del paisaje se incrementa (Dale *et al*, 1994; Gustafson y Gardner, 1996). Si tenemos en cuenta que la realidad de los paisajes es contener parches de bosque intervenidos e inmersos en una matriz de tierras agrícolas en constante cambio, esas características ponen de manifiesto la necesidad de tener en cuenta la dinámica estructural del paisaje para su análisis cuantitativo y entender mejor las características y atributos de un paisaje.

En el análisis del patrón de los componentes del paisaje se pueden analizar la diversidad y distribución de los diferentes tipos de parche, el número de parches, la asociación y dispersión entre ellos, el tamaño y forma -complejidad del parche- (Forman y Godron, 1981). Fahring y Merriam (1994) postulan algunas características estructurales que deben tenerse en cuenta en el análisis de un paisaje, entre las cuales se encuentran el tamaño, forma y calidad de los parches, además la presencia y calidad de rutas de dispersión (conectividad) y la configuración espacial de los componentes del mismo.

El tamaño, el borde y la distribución de parches en el paisaje son importantes para aquellas especies que requieren hábitat de cierto tamaño y arreglo (Turner, 1989; Ferreira, 1997). Además el tamaño del parche debe ser analizado desde el punto de vista ecológico, puesto que

los parches pueden presentar diferencias ambientales. De tal modo que un parche grande y uno pequeño pueden tener el mismo tipo o diversidad de hábitat y por el contrario presentar diferentes atributos para los procesos ecológicos dentro del paisaje (Forman y Godron, 1981; Forman, 1995), los cuales pueden determinar la persistencia y ensamblaje de la especies dentro del paisaje

La forma de un área bidimensional esta determinada por la variación de los márgenes (elongación y proyecciones), los cuales pueden afectar el movimiento y flujo de genes y organismos dentro del paisaje (Forman, 1995; Bennett, 1999) y de esta manera la sobrevivencia de las poblaciones de especies, si la dinámica de las mismas cambia en relación a la distancia desde el borde del parche (Fahrig y Merriam, 1994; Laurance, *et al*, 1998). El hábitat interior es un atributo importante en la forma de un parche y corresponde al área no afectada por el borde; que debe mantener una cierta calidad, expresada en la disponibilidad de recursos y condiciones requeridas por las diferentes poblaciones de especies (Fahrig y Merriam, 1994; Urban *et al*, 1987; Nason *et al*, 1997; Laurance *et al*, 1997; Tabarelli *et al*, 1999).

Como ayuda para el análisis de la estructura del paisaje y las diferentes características de los parches, se han establecido índices (forma, diversidad, contraste, etc.) y medidas (área, proximidad, etc.) de la dinámica y componentes del paisaje (Fahrig y Merriam, 1994; Turner, 1989; With y Crist, 1995; Gustafson y Gardner, 1996; Laurance *et al*, 1998), que ayudan a explicar los efectos de la fragmentación sobre los procesos ecosistémicos (Kramer, 1997; Tischendorf, 2001; Mladenoff *et al*, 1993), y la dinámica de las comunidades de árboles en los diferentes hábitat a una escala regional (Scariot, 1999; Metzger, 2000).

Algunos estudios han relacionado a nivel general el efecto de la fragmentación sobre la riqueza y estructura de poblaciones vegetales de diferentes gremios en fragmentos de bosque. Tabarelli y colaboradores (1999), clasificaron las especies de un bosque de la zona Atlántica del Brasil según el tipo dispersión, estrato de bosque utilizado (especies de dosel y especies de sotobosque) y el nicho de regeneración (tolerancia e intolerancia a la sombra), en fragmentos de diferentes tamaño (5,10,14, 370 y 7.900 ha). Sus resultados mostraron diferencias entre los fragmentos pequeños y grandes que presentaron una mayor proporción de especies intolerantes a la sombra, de sotobosque. Además encontraron una correlación negativa pero no significativa entre el tamaño del fragmento y la proporción relativa de especies heliófitas, del dosel de bosque y dispersadas por medios abióticos (Tabarelli y colaboradores, 1999). En este sentido la fragmentación puede inducir un cambio en la composición de especies de plantas

leñosas afectando la abundancia y persistencia de otros grupos de plantas y animales en fragmentos (Terborgh, 1992).

El estudio desarrollado por Metzger (2000), en el Sur-Este del Brasil para determinar la influencia de la estructura del paisaje en la diversidad de la comunidad florística dentro de los fragmentos mostró una relación positiva significativa entre los parámetros del paisaje (medidos con ayuda de SIG), y la diversidad de las especies en los fragmentos. Metzger (2000), clasificó las especies según el sistema de dispersión y los requerimientos de sombra y encontró que las especies clasificadas como tolerantes a la sombra (según su agrupación de especies), estaban influenciadas por el índice de conectividad del fragmento. Las características estructurales de los fragmentos como complejidad de forma y conectividad representaron los parámetros mas importantes encontrados por Metzger (2000), con relación significativa en la riqueza y diversidad total de las especies en los diferentes gremios evaluados. Metzger concluyó que las características de la matriz estaban relacionadas con el paisaje y las comunidades vegetales inmersas en los fragmentos.

La estructura espacial de los diferentes componentes de paisaje puede sufrir cambios en el tiempo, producto de la fragmentación y/o remoción del hábitat boscoso continuo, aumento o reducción en el número y/o calidad de las rutas de dispersión y la reorganización espacial en cada uno de las diferentes parches dentro de un paisaje (Fahrig y Merriam, 1994). Los cambios en la estructura y composición implican una dinámica en el comportamiento, distribución y riqueza de las diferentes poblaciones de especies que utilizan el paisaje (Goigel, 1989, Gascon *et al*, 1999). Particularmente en las zonas tropicales, la fragmentación está modificando los paisajes, creando parches de bosque aislados con poblaciones que al no soportar el disturbio y los cambios del hábitat tenderán a la extinción.

#### 2.4. Los índices descriptivos del paisaje y su medida.

Diversas técnicas y métodos se han utilizado para medir las tendencias de la transformación y dinámica del paisaje, las cuales incluyen información importante en cuanto a la estructura y composición de los diferentes elementos del paisaje (Fahrig y Merriam, 1994; Turner, 1989; With y Crist, 1995; Gustafson y Gardner, 1996). En términos de la ecología del paisaje medir las relaciones entre cambios en el patrón de un paisaje y los procesos ecológicos cobra importancia para los procedimientos de manejo y planificación de áreas fragmentadas y así lograr predecir los efectos de la fragmentación sobre los procesos ecológicos en los hábitats naturales.

Para la medida de los patrones del paisaje se han utilizado índices (Turner, 1995; McGarigal *et al*, 1998; Tischendorf, 2001, Kramer, 1997), los cuales se han correlacionado con las variables de respuesta de los diferentes procesos ecológicos debidas a las perturbaciones del ambiente. Los índices de paisajes se han probado para medir la heterogeneidad entre diferentes paisajes (Mladenoff *et al*, 1993; Kramer, 1997, Correa Do Carmo, 2001). Para predecir y medir el movimiento y dispersión de los organismos en paisajes heterogéneos (Gustafson *et al*, 1996), y la distribución y sobrevivencia de poblaciones de especies en paisaje fragmentados con apoyo de los sistemas de información geográfica (With *et al*, 1995; Fahrig *et al*, 1994).

Algunos estudios han incluido la simulación de paisajes con ayuda de los sistemas de información geográfica (With y Crist, 1995, Fahring *et al*, 1994). Análisis de paisajes reales (Metzger, 2000; Kramer, 1997) ó comparaciones entre paisajes simulados y paisajes reales (Tischendorf, 2001). En general las comparaciones entre los índices y las características ó fenómenos ecológicos en estudio han arrojado resultados importantes para descifrar la posibilidad de correlacionar valores de los índices arrojados por programas expertos y procesos ecológicos dentro de los paisaje fragmentados (Tischendorf, 2001). Sin embargo y como se describió antes, la relación entre estos índices, el estado y los procesos ecológicos particulares de las poblaciones de especies arbóreas en paisajes reales necesita mas atención (Meztger, 2000).

Múltiples índices de paisaje pueden proveer información alrededor de diferentes componentes y de la estructura y complejidad de los parches (McGarigal, 1998). El área o tamaño de parches son la base para estimar otros valores y proveen información clave acerca de la riqueza de especies y su distribución. El tamaño del parche y el borde pueden estar relacionados con factores ambientales como los cambios microclimáticos y la persistencia de poblaciones de especies (Fahring y Merriam, 1994), así como los ciclos de materia, nutrientes y energía .

La forma de los parches es otro índice importante ya que influye sobre el efecto de borde, en particular para parches de tamaño pequeño. La forma se expresa en términos de la relación entre el borde y el área. Además puede influir sobre cambios al interior del parche como el aumento de parasitismo e invasión de plantas desde la matriz que alteran la estructura y composición de las poblaciones de especies (McGarigal, 1998; Saunders *et al*, 1990). Los índices de borde son estimados utilizando geometría fractal (MacGarigal *et al*, 2002), la cual compara la geometría de diferentes paisajes. El termino fractal (Mladenoff *et al*, 1993), se refiere a una figura geométrica que es compleja y detallada en su estructura a cualquier escala y tienen dimensiones fraccionadas. En otros términos se puede decir, que entre mas rugoso y

complejo es un objeto (por Ej una montaña), rápidamente crece la estimación de sus dimensiones y esta puede medirse con geometría fractal.

El aislamiento de los parches se pueden calcular con la distancia al vecindario mas cercano y la proximidad a otros del mismo tipo. El aislamiento es un aspecto clave para el flujo de organismos y genes entre los diferentes hábitats del paisaje. La distancia al vecino mas cercano, se mide desde el borde de un parche focal, hasta otro parche con el mismo tipo de vegetación (MacGarigal *et al*, 1998, 2002). El índice de proximidad considera el tamaño y cercanía de todos los parches (sin tener en cuenta el tipo), cuando los bordes están dentro de un radio de referencia, fijada por el investigador (McGarigal *et al*, 2002) y cuantifica el contexto espacial del parche en relación con su vecindario de la misma clase.

Los índices de contagio y dispersión están estrechamente relacionadas con la distancia al vecindario mas cercano del mismo tipo. El índice de contagio sencillamente cuantifica la configuración de los parches dentro del paisaje a través de la comparación del grado de similaridad o contraste de celdas individuales (focales) con las celdas que lo rodean (MacGarigal *et al*, 2000, Gustafson *et al*, 1996). Es decir, mide el grado de agrupamiento o dispersión de los parches en el paisaje.

El grado de mezcla o heterogeneidad puede estimarse con los índices de dispersión y yuxtaposición (MacGarigal *et al*, 2000). Paisajes con parches mas contiguos o cercanos presentan índices mas bajos que aquellos mas fragmentados. La interpretación de estos índices requieren el apoyo de otros índices en el caso de paisajes muy fragmentados.

Al nivel de todo el paisaje es posible calcular la riqueza (número de parches) y los índices de diversidad y equidad (distribución relativa de los tipos de parche en el paisaje), comúnmente utilizados en estudios de comunidades y otros niveles tróficos incluyendo el nivel de paisaje. Actualmente los programas diseñados para el calculo de las medidas del paisaje incluyen la estimación de índices de Shannon, Simpson, incluyendo la equidad y los índices modificados (MacGarigal *et al*, 2002).

## 2.5. El concepto de especie focal o múltiples especies indicadoras.

El concepto de especies focales es una ampliación de la definición de especies "sombrija" y constituye otra propuesta de herramienta practica para definir los niveles base de requerimientos de hábitat por las especies presentes dentro de un paisaje (Lambeck, 1997). La palabra "focal" puede comprenderse de manera sencilla como aquella especie en la cual esta

### 3. METODOLOGIA.

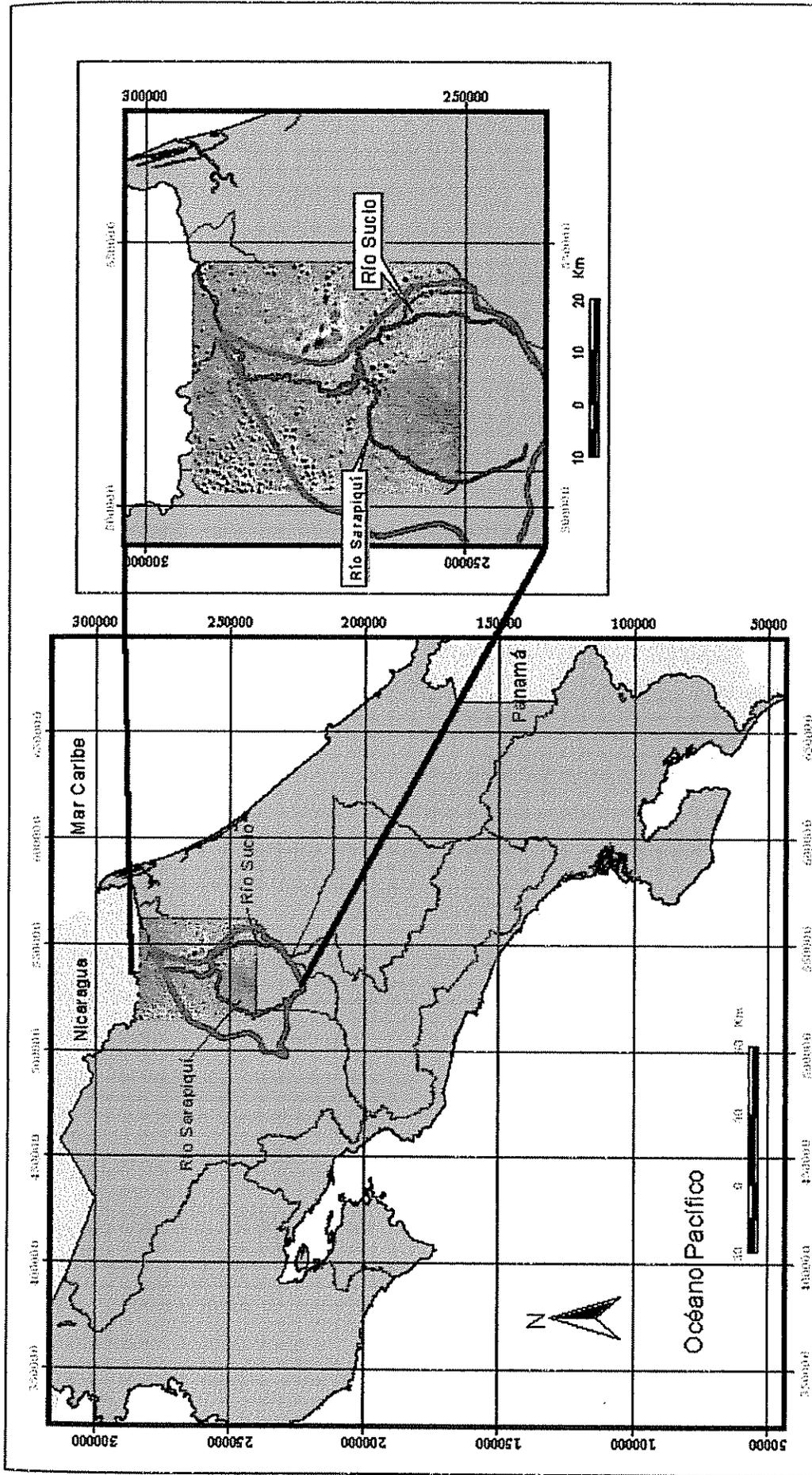
#### 3.1. Descripción del área de estudio.

El trabajo se desarrolló en la vertiente Atlántica de Costa Rica, jurisdicción de la Cordillera Volcánica Central y la planicie costera. El área seleccionada para el estudio de campo se ubica dentro del Cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia y la región seleccionada para el análisis de paisaje incluye las Provincias de Alajuela, Limón y Heredia (Atlas de Costa Rica, 2000). El área de estudio pertenece a la zona de influencia de la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR). Además se encuentra una gran extensión de bosque primario, donde se ubica la Estación Biológica La Selva de la OTS (por sus siglas en inglés) (Figura, 1).

El región bajo estudio se ubica en una franja altitudinal entre los 37 y 500 msnm, en lo que suele llamarse como la bajura Atlántica de Costa Rica y se caracteriza por presentar un paisaje fragmentado con parches de bosque de diferente tamaño y tiempo de formación creados durante los últimos años como consecuencia de la tala del bosque para el establecimiento de cultivos comerciales (banano y piña) y potreros para ganadería extensiva. Los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo forman parte del paisaje y están asociados a bosques riparios. Ambos fluyen en dirección sureste-norte y cerca de la Estación Biológica La Selva, encuentran sus caudales para caer al río Sucio y posteriormente al río San Juan en límites con Nicaragua (Figura 1).

La región seleccionada para el análisis de paisaje se ubica en las hojas cartográficas Chaparrón, Río Cuarto, Chirripó Atlántico, Río Sucio, Tortuguero y Agua Fría entre las coordenadas UTM 258000-300000 N y 520000-566000 E; cubriendo una extensión aproximada de 143.000 ha. La selección del área incluyó parte del territorio bajo influencia de las cuencas de los ríos Sarapiquí y Sucio (Figura 1) el cual incluyó los bosques bajo manejo y conservación de Fundecor, ubicados en el rango altitudinal definido anteriormente.

La zona de vida según el sistema de clasificación de Holdridge (1978), corresponde al bosque muy húmedo tropical con temperatura media de 24<sup>0</sup>C. La precipitación promedio anual fluctúa entre 3.500 y 4.500 mm (Atlas de Costa Rica, 2000). Según datos de precipitación de la Estación Biológica la Selva durante nueve años (Estación Bridge), la zona se caracteriza por tener un régimen de precipitación distribuido durante todo el año, con periodos de descenso de la lluvia entre Febrero-Abril y un ligero aumento durante los meses de Junio-Agosto y Noviembre-Diciembre (Sanford *et al*, 1994).



**Leyenda**

Cuenca Río Sarapiquí

Ríos

Costa Rica

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

Preparado por:  
 Beatriz Gallego, Tesis de Maestría  
 Cartografía Digital y SIG:  
 Geog. Christian Brenes

Turrialba Costa Rica  
 Noviembre de 2002

Fuentes:  
 Atlas de Costa Rica 2000  
 Instituto Tecnológico  
 de Costa Rica, año 2000.  
 Imagen Lansat TM,  
 año 2000.  
 Proyección:  
 Lambert Costa Rica Norte

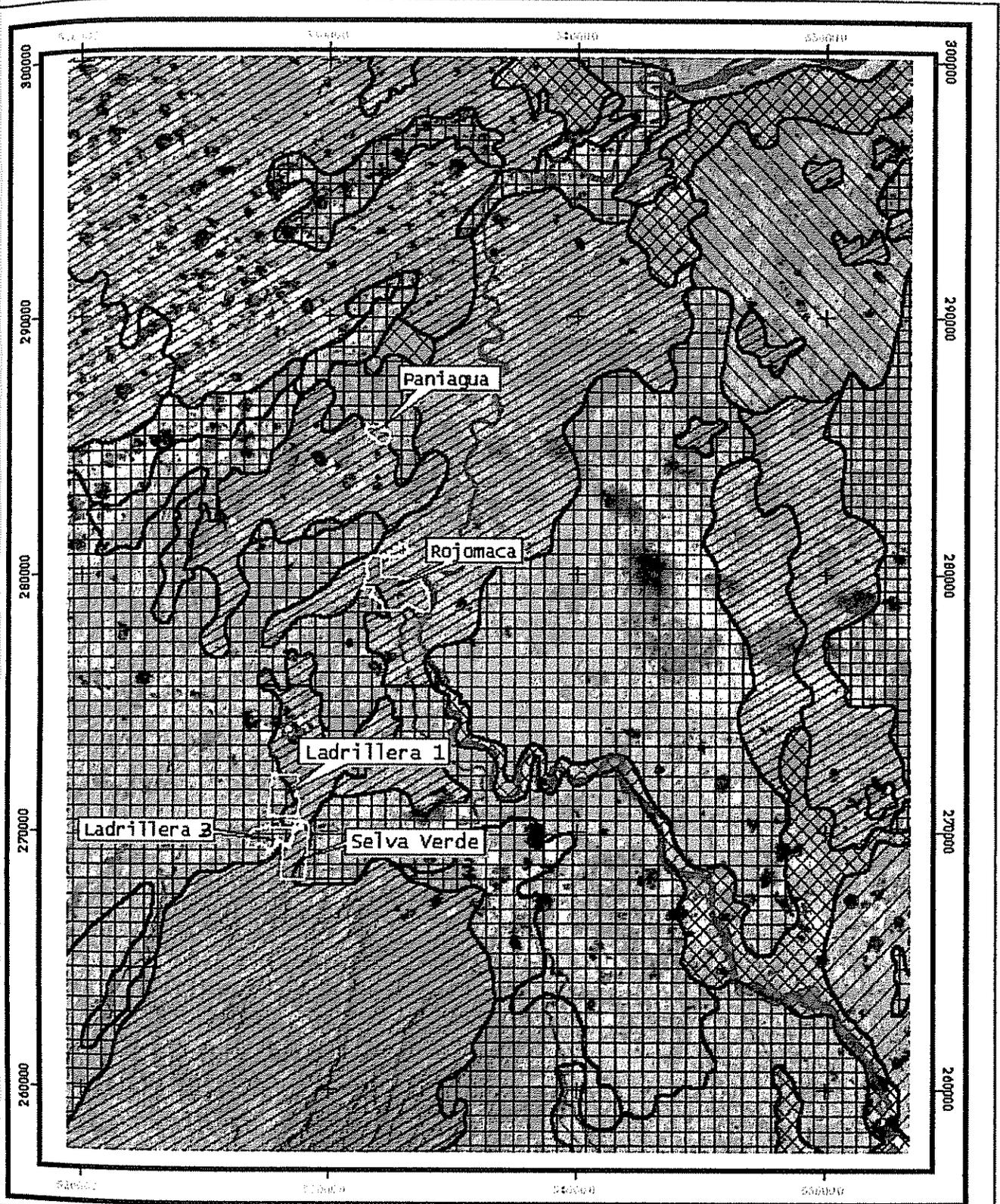
Los suelos están caracterizados como derivados de actividad volcánica y procesos aluviales, que junto con las características climáticas configuran el tipo de vegetación predominante (Hartshorn *et al*, 1994; MacDale *et al*, 1994). El material parental que originó los suelos de la región tiene origen principalmente volcánico (flujos de lava y rocas piroclásticas alcalinas-lahars) del plioceno (Cenozoico) y depósitos aluviales del Cuaternario (Atlas de Costa Rica, 2000; Sollins *et al*, 1994). Los flujos de lava posteriormente derivan a suelos residuales los cuales se presentan de manera diferente en los fragmentos estudiados.

Los sitios seleccionados corresponden a cuatro bosques bajo manejo silvicultural con diferentes intensidades de aprovechamiento (Paniagua, Rojomaca, Ladrillera 1 y Ladrillera 3) y un bosque bajo protección desde hace aproximadamente 13 años (Selva Verde). Todos se encuentran rodeados en diferente grado por una matriz de potreros, vegetación secundaria y cultivos además presentan diferente topografía que va desde moderadamente ondulada con mejor drenaje hasta suelos de baja pendiente y con menor drenaje.

Los suelos del orden Ultisoles (sub-orden Humuld) dominan los fragmentos Rojomaca, Paniagua y gran parte de Selva Verde y Ladrillera 1 (Hartshorn *et al*, 1994; Atlas de Costa Rica, 2000) (Figura 2). Los suelos Ultisoles se caracterizan por tener un 20% de horizonte argilico y menos de 35% de saturación de bases, generalmente profundos, arcillosos, bien drenados y de color rojo o amarillo. Tienen una relativa baja fertilidad debido al pH ácido y se encuentran en terrenos entre fuerte y ligeramente ondulados con pendientes entre 30% y 60% (Calvo, 1997; Hartshorn *et al*, 1994; Atlas de Costa Rica, 2000).

El fragmento Ladrillera 3, un sector de Selva Verde y una pequeña fracción de Rojomaca en los terrenos bajos y menos ondulados se presentan suelos del orden Inceptisoles (Figura 2). Estos suelos pertenecen al gran grupo Dystropept (sub orden Tropept) y se consideran como suelos sobre terrazas aluviales del cuaternario, poco desarrollados, relativamente jóvenes y con un horizonte B apenas evidente (Atlas de Costa Rica, 2000). Además poseen una baja saturación de bases intercambiables que lo hace relativamente fértil (Calvo, 1997; Hartshorn *et al*, 1994).

En general los ordenes de suelos característicos para la región de estudio son: Histosoles y Entisoles en las partes bajas e inundables, Inceptisoles desde las zonas altas de la cordillera (500 msnm), hasta el extremo noroeste de la región y Ultisoles entremezclados con los Inceptisoles en casi todo el territorio menos en las zonas altas de la región (Sánchez, 1981; Calvo, J. 1997; Sollins *et al*, 1994).



**Figura 2. Mapa de suelos. Zona de estudio**

**Legenda**

[Symbol]	ENTISUELOS
[Symbol]	INCEPTISUELOS
[Symbol]	ARCTISUELOS
[Symbol]	MOERTISUELOS / ENTISUELOS
[Symbol]	MOERTISUELOS / ULTISUELOS
[Symbol]	ALTISSIMO
[Symbol]	ULTIMOSUELOS / HISTOSUELOS

Preparado por : Beatriz Gallego, Tesis de Maestría  
 Cartografía Digital y SIG:  
 Geog. Christian Brenes

Turriaba Costa Rica  
 Noviembre de 2002

Fuentes: Imagen Landsat TM, año 2000  
 Instituto Tecnológico de Costa Rica,  
 Atlas de Costa Rica 2000

Proyección:  
 Lambert Costa Rica Norte



### 3.2. Interpretación y clasificación de parches dentro del paisaje.

La interpretación del paisaje se realizó sobre una imagen de satélite LANDSAT TM del 2000, resolución espacial 28.5 m x 28.5 m (tamaño de píxel) y 6 bandas de resolución espectral, la cual se obtuvo directamente del departamento de SIG de FUNDECOR. El área de estudio efectiva cubre una extensión de 1.426 Km<sup>2</sup> (142.589 ha) (Figura 1). Con el fin de precisar el cálculo de los índices de contraste y conectividad para el paisaje bajo estudio se definió un borde ó área alrededor del mismo de 5 km de distancia, cubriendo una extensión aproximada de 42.000 ha.

Con ayuda del programa ArcView Gis 3.2 se procedió a digitalizar en pantalla y sobre la imagen de satélite, los diferentes elementos que conforman el paisaje de estudio y el área de borde. El programa ArcView GIS 3.2 funciona con archivos tipo shapefile [\*.shp] que contienen la información espacial y están integrados con archivos en formato de tabla (base de datos) [\*.dbf] que contienen la información o atributos de los elementos espaciales.

Con la herramienta *polygon* (polígono) de Arc View 3.2, se procedió a delimitar cada uno de los elementos del paisaje a partir de la escala 1:25 000. Este fue el nivel mínimo de apreciación que permitió detectar con claridad los diferentes componentes del paisaje (el tamaño mas pequeño de parche ó área mínima de digitalización fue de 7 hectáreas). Adicionalmente se creó una tabla (herramienta *Open Theme Table*), con los campos que contienen los atributos de cada polígono en el paisaje: ID\_uso (código por categoría uso / cobertura), ID único para cada clase de parche, nombre de la categoría, perímetro y área en hectáreas. Los dos últimos atributos se calcularon con la extensión XTOOLS de Arc View.

Se realizaron dos giras al área de estudio para tomar 60 puntos o coordenadas geográficas con un equipo GPS Garmin 12XL (errores nominales entre  $\pm 8$  a 17 metros), y verificar la clasificación previa a la salida de campo. A partir de estos puntos se corrigió el mosaico de parches para minimizar las distorsiones causadas por la escala de interpretación. Una imagen con clasificación automatizada a partir de la imagen de satélite Landsat TM de 1.996 (Pedroni, 2001) proporcionada por FUNDECOR; permitió corregir y clasificar aquellos elementos del paisaje de difícil acceso para la verificación y registro de coordenadas.

Las diferentes categorías de vegetación y usos del suelo interpretados en la imagen de satélite, fueron definidos teniendo en cuenta la verificación de campo, información digital (Fundecor, 2001) y el sistema de clasificación de la FAO (2000). De esta manera se identificaron 12 tipos

de uso / cobertura presentes en el paisaje de estudio, cuyas características se encuentran en el Cuadro 1.

**Cuadro 1** Categorías de uso / cobertura identificadas en el paisaje de estudio con base en verificación de campo y criterios de clasificación de la FAO (2000).

ID <sup>1</sup>	SIGLA <sup>2</sup>	CATEGORÍA DE USO/COBERTURA	DESCRIPCIÓN
1	pasto	Pasto	Áreas con mas del 75% de gramíneas como cobertura herbácea y con una densidad de cobertura arbórea menor del 5%
2	pastarb	Pasto con árboles dispersos	Áreas con una densidad de cobertura arbórea entre el 5 y 40%. El principal estrato horizontal de vegetación corresponde a herbáceas – gramíneas
3	piña	Cultivos de piña <sup>3</sup>	Áreas en monocultivo de <i>Ananas comosus</i> .
4	cítricos	Cultivos de cítricos <sup>3</sup>	Áreas en cultivos perennes de <i>Citrus sp.</i>
5	banano	Plantaciones de banano <sup>3</sup>	Áreas con patrones geométricos en la imagen en cultivos perennes de <i>Musa sp.</i>
6	bsecun	Bosque secundario reciente	Vegetación boscosa (árboles y arbustos) que presentan una cobertura del 70% o menos, con apariencia de textura plana y color mas oscuro (generalmente) que las áreas en pastos. Presenta algunos áreas sin bosque en su interior.
7	bd_int	Bosque denso intervenido	Áreas donde el tipo de vegetación estructural cubre mas del 50% y la cobertura del dosel se encuentra entre el 40 y 70% (abierto). El bosque se caracterizan por haber sido disturbado (extracción selectiva de árboles para madera y leña).
8	bden	Bosque denso sin intervención	La vegetación cubre el área de manera regular, densa y con textura rugosa. La cobertura de copas tiene 70% o más.
9	bdpant	Bosque denso pantanoso/yolillo	El tipo de vegetación estructural cubre menos del 50% pero mas del 20% que otros elementos, creando una composición mixta con dominancia de palma yolillo. Sitios que presentan inundación por agua casi todo el año. Textura levemente rugosa y color mas oscuro que áreas de bosque secundario por efecto de la humedad.
10	agua	Cuerpos de agua	En la imagen se presentan con formas lineales y de color azul oscuro. Ríos con un alto nivel de agua y que ocasionalmente pueden desbordarse o formar deltas o islotes de tierra por efecto de las corrientes.
11	agrmix	Agricultura mixta	Áreas con tamaño medio (2-5 hectáreas), de cultivos múltiples anuales y perennes (dos o mas cultivos que crecen simultáneamente en el mismo lugar).
12	plantf	Plantaciones forestales	Rodales establecidos o plantados para protección o producción de madera con una cobertura de copa mayor del 40%. Presentan forma regular y textura homogénea.

<sup>1</sup> ID: identificador para cada tipo de categoría uso / cobertura. <sup>2</sup> Sigla: nombre abreviado de la categoría de uso / cobertura definidos para este estudio. <sup>3</sup> Categorías definidas con mas de 5 hectáreas de extensión según la Clasificación de FAO (2000).

### 3.3. Evaluación de la estructura y composición del paisaje.

Una vez se obtuvo el archivo *.shp* de la imagen digitalizada con los diferentes tipos de parche, se procedió a convertir la imagen a un archivo tipo raster (celdas), (herramienta *Convert to Grid* del menú Theme de ArcView), con la extensión *Spatial Analyst* de ArcView 3.2. Posteriormente se procedió a utilizar el software FRAGSTATS\*(Versión 3.3), específico para el análisis del patrón espacial de paisajes (McGarigal *et al*, 2000).

FRAGSTATS cuantifica el tamaño y la configuración espacial de parches dentro del paisaje a tres escalas: parches individuales, tipos o clases de parche y todo el paisaje (McGarigal *et al*, 1998). Como resultado, genera salidas o archivos con extensiones *.patch*, *.class*, *.land*, los cuales contienen el valor de los índices calculados para cada parche y clase (tipo de parche) área, borde, forma, área interior ó hábitat de interior del parche, conectividad, aislamiento, proximidad, contraste entre el borde y la matriz, además índices de diversidad y distribuciones estadísticas a nivel de clase y paisaje (Anexo 1).

El tamaño del parche es una medida ampliamente utilizada para definir otros tantos índices (Anexo 1). FRAGSTATS 3.3 calcula el área en hectáreas para cada parche y clases de parche como la extensión total (tamaño) y el área del borde a partir de una distancia hacia el interior definida por el usuario. Los índices de forma y hábitat interior del parche están muy relacionados con el tamaño y perímetro del mismo. Los resultados generados por FRAGSTATS 3.3 incluyen datos a nivel de parche y clases de parche, además de distribuciones estadísticas.

Los índices de aislamiento, proximidad y contraste permiten estimar el nivel de conectividad del parche con otros del mismo tipo; por la influencia de la matriz adyacente (Anexo 1). Una explicación detallada de los diferentes algoritmos utilizados por FRAGSTATS 3.3 para el cálculo de las medidas e índices, procedimiento para elaborar la matriz de contrastes y similitud entre parches y la forma de calificar los parches que se ubican en el borde del paisaje se encuentra en el manual de usuario del programa (McGarigal *et al*, 2000).

A nivel general los índices y medidas calculados con ayuda de FRAGSTATS 3.3 para el paisaje de estudio, se agruparon en las siguientes categorías para facilitar el análisis y comparación con estudios anteriores (Kramer, 1997; Corre Do Carmo, 2000; Metzger,2000):

- ▶ Área, densidad y borde: Tamaño del parche y distribución porcentual de los diferentes parches en el paisaje. Los índices de borde se cuantifican por medio de la dimensión fractal.
- ▶ Forma: se expresa en términos de la relación área/perímetro.
- ▶ Área interior del parche: esta influenciada por la forma del parche y estima el porcentaje y número de hábitats de interior o micro ambientes menos hostiles para especies dependientes de este tipo de hábitats.
- ▶ Aislamiento y proximidad: El cálculo de índices como el vecindario más cercano del mismo tipo, distancia euclidiana al vecindario próximo, similitud y proximidad permiten estimar el aislamiento de un parche o clase de parches a otros del mismo tipo.
- ▶ Conectividad: Es la medida del grado en que un paisaje facilita o impide el flujo de materia y energía. Índices como contagio y dispersión relacionados con distancia al vecindario permiten cuantificar la configuración espacial de los parches y del paisaje.
- ▶ Diversidad: se calcula con dos componentes: riqueza (número y clases de parche) y la equidad (distribución relativa de los diferentes tipos ó clases de parche en un área). Fragstats calcula el índice de diversidad de Shannon y Simpson. El primero es más sensible a la riqueza que el índice de equidad. Simpson permite además conocer la distribución de los elementos comunes dentro del paisaje.

Para el cálculo de los índices de área interior (*Core Area Metrics*) por medio de FRAGSTATS 3.3, se requiere especificar una distancia del borde hacia el interior del parche (McGarigal *et al*, 2000). En el presente estudio se establecieron distancias de 100 y 300 m de efecto de borde. Estas dos categorías están basadas en estudios previos realizados en bosques tropicales que muestran cambios microclimáticos hasta los 60 metros de borde y disturbios por viento hasta 100 metros (Kapos, 1989; Laurance *et al*, 1997). También se ha detectado efectos en la mortalidad y caída de árboles hasta los 300 metros del borde hacia el interior del fragmento (Laurance, 1998).

Para los índices de Aislamiento/Proximidad y Contraste, fue necesario establecer pesos de similitud y contraste entre las diferentes clases de parche; los cuales se especificaron en las diferentes cajas de diálogo (*Sim.Wgt.File – Edge Wgt.File*) de las ventanas (*Patch y Class*) desplegadas por FRAGSTATS 3.3 (McGarigal *et al*, 2000). Los pesos de similitud representan

el grado de similitud entre un parche de una categoría y otro de clase diferente. Una matriz con los valores de similaridad y otra con valores de contraste se obtuvo al establecer los pesos para cada par formado con todos los tipos o clases de parche (ejem: contraste entre bosque secundario y cultivo de piña, etc.). Los valores de similaridad y contraste están entre 1 (máxima similitud y contraste) y 0 (no similitud, no contraste). Los valores estuvieron entre 1, 0.9, 0.75, 0.25 y 0.0 desde hábitats mas contrastantes hasta sin contraste (McGarigal *et al*, 2000).

Los valores de ambas matrices se definieron para establecer una escala de medida que permitiera estimar los diferentes índices de similaridad y contraste entre los parches presentes en el paisaje. No obstante, el criterio para dar valor a cada nivel de similaridad y contraste, siempre esta sujeto al criterio del investigador.

En el calculo de algunos índices de Aislamiento y Proximidad (*Isolation /Proximity Metrics*), se establecieron distancias desde el borde del parche hasta los 100, 300, 1.000 y 10.000 metros del paisaje circundante para que FRAGSTATS las tomara como un limite o radio de análisis alrededor del fragmento de bosque (McGarigal *et al*, 2000). Los criterios para definir las distancias de análisis, se basaron en datos de estudios previos en árboles neotropicales sobre flujo de polen y el movimiento de polinizadores (Chase *et al*, 1996; Stacy *et al*, 1996; Nason *et al*, 1998).

Para el análisis de los parches en el limite del paisaje se utilizaron los polígonos del borde los cuales se calificaron en la tabla de atributos de ArcView 3.2 de manera diferente (ID con signo negativo), que los parches del paisaje de estudio para que FRAGSTATS los tuviera en cuenta al momento de calcular los índices de contraste de borde, dispersión y contagio y los ignore en los demás índices donde no son requeridos (McGarigal *et al*, 2000).

3.4. Estudio de las especies arbóreas: aproximación a su distribución y abundancia en los parches de bosque.

3.4.1. Selección de los fragmentos para el estudio de las especies arbóreas.

Para evaluar el estado de las especies arbóreas y una vez caracterizado el paisaje fueron seleccionados inicialmente 10 fragmentos de bosque bajo diferentes criterios. El tiempo de aislamiento del parche fue un criterio aplicado para seleccionar los fragmentos con bordes de 20 años ó mas para obtener una mayor homogeneidad en las condiciones al interior del bosque y una mejor evidencia de cambios en el estado de las especies arbóreas de lento crecimiento.

También se estableció como rango de tamaño para la selección de los fragmentos de bosque, áreas entre 40 y 500 ha. Este criterio correspondió con el rango de tamaño promedio de bosques bajo manejo silvicultural de Fundecor. Además se definió un rango altitudinal entre 50 y 300 msnm, con el fin de mantener mas homogeneidad en las condiciones ambientales y fisiográficas en las cuales se establecen las poblaciones de árboles en la zona de estudio.

En la selección de los fragmentos se utilizó un modelo de elevación digital generado a partir de las curvas a nivel cada 10 metros de la cartografía de Costa Rica (escala 1:25.000) para establecer el rango altitudinal, un mapa digital con la ubicación de las fincas bajo manejo de FUNDECOR (escala 1:25.000 ) y un mapa digital con los tipos de suelo de la región bajo estudio, escala 1:50.000 (Atlas de Costa Rica, 2000) los cuales fueron sobrepuestos en la imagen de satélite con ayuda del programa ArcView 3.2.

Seleccionados los sitios con los criterios anteriores, y después de verificar su condición y ubicación en giras de campo, se escogieron finalmente 5 fragmentos de bosque donde posteriormente se realizó el muestreo de las especies arbóreas indicadoras. Los fragmentos de bosque pertenecen a las fincas Paniagua, Ladrillera 3, Ladrillera 1, Agrícola Rojomaca y Selva Verde; las cuatro primeras en convenio con FUNDECOR para el manejo forestal y la última en convenio para protección de bosque. Es de aclarar que en el caso de Paniagua y Ladrillera 1; los bosques se encontraron conectados a una masa boscosa mas grande y compleja según la interpretación del paisaje. Por tanto el área muestreada de Paniagua y Ladrillera 1, no correspondió a fragmentos totalmente aislados; pero debido a la poca disponibilidad de bosques bajo manejo de Fundecor que cumplieran con los criterios descritos anteriormente, esos sitios fueron seleccionados para el estudio.

#### 3.4.2. Selección y muestreo de las especies arbóreas focales.

##### 3.4.2.1. Especies focales y gremios funcionales.<sup>1</sup>

Las unidades de observación correspondieron a los individuos de las especies arbóreas focales las cuales fueron seleccionadas por tipo de gremio funcional: un grupo de 10 especies esciófitas ó generalistas (dependientes de bosque) y 5 especies heliófitas durables como especies arbóreas focales las cuales según el supuesto pueden ser sensibles a la fragmentación del paisaje y otro grupo de 7 especies heliófitas durables y una intermedia como testigo las cuales incrementan su abundancia en paisajes perturbados (Cuadro 2).

---

<sup>1</sup> Agrupación de especies arbóreas de bosques húmedos tropicales de acuerdo a sus estrategias de vida y necesidades de luz.

Cuadro 2. Lista de especies arbóreas bajo estudio y de acuerdo a las características ecológicas. Los rangos de distribución geográfica incluye Mesoamérica, Antillas y Suramérica.

Especie	Categoría	Familia	Gremio	Tasa de crecimiento	Sistema de dispersión	Aprovechmit o forestal *	Requerimiento sustrato/ambiente	Categoría de peligro <sup>9</sup>
1. <i>Vochysia ferruginea</i>	T	VOCHYSIACEAE	Heliófila durable <sup>a</sup>	Muy rápida <sup>a</sup>	Viento <sup>b</sup>	Alto	Suelo con buen drenaje	
2. <i>Laelia procerca</i>	T	FLACOURTIACEAE	Heliófila durable <sup>a</sup>	Lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>e</sup>	Bajo		
3. <i>Goethalsia meiantha</i>	T	TILIACEAE	Heliófila durable <sup>b</sup>	Alta	Viento/vertebrados <sup>e</sup>	Alto	Suelos en terraza aluvial	
4. <i>Casearia arborea</i>	T	FLACOURTIACEAE	Heliófila durable	Lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>b</sup>	Ninguno		
5. <i>Simarouba amara</i>	T	SIMAROUBACEAE	Heliófila durable <sup>a</sup>	Muy rápida <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>b</sup>	mediano		
6. <i>Xylopia sericophylla</i>	T	ANNONACEAE	Heliófila durable <sup>b</sup>	Rápida	Vertebrados <sup>b</sup>	Ninguno		
7. <i>Rollinia pittieri</i>	T	ANNONACEAE	Heliófila durable	Lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>d</sup>	Acceptable		
8. <i>Pourouma bicolor</i>	T	CECROPIACEAE	Intermedia	Lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>e</sup>	Ninguno		
9. <i>Aspidosperma spruceanum</i> <sup>c</sup>	F	APOCYNACEAE	Heliófila durable	Muy lenta <sup>a</sup>	Viento <sup>e</sup>	Medio		
10. <i>Vitex cooperi</i> <sup>c</sup>	F	VERBENACEAE	Heliófila durable	Lenta	Vertebrados <sup>e</sup>	Alto	Dependiente de bosque	Amenazada
11. <i>Hyeronima alchorneides</i> <sup>c</sup>	F	EUPHORBIACEAE	Heliófila durable	Lenta	Vertebrados <sup>e</sup>	Alto		
12. <i>Dipteryx panamensis</i> <sup>c</sup>	F	FABACEAE / PAPIL	Heliófila durable	Lenta	Vertebrados terrestres <sup>e</sup>	Mediano		
13. <i>Sclerobium costaricense</i> <sup>pc</sup>	F	FABACEAE / CAFESAP	Heliófila durable	Lenta <sup>a</sup>	Vertebrados	vedada		Vedada
14. <i>Tetragastris panamensis</i>	F	BURSERACEAE	Generalista	Lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>e</sup>	mediano	Dependiente de bosque	
15. <i>Eleocharis glabrescens</i> <sup>pc</sup>	F	SAPOTACEAE	Generalista	Muy lenta <sup>a</sup>	Vertebrados	deseable	Dependiente de bosque	Amenazada
16. <i>Lecythis ampla</i> <sup>pc</sup>	F	LECYTHIDACEAE	Generalista <sup>c</sup>	Muy lenta	Vertebrados <sup>e</sup>	Alto	Dependiente de bosque	Amenazada
17. <i>Carapa guianensis</i> <sup>c</sup>	F	MELIACEAE	Generalista <sup>a</sup>	Muy lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>e</sup>	Alto	Humedad / fertilidad	
18. <i>Sacoglottis trichogyne</i> <sup>pc</sup>	F	HUMIRIACEAE	Generalista	Lenta	Vertebrados terrestres <sup>e</sup>	medio	Dependiente de bosque	
19. <i>Licania affinis</i> <sup>pc</sup>	F	CHRYSOBALANACEAE	Generalista	Lenta	Vertebrados terrestres <sup>e</sup>	ninguno		
20. <i>Pouteria filipes</i> <sup>pc</sup>	F	SAPOTACEAE	Generalista <sup>a</sup>	Muy lenta <sup>a</sup>	Vertebrados terrestres <sup>e</sup>	Ninguno	Dependiente de bosque	
21. <i>Pouteria durandii</i> <sup>pc</sup>	F	SAPOTACEAE	Generalista <sup>a</sup>	Muy lenta <sup>a</sup>	Vertebrados <sup>e</sup>	Ninguno	Dependiente de bosque	
22. <i>Humirastrum diguense</i> <sup>pc</sup>	F	HUMIRIACEAE	Generalista	Lenta	Vertebrados <sup>e</sup>	alto	Dependiente de bosque	
23. <i>Eschweilera costaricensis</i> <sup>pc</sup>	F	LECYTHIDACEAE	Generalista	Lenta	Vertebrados terrestres <sup>e</sup>	Ninguno		En peligro

<sup>a</sup> Finegan et al, 1999; <sup>b</sup> Finegan y Delgado, 2000; <sup>c</sup> Clark y Clark, 1992; <sup>d</sup> Croat T.B, 1978; <sup>e</sup> Roosmalen Van, MGM, 1985; <sup>f</sup> David Quiros, com. personal, Área de manejo de Bosques-Catie. \* En relación a la preferencia en el mercado de la zona de estudio. <sup>9</sup> Lista de plantas en peligro de la UICN. SD (sin dato). C= comunes; PC= poco comunes. F= focales; T=testigo

Las mismas especies se clasificaron teniendo en cuenta cuatro categorías focales (tasa de crecimiento, sistema de dispersión, nivel de aprovechamiento y requerimiento de sustrato). Estas categorías corresponden las siguientes características focales postuladas por Lambeck (1997) y que en relación a las plantas se dividen en:

- Especies limitadas por área: para lo cual se tomo en cuenta la abundancia de los individuos. Especies con baja densidad de individuos por área, sugiriendo que requieren áreas grandes para el mantenimiento de sus poblaciones.
- Especies limitadas por recursos: en este caso los requerimientos de luz (esciófitas y heliófitas) y las condiciones de sustrato se tomaron en cuenta.
- Especies limitadas por procesos: para lo cual se tuvo en consideración la intensidad de aprovechamiento forestal, sistema de dispersión de semillas y abundancia de regeneración.

Cada categoría quedó representada por al menos 3 de las especies seleccionadas, las cuales fueron indicadoras para más de una categoría. Es decir, una especie "A" fue por ejemplo, utilizada para evaluar tanto la categoría "sistema de dispersión" como la categoría "limitación por área" (Cuadro 2). Una vez seleccionadas las 23 especies arbóreas se procedió al muestreo en campo.

Para definir el grupo de especies focales fue necesario consultar bases de datos en red (Missouri Botanical Garden, 2002) y los listados de especies amenazadas de la UICN (1997) con el fin de verificar el estatus de conservación y el rango de distribución geográfica de cada especie. Adicionalmente, fue necesario recopilar información de fuentes primarias (personal de calificado de Fundecor y Dpto forestal de Catie), para determinar el nivel de aprovechamiento forestal, el gremio de regeneración y los requerimientos de sustrato. Para otros datos como el tipo de dispersor y tasa de crecimiento se consultaron fuentes primarias como artículos y documentos de investigaciones previas.

#### 3.4.2.2. Muestreo y evaluación de especies arbóreas en los fragmentos.

Se instalaron un total de 5 parcelas permanentes de muestreo (**PPM**) de 75 metros de ancho por 266 metros de largo en cada fragmento seleccionado, con el fin de alcanzar un área de muestreo de 10 ha por fragmento y obtener finalmente un total de 25 parcelas en toda el área de estudio. Cada PPM fue subdividida en 10 cuadrantes de 25 x 75 m y un último cuadrante de 16 m x 75 m para alcanzar un área final por parcela de 2 ha.

En la ubicación de las diferentes PPM, fue necesario seleccionar en algunos casos el borde más largo y regular del área boscosa (Paniagua, Ladrillera 3, Selva Verde) y en el fragmento de forma irregular (Rojomaca), una línea ó carril (de referencia) que cruzó el fragmento en el área más extensa. Lo anterior sirvió para facilitar la puesta de estacas cada 75 metros y obtener suficiente número de estas para aleatorizar los puntos de inicio de las parcelas y las distancias al borde del fragmento. En todo caso, con ayuda de los mapas del plan de manejo de cada finca se procedió a definir el punto de inicio y el recorrido de la trocha o carril de referencia.

Casi todas las parcelas se ubicaron aleatoriamente. Sin embargo, debido a la forma (más alargada) del fragmento Ladrillera 1 las cinco parcelas se ubicaron deliberadamente para lograr instalar 5 parcelas y así alcanzar las 10 ha de muestreo. En este caso, se procedió a utilizar el mapa del plan de manejo para seleccionar los sitios donde se establecieron las PPM; aunque siempre se aleatorizó el punto de inicio las diferentes parcelas.

Para el establecimiento de todas las PPM, se tuvo en cuenta las siguientes consideraciones: excluir patios de recolección de madera, evitar sitios con vegetación secundaria y áreas de humedal con vegetación característica de pantanos ya que se consideran ambientes extremos para la vegetación.

En cada una de las especies arbóreas se registró el número de individuos dentro de las clases diamétricas 5.0 – 9.9 cm (latizal alto) y  $\geq 10$  cm; diámetro a la altura del pecho-DAP (árbol). Cada individuo se midió con una cinta diamétrica de 1mm de precisión, luego fue etiquetado y marcado para posteriores observaciones.

Se calificaron las variables de condición fitosanitaria, grado de ocupación de la copa por lianas para estimar el estado (Cuadro 3). También fueron consideradas las variables de micrositio como iluminación de copa, posición en la pendiente y fase de regeneración predominante a menos de 40 metros del individuo en observación. La iluminación de copa o exposición a la luz, se valoró de acuerdo a la clasificación de Dawkins (1958), citado por Hutchinson (1993), para todos los individuos  $\geq$  de 5.0 cm DAP. Las variables de micrositio facilitan la estimación de la respuesta de las plantas a la variación de recursos medioambientales (ej: luz), importantes para la regeneración de las especies arbóreas y grupos funcionales en los bosques húmedos tropicales (Guzmán, 1997).

Adicionalmente en cada parcela se registró el número de tocones, con el fin de utilizar esta covariable en la determinación del efecto que tiene el aprovechamiento forestal, en las

poblaciones de las especies bajo estudio. Además se procuró excluir del muestreo aquellos individuos que presentaban daños por efecto del aprovechamiento.

**Cuadro 3.** Calificación para ocupación de lianas en la copa y estado fitosanitario (condición).

Estado fitosanitario	Calificación	Presencia de lianas	Calificación
Sin daño	1	Sin lianas	1
Sin daños en el fuste y leve presencia de enfermedades y plagas	2	Lianas que no alcanzan el nivel de la copa	2
Árbol parcialmente desfoliado, algunas ramas muertas y alguna incidencia de hongos	3	Lianas que alcanzan la copa y empiezan a competir	3
Presencia de daños severos en el fuste, árbol desfoliado, muerte regresiva, ramas muertas.	4	Lianas dominando la copa de árbol huésped	4
		Lianas estrangulando y oprimiendo el árbol huésped	5

### 3.5. Análisis de los datos obtenidos del paisaje y especies arbóreas.

Para facilitar el análisis de las especies arbóreas y determinar su relación con las características del paisaje, estas se dividieron en grupos por gremio forestal (Cuadro 4) además de especies focales y testigo teniendo en cuenta las características ecológicas (Cuadro 2). Para determinar la densidad de cada especie en los sitios de estudio se calculó el número de individuos por unidad de área (Greig-Smith, 1983). Adicionalmente se estimó la media aritmética de la abundancia de individuos en porcentaje y la variación ó dispersión (desviación estándar) del tamaño de la población de cada especie en los sitios de estudio. Los datos fueron graficados para cada sitio muestreado y por agrupación de especies (focales, testigo, heliofitas durables, generalistas).

**Cuadro 4** Gremios de regeneración según clasificación de Finegan (1992); Sabogal y Finegan (1999).

Gremio Forestal	Características
Esciófitas ó Generalistas	Especies de larga vida con capacidad de regenerar y sobrevivir en un rango amplio de condiciones ambientales.
Heliófitas durables	Especies que toleran sombra en estado de brizal y latizal, crecen lento en sotobosque pero necesitan de un claro para alcanzar el dosel de bosque.
Intermedias	Especies intolerantes a la sombra y de vida relativamente larga. Diseminan sus semillas por viento y aves.

También se determinó la frecuencia de cada especie en las parcelas de estudio. La frecuencia de una población de especies, mide la dispersión media de cada una y esta definida con base en el número de cuadrantes de cada parcela o terreno muestreado (Lamprecht, 1962) y al extrapolar se determina la regularidad de la distribución de las especies en el fragmento.

Se llevaron a cabo análisis estadísticos de la varianza (ANDEVA) (Steel y Torrie, 1988) para comparar y encontrar patrones de distribución de cada una de las especies arbóreas por fragmento con las variables de abundancia por parcela (absoluta y relativa) para toda la población y por clase diamétrica. El diseño de muestreo completamente aleatorio (modelo:  $Y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$ ) consistió de 5 parcelas por sitio (25 en total). La ubicación aleatoria de las mismas (utilizando tabla de números aleatorios) permitió la independencia de datos. Este diseño permite estimar las diferencias en la abundancia, presencia de lianas y estado fitosanitario (proporción de individuos afectados/parcela), de las especies individuales por grupo focal, testigo y gremios considerando las características de cada sitio (tipo de suelo, topografía, intensidad y tiempo pos-aprovechamiento).

En todos los casos, fueron aplicadas las pruebas de normalidad a los datos y la transformación (raíz cuadrada) de los mismos, cuando la matriz de valores alcanzó muchos valores de cero (Steel y Torrie, 1988; Fowler *et al*, 1998). Cuando los datos no se distribuyeron normalmente se realizaron pruebas no paramétricas como Kruskal Wallis ( $P = 0.01$ ) y Wilcoxon ( $\alpha = 0.01$ ) comparando los sitios en pares.

Cuando se llevaron a cabo los análisis de la varianza del número relativo de individuos por clase diamétrica se procuró excluir las especies que no estuvieran presentes en todos los sitios para tratar de mantener muestras homogéneas y así reducir la variabilidad.

Un análisis de covarianza (ANCOVA), se llevo a cabo para estimar la variación en las abundancias de las especies dentro de fragmentos, considerando el uso de la covariable número de tocones / parcela. El supuesto que rige este análisis se basa en idea de que los cambios en la abundancia de una especie están relacionados o afectados por el aprovechamiento silvicultural de los fragmentos. El uso de la covariable permitió reducir el error cuando no se puede controlar ciertos efectos que pueden estar modificando la variable de interés en este caso la tala del bosque. Para aplicar este análisis se utilizó el siguiente modelo estadístico  $Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta(X_{ij} + X_{..}) + \varepsilon_{ij}$  (Steel y Torrie, 1988).

El análisis de la covarianza se realizó con el número de individuos por clase diamétrica. Los supuestos de normalidad se verificaron para todos los datos y hasta los residuos (Steel y Torrie, 1988). Cuando el efecto de la covariable fue significativo se procedió a ajustar las medias a los efectos de la covariable y determinar la diferencias, con el calculo de las pruebas de t para

estimar la significancia de todas las posibles interacciones (efecto de aprovechamiento en la abundancia de las especies) (SAS Systems, Versión 8). Adicionalmente se realizaron pruebas de regresión (número de tocones vs. abundancia / clase diamétrica) para determinar el tipo de efecto (negativo ó positivo) de la covariable, cuando el análisis de diferencias entre sitios fue significativo. Esta prueba permitió medir el alcance del efecto del maderero sobre la abundancia de las poblaciones de especies bajo estudio.

Para responder la hipótesis planteada con respecto a las relación entre el patrón espacial y estructural del paisaje y las variables de abundancia por clase diamétrica, estado fitosanitario y presencia de lianas para cada especie, grupo focal, testigo y gremios forestales se llevaron a cabo los análisis de correlación lineal (Steel y Torrie, 1988). Estos análisis permiten estimar los coeficientes de correlación simple (SAS System, versión 8), ó la relación conjunta entre las variables de interés cuando están afectadas de igual forma por factores externos (Steel y Torrie, 1988). Para el análisis se tuvo en cuenta la población de árboles  $\geq 5$  cm y se excluyó tres especies (*E. costaricensis*, *Casearia arborea* y *Pourouma bicolor*), que por su historia natural no alcanzaron el dosel superior y por tanto pueden estar expuestas a otras condiciones ambientales.

La matriz que se incluyó al programa SAS, consistió de los valores y/o índices calculados con el programa Fragstats 3.3 para los cinco bosques como: área, perímetro, forma, colindancia, hábitat de interior a 100 y 300 m, número de hábitats de interior a 100 y 300 m, porcentaje de hábitat de interior a 100 y 300 m y los índices de proximidad y similaridad a 100, 300, 1000 y 10000 metros, además de la distancia euclidiana y porcentaje de contraste. Los anteriores parámetros se relacionaron con variables de respuesta de las especies muestreadas en los cinco bosques. Estas fueron el número de individuos por clase diamétrica y estado fitosanitario de la especies individuales y agrupadas como focales, testigo, generalistas y heliófitas durables. De los resultados obtenidos, a través del análisis de correlación lineal fueron seleccionados los  $r \geq 0.96$  ( $\alpha = 0.01$ ) teniendo en cuenta el pequeño número de sitios ( $n = 5$ ). Los valores se graficaron para ayudar al análisis e interpretación de los coeficientes de correlación y la relevancia ecológica de los resultados.

## 4. RESULTADOS.

### 4.1. Descripción del patrón espacial del paisaje y clases de parche en el área de estudio.

#### 4.1.1. Descripción general del paisaje.

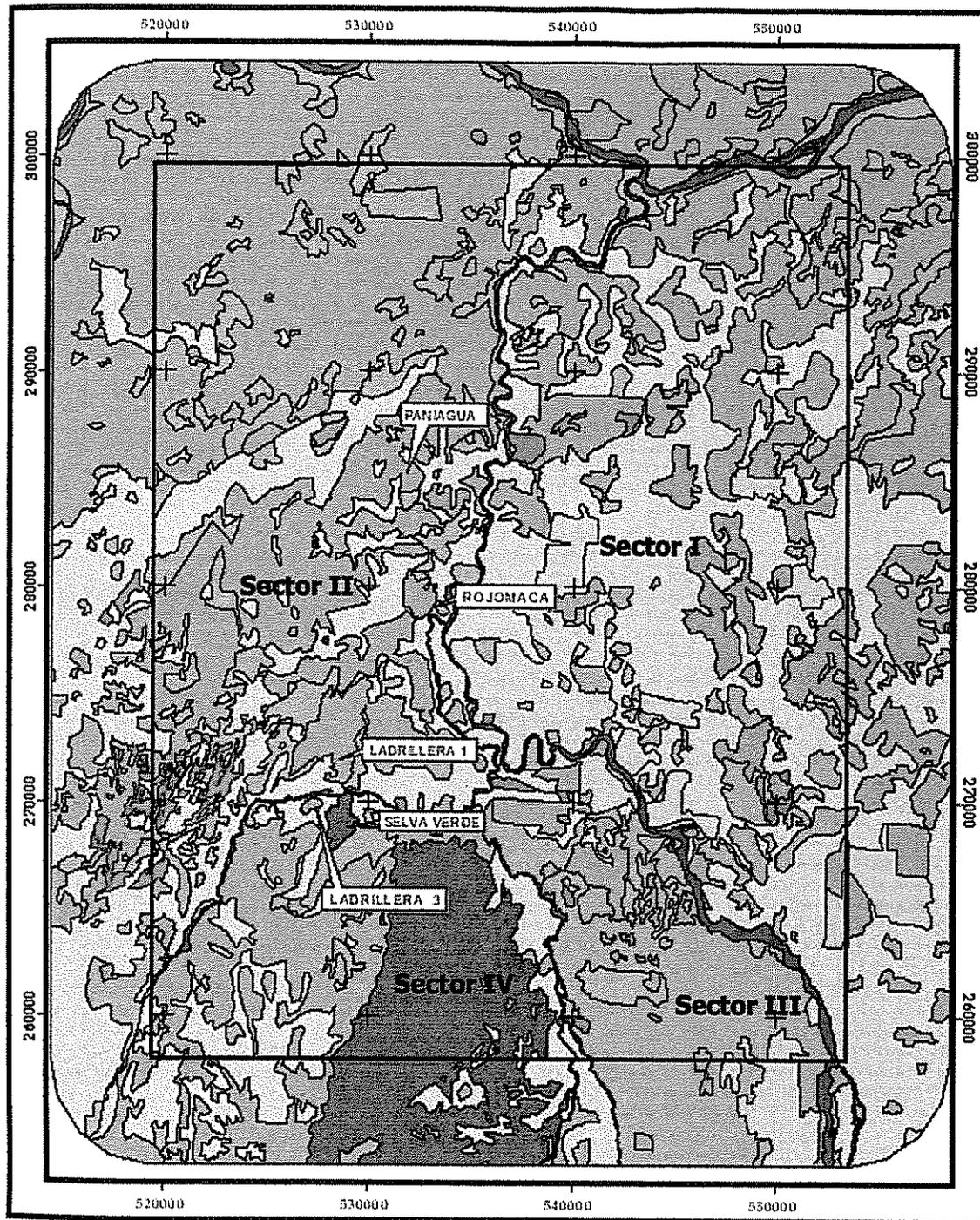
Los resultados arrojados con el programa Fragstats 3.3, permitieron conocer la configuración espacial del paisaje en cuanto a los diferentes parches o hábitats los cuales de manera general, muestran una distribución relacionada probablemente, con las condiciones edáficas, fisiográficas y del régimen de perturbación antropogénica (fragmentación) a través del tiempo (Forman, 1995). El conjunto de estos factores permitió diferenciar dentro de la zona de estudio algunos sectores ó mosaicos de ecosistemas con un patrón relativamente homogéneo y así realizar una interpretación ordenada del paisaje de estudio el cual se describirá a continuación.

##### 4.1.1.1. Interpretación del paisaje y sectores a escala local.

El paisaje se subdividió subjetivamente en cuatro sectores. El primero se ubicó al Nor-Este de la Estación Biológica La Selva con influencia del río Sucio en gran parte de su extensión. Presentó una extensión mas alta en cultivos comerciales de banano y fragmentos con vegetación característica de pantano rodeados por una matriz en potreros y plantaciones forestales (Figura 3). Depósitos superficiales de origen aluvial y coluvial del cuaternario han definido la geología de gran parte de este sector (Atlas de Costa Rica, 2000), lo cual puede determinar el tipo de vegetación y la predominancia de grandes extensiones en cultivos comerciales al presentarse suelos relativamente mas fértiles de los ordenes Inceptisoles y Entisoles (Figura 2).

Un segundo sector fue definido al Nor-Oeste de la Estación Biológica La Selva y el río Sarapiquí (Figura 3). Presentó fragmentos de bosque denso intervenido inmersos en una matriz de potreros con mas densidad de árboles remanentes del bosque, áreas de vegetación secundaria y cultivos de piña (Figura 3). En gran parte de este sector, los suelos se han originado a partir de depósitos aluviales y coluviales del cuaternario. La geología en algunos sitios se define por la presencia de rocas volcánicas intrusivas someras originadas a partir de coladas de lava y rocas piroclásticas producto de la actividad volcánica; que posteriormente, dieron origen a los suelos Ultisoles (Atlas de Costa Rica, 2000) (Figura 2).

Fragmentos aislados rodeados por una matriz de potreros y áreas de agricultura mixta (cultivos de palmito, agricultura de subsistencia y potreros con árboles remanentes), caracterizaron el



- Leyenda**
- Marco Area de Estudio
  - Usa / Cobertura
  - Agricultura mixta
  - Bosque denso
  - Bosque denso intervenido
  - Bosque denso pantanoso 'yallá'
  - Bosque secundario reciente
  - Cuernos de agua
  - Cultivos de cítricos
  - Cultivos de piña
  - Pasto
  - Pasto con árboles dispersos
  - Plantaciones de banano
  - Plantaciones forestales

**Figura 1. Mapa clasificación de uso/cobertura. Zona norte, C.R.**

Preparado por :  
 Beatriz Gallego,  
 Tesis de Maestría  
 Cartografía Digital y SIG:  
 Geog. Christian Brenes

Turrialba Costa Rica  
 Noviembre de 2002

Fuentes:  
 Imagen Landsat TM,  
 Año 2000  
 Trabajo de Campo  
 Proyección:  
 Lambert Costa Rica Norte

3 0 3 6 9 Km

tercer sector que se ubica al Sur-Este de la Estación Biológica Selva y del río Puerto Viejo (Figura 3). Geológicamente este sector presenta las mismas características del primero además de estar influido por los depósitos aluviales del río Sucio (Figura 2).

El cuarto sector se ubica al Sur-Oeste e incluye la Estación Biológica La Selva y se caracterizó por presentar la mayor cobertura de bosque de todo el paisaje. Este territorio corresponde al bosque primario de La Selva que se encuentra unido al Parque Nacional Braulio Carrillo; una gran extensión de bosque denso de 44.000 ha, que se ubica en una franja altitudinal entre 35 a 3000 msnm (McDale y Hartshorn, 1994) (Figura 3). La geología de este sector se ha relacionado con actividad volcánica del cuaternario, la cual originó depósitos de rocas intrusivas someras a partir de materiales como ceniza volcánica y coladas de lava (Atlas de Costa Rica, 2000).

#### 4.1.1.2. Diversidad del paisaje.

Al nivel de paisaje se logró estimar los índices de diversidad cotidianamente utilizados en estudios de comunidades (Magurran, 1988). Los índices de diversidad en términos de la ecología del paisaje están influenciados por dos componentes: riqueza y equidad (MacGarigal *et al*, 1998; Kramer, 1997). La riqueza, referida al número de parches diferentes que se encuentran en el paisaje y la equidad, a la distribución proporcional de áreas entre los diferentes tipos de parches (estructura) (MacGarigal *et al*, 1998). El índice de diversidad de Shannon generalmente varía entre 1.5 y 3.5 (Magurran, 1989) a medida que el paisaje presenta mas tipos de parche distribuidos equitativamente (MacGarigal *et al*, 1998). El valor obtenido (Cuadro 5), reflejó la dominancia de uno o varios tipos de parche y una menor riqueza de las clases consideradas en el paisaje de estudio.

Cuadro 5. Índices de diversidad y equidad del paisaje de estudio. Zona Norte, Costa Rica.

Diversidad y Equidad *	Valor
Índice de diversidad de Shannon (H')	1.63
Índice de diversidad de Simpson ( D )	0.74
Índice de equidad de Shannon	0.68
Índice de equidad de Simpson	0.82

El índice de Simpson varía de 0 a 1, y ofrece información a cerca de la probabilidad que dos parches tomados al azar dentro del paisaje, pertenezcan a la misma clase (MacGarigal *et al*, 1998). El valor del Cuadro 5, mostró una condición menos equitativa en la distribución de los

diferentes tipos de parche en el paisaje. Los otros índices (equidad de Simpson y Shannon) están reflejando menos equitatividad en la abundancia de parches en cuando al área ocupada. Es decir, que el rango proporcional de áreas fue relativamente grande y por tanto hay uno o varios tipos de parche predominantes con una distribución menos equitativa de áreas entre los tipos diferentes de parche.

Los resultados obtenidos han mostrado la heterogeneidad del paisaje que unido a las condiciones regionales (fisiografía, suelos y clima), y al manejo antropico que histórica y actualmente están recibiendo los ecosistemas los cuales determinan o configuran el paisaje de estudio.

#### 4.1.2. Descripción de la composición y estructura del paisaje (clases de parche).

Una gran proporción -más del 50%- del área la conformaron parches en la categoría bosques y dentro de esta categoría, los bosques densos e intervenidos presentaron la mayor extensión; casi el 40% de todo el paisaje (Figura 4, Cuadro 6), seguido por la categoría bosque secundario con solo el 11.7% del área total del paisaje (Cuadro 6). Por otro lado, la extensión y número de parches ó áreas sin árboles en todo el paisaje fue significativamente menor (Figura 4) y los sistemas agrícolas con árboles fueron el segundo renglón con mayor área (Figura 4, Cuadro 6).

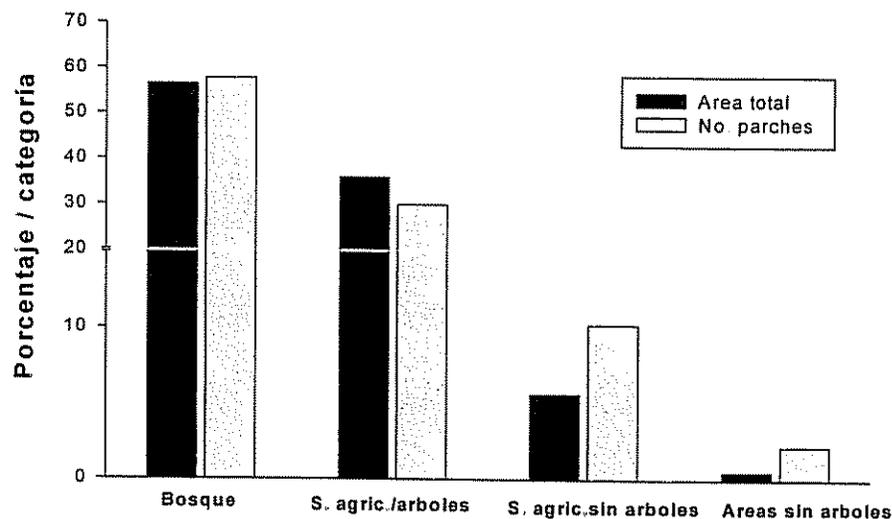


Figura 4. Distribución porcentual del área y número de parches en las categorías definidas para el paisaje de estudio. Zona Norte, Costa Rica. Bosques (b. secundario; b. denso intervenido; b. denso; b. denso pantanoso/yolillo (*Raphia taedigera*). S Agric./árboles (pasturas con árboles, plantaciones forestales, Agric. mixta). S. agric sin árboles (cultivos banano, piña, cítricos). Áreas sin árboles (Pasturas).

**Cuadro 6.** Valores del área para las diferentes clases o categorías de parche definidos para el paisaje de estudio Zona Norte, Costa Rica En base a imagen de satélite Landsat TM (2000).

CATEGORIAS	Área (ha)	Porcentaje área total <sup>1</sup>	Nº de parches	Índice del parche mayor (%)	Densidad parches (No /500 ha)	Área prom de parches (ha)	DS <sup>2</sup> área del parche (ha)	CV <sup>3</sup> área del parche (%)
<b>BOSQUES</b>								
Bosque secundario	16,977.3	11.7	169	0.6	0.59	100.5	144.2	143.5
Bosque denso intervenido	53,237.1	36.7	61	12.4	0.21	872.7	2,623.7	300.6
Bosque denso	7,381.6	5.1	2	4.9	0.01	3690.8	3424.9	92.8
Bosque denso pantanoso /yolillo	4,219.2	2.9	11	1.0	0.04	383.6	433.3	90.5
Total	81,815.2	56.4	243					
<b>SISTEM. AGRIC CON ÁRBOLES</b>								
Pasturas con árboles.	44,048.1	30.4	107	14.0	0.38	411.7	2,072.3	503.4
Plantaciones forestales	857.8	0.6	18	0.1	0.06	47.7	43.1	90.5
Agricultura mixta	6,985.6	4.8	1	4.8	0.0	6985.6	0	0
Total	51,891.5	35.8	126					
<b>SISTEM AGRIC SIN ÁRBOLES</b>								
Cultivo de banano	7,331.6	5.1	14	2.9	0.05	523.7	1,028.9	196.5
Cultivo de piña	637.6	0.4	15	0.2	0.05	42.5	75.4	177.3
Cultivos de cítricos	183.4	0.1	14	0.02	0.05	13.1	8.4	64.3
Total	8,152.6	5.6	43					
<b>ÁREAS SIN ÁRBOLES</b>								
Pasturas	730.1	0.5	9	0.4	0.03	81.1	166.7	205.6
Totales	142,589.4	98.3 <sup>4</sup>	421					

<sup>1</sup> No incluye el área en cuerpos de agua. <sup>2</sup> DS, Desviación estándar. <sup>3</sup> CV, coeficiente de variación <sup>4</sup> Sin el área ocupada por cuerpos de agua.

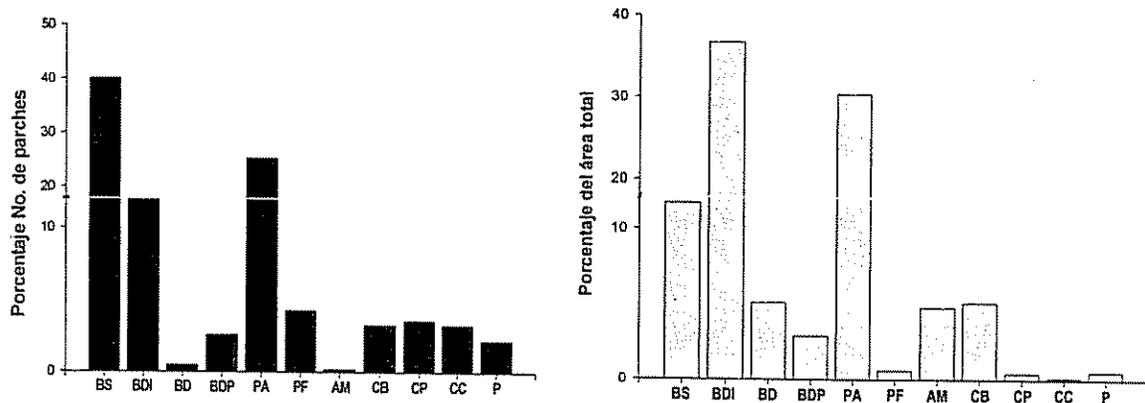
Una notable extensión de terrenos con potreros arborizados, seguido por cultivos agrícolas y pasturas sin árboles se identificaron en la imagen de satélite. Los cultivos agrícolas mixtos, plantaciones forestales y pasturas sin árboles ocuparon una extensión y proporción menor con respecto a los sistemas agrícolas comerciales (banano, piña y cítricos) y las pasturas con árboles remanentes del bosque (Figura 4; Cuadro 6).

Un total de 421 parches fueron identificados en todo el paisaje y de estos, los potreros arborizados representaron casi el 25% (Cuadro 6). Como el valor para el índice del parche mas grande fue ocupado por esta categoría de uso, parece evidente una fuerte presión sobre el paisaje por causa de la potrerización y la pérdida de área boscosa (Cuadro 6).

A pesar de lo anterior, una importante área de casi 134.000 ha (92% del total), está representada por tipos de parche con cobertura arbórea que incluye las diferentes categorías de bosque y los sistemas agrícolas con árboles (potreros arborizados, plantaciones forestales y

agricultura mixta) (Cuadro 6). Estas áreas configuran un paisaje relativamente menos perturbado en términos de la cobertura vegetal existente, como respuesta al manejo que han soportado los bosques y otras áreas de uso forestal por parte de los propietarios de bosques y fincas de la zona. Sin embargo, como en este estudio no se realizó un análisis temporal del paisaje para estimar la pérdida de cobertura arbórea, no es posible predecir el nivel de conservación de los hábitats boscosos del paisaje estudiado a largo plazo.

Los bosques secundarios presentaron mas parches en un área relativamente pequeña (Figura 5) y por tanto una mayor densidad de parches por cada 500 ha, seguido por los potreros arborizados, bosques denso intervenidos y plantaciones forestales (Figura 6; Cuadro 6). El número y densidad de parches no son obviamente índices espaciales; pero pueden determinar

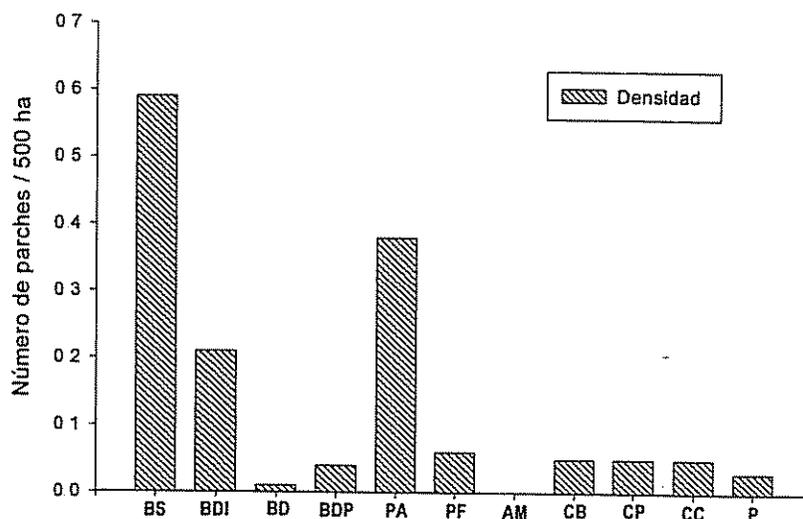


**Figura 5.** Distribución porcentual del número de parches y área ocupada por las diferentes categorías definidas para la zona de estudio. Zona Norte, Costa Rica. **BS**, bosque secundario; **BDI**, bosque denso intervenido; **BD**, bosque denso; **BDP**, bosque denso pantanoso; **PA**, potreros arborizados, **PF**, plantaciones forestales; **AM**, agricultura mixta; **CB**, cultivos de banano; **CP**, cultivos de piña; **CC**, cultivos de cítricos y **P**, pasturas.

el número de subpoblaciones de una población espacialmente dispersa, en particular para una especie asociada en exclusivo con un tipo particular de hábitat (With *et al*, 1995). En el paisaje de estudio, la configuración del paisaje estuvo determinada por la densidad de parches; debido probablemente al efecto de uso antropico por abandono de tierras de cultivo y la regeneración de bosques por causa de la extracción de madera ó la tala rasa para el establecimiento de cultivos agrícolas.

Los resultados obtenidos, mostraron un patrón en la configuración del paisaje, caracterizado por una mayor proporción de parches de bosque denso intervenidos inmersos en una matriz de potreros con árboles remanentes del bosque, áreas de vegetación secundaria y una proporción

considerable de áreas en cultivos comerciales con plantaciones de banano principalmente y agricultura mixta (Figura 3). En algunos sectores sin embargo, los parches de potreros se presentaron sobre la matriz de bosque, revelando cierta heterogeneidad ó mezcla de este paisaje.



**Figura 6.** Número de parches por categoría definidas para el paisaje de estudio en 500 ha. Zona Nor-Este de Costa Rica. BS, bosque secundario; BDI, bosque denso intervenido; BD, bosque denso; BDP, bosque denso pantanoso; PA, potreros arborizados, PF, plantaciones forestales; AM, agricultura mixta; CB, cultivos de banano; CP, cultivos de piña; CC, cultivos de cítricos y P, pasturas.

Los valores de forma de las diferentes categorías de parche definidas para el paisaje de estudio se muestran en el Cuadro 7. La forma de un parche puede influir en los procesos de migración y colonización de organismos desde la matriz; aunque su principal peso esta relacionado con el efecto de borde, el cual puede incrementar cuando la forma se hacen mas irregular en parches de tamaño pequeño (Forman, 1995). Los parches de agricultura mixta y bosque denso pantanoso presentaron formas mas irregulares que parches de plantaciones forestales, bosques secundarios y bosque denso con formas mas regulares (Cuadro 7). Teniendo en cuenta el área pequeña de los fragmentos de bosque denso pantanoso, en conjunto con la forma irregular, se espera encontrar mayor efecto de borde dentro de este tipo de parches (Figura 3 y 5, Cuadro 7) que los boques densos intervenidos.

Los fragmentos de bosque denso intervenido presentaron valores de forma que reflejan una alta complejidad en sus bordes (mas irregulares). Esta tendencia se confirma con los valores obtenidos para la dimensión fractal promedio (refleja la complejidad de la forma de acuerdo al área y perímetro del parche), en las clases o categorías definidas para el paisaje (Cuadro 7). Las áreas de plantaciones forestales tienen formas mas regulares, probablemente porque sus

bordes están demarcados por la colindancia con otras áreas productivas y porque se siembran árboles en línea.

**Cuadro 7.** Valores de forma y dimensión fractal calculados para las diferentes clases de parche en las categorías de bosque y sistemas agrícolas con árboles. Zona norte, Costa Rica. En base a imagen de satélite Landsat TM (2000).

CATEGORIAS	Índice de forma promedio	Índice de forma promedio pesado/área	Dimensión fractal promedio	Dimensión fractal promedio pesado/área	DS <sup>1</sup> del Índice de forma	CV <sup>2</sup> Índice forma (%)
<b>BOSQUES</b>						
Bosque secundario.	1.75	2.23	1.08	1.10	0.63	35.81
Bosque denso intervenido.	2.11	4.83	1.09	1.17	1.16	55.20
Bosque denso.	1.87	2.21	1.07	1.09	0.37	19.81
Bosque denso pantanoso / yolillo	2.14	2.10	1.09	1.13	0.85	39.76
<b>SISTEMAS AGRÍCOLAS CON ÁRBOLES.</b>						
Pasto con árboles	1.97	7.46	1.09	1.20	1.29	65.64
Plantaciones forestales	1.49	1.57	1.06	1.06	0.37	24.44
Agricultura mixta	4.56	4.56	1.17	1.17	0	0

<sup>1</sup> DS, desviación estándar. <sup>2</sup> CV coeficiente de variación.

El hábitat de interior es la porción del hábitat natural que no sufre el efecto de borde. Debido al tamaño relativamente grande de los bosques densos, las áreas de hábitat de interior lograron ser grandes, incluso cuando la distancia al borde aumentó hasta los 300 m donde los valores se acercaron a los obtenidos en los parches de bosque denso intervenido a 100 m. del borde (Cuadro 8). En relación a la forma, también los parches de bosque denso (mas regulares), podrían presentar un efecto de borde menos drástico que los bosques denso intervenidos; porque estos fueron mas irregulares, aunque alcanzaron el 80% del área total en hábitat de interior debido a que algunos parches presentaron un tamaño grande.

**Cuadro 8.** Parámetros de área interior del parche calculados para las categorías de bosque. Zona Norte, Costa Rica. En base a imagen de satélite Landsat TM (2000).

CATEGORIA	Distancia * (m)	Hábitat de interior total (hect)	% del total/ categoría	% hábitat de interior (total del paisaje)	No. áreas de interior/ categoría	Prom. hábitat interior/categ (hect)	DS del área interior	CV del área interior
Bosque secundario	100	9,866.2	58.1	6.8	240	58.4	102.7	175.9
	300	2,168.1	12.8	1.5	88	12.8	8.1	223.8
Bosque denso intervenido	100	42,516.6	79.9	29.3	106	697	2,252.1	323.1
	300	23,099.3	43.4	15.9	116	378.7	15.6	126
Bosque denso	100	6,770.6	91.7	4.7	3	3,385.3	3,185.2	94.1
	300	5,500.8	74.5	3.8	2	2,750.4	23.1	43.5
Bosque denso pantanoso	100	2,944.9	69.8	2.0	23	267.7	315.8	118
	300	918.1	21.8	0.6	20	83.5	12.6	97.1

\* Distancias desde el límite del parche hacia el interior para la cual se han determinado efecto de borde en la comunidad vegetal.

Los bosques secundarios también presentaron una gran proporción del área ocupada por hábitat de interior; pero repartida en 169 parches convirtiéndose en el hábitat más fragmentado del paisaje. Además, al aumentar el efecto de borde hasta los 300 metros en esta categoría de bosque, el área de hábitat de interior se redujo a 45.3% (Cuadro 8), incrementándose los efectos de borde para aquellas especies que están apareciendo en el proceso de sucesión y que requieren más hábitat de bosque para su sobrevivencia (Kapos *et al*, 1997).

Los valores para proximidad, contraste y dispersión de los parches en las diferentes categorías de bosque definidas en el paisaje reflejaron varias condiciones (Cuadro 9). Primero, el índice de proximidad promedio de las categorías bosque secundario y denso intervenido en las distancias de 300 metros a 10 kilómetros, reveló una mayor probabilidad de encontrar parches de su misma clase que parches de bosque denso pantanoso y bosque denso. Este resultado indicó la inter-relación entre las poblaciones de estos hábitat (b. secundario / b. denso intervenido), con otros de su mismo tipo, en un ambiente espacial relativamente cercano.

**Cuadro 9.** Valores de aislamiento, proximidad, contraste y dispersión para las clases de parche definidos en el paisaje de estudio. Zona Norte, Costa Rica. En base a clasificación de una imagen de satélite Landsat TM (2000)

CATEGORIA	Distancia	Prom. Índice de proximidad	Dist euclidiana prom al vecindario (m)	SD distancia al vecindario próx	CV distancia al vecindario próx	Índice contraste del borde (%)	% colindancia con otros parches *	* Índice de dispersión y yuxtaposición
Bosque secundario	100 m	7.7	534.1	617.9	115.7	50.9	95.3	58.9
	300 m	37.4						
	1 Km	43.4						
	10 Km	46.4						
Bosque denso intervenido	100 m	1,569	509.1	796.4	156.4	70.2	97.9	49
	300 m	2,052.4						
	1 Km	2,171.8						
	10 Km	2,184.9						
Bosque denso pantanoso/yolillo	100 m	0	1,869.9	1,710.7	91.5	64.2	96.9	35.3
	300 m	0						
	1 Km	11.7						
	10 Km	15.8						
Bosque denso	100 m	0	2,026.7	0	0	50.6	99.3	42.0
	300 m	0						
	1 Km	0						
	10 Km	9						

\* Según se define en el anexo 1

A diferencia de lo anterior, en la categoría bosque denso los diferentes valores de proximidad y distancia euclidiana, reflejaron una baja probabilidad de encontrar parches de esta clase al menos hasta una distancia de 10 km, debido a su escasez (solo dos parches) en todo el paisaje de estudio. Distancias grandes (mas de 2 km) en bosques densos, indican el aislamiento de

estos hábitats de otros de su mismo tipo (Cuadro 9), lo cual puede influir en la conectividad de estos bosques con otros más perturbados.

Similar a lo anterior, en los bosques denso pantanosos los valores de proximidad entre los 100 y 300 m indicaron su aislamiento de otros hábitats y conforme aumentó la distancia (1-10 km), el vecindario se encontró más ocupado por parches de su mismo tipo (Cuadro 9). Estos bosques por sus características edáficas especiales están aislados aún en el paisaje original; sin embargo, los resultados obtenidos demostraron que su aislamiento puede reducir la conectividad entre parches del mismo tipo, principalmente en sitios que han soportado la intervención humana.

El grado de contraste de los parches con la matriz puede influir sobre los patrones de dispersión y sobrevivencia de las poblaciones y afectar el grado de aislamiento de los mismos (Kramer, 1997; MacGill, *et al*, 2000). Así, un borde de fragmento con un contraste alto puede inhibir el movimiento de ciertas especies entre los parches de un paisaje (Laurance *et al*, 1997).

Al contrario de otros hábitat de cobertura boscosa definidos en el paisaje, el índice de contraste encontrado para los bosques densos y bosques secundarios reflejó un efecto leve de la matriz sobre estos tipos de hábitat (Cuadro 9). El resultado anterior se explica porque los bosques secundarios fueron registrados más cerca a los potreros arborizados y en algunos sitios a los bosques denso intervenidos (Figura 3), debido probablemente a que los bosques secundarios son producto de la regeneración de potreros o áreas taladas totalmente. Los datos de contraste fueron confirmados con los valores de dispersión y yuxtaposición (Cuadro 9), que indicaron como los bosques secundarios son igualmente colindantes con otros tipos o categorías de parche. Así mismo, los parches de bosque denso se encontraron en colindancia principalmente con los bosques denso intervenidos que son hábitat más parecidos en comparación que los bosques secundarios.

En el paisaje de estudio, el máximo contraste con la matriz se reportó para los bosques denso intervenidos debido a que este tipo de bosque se encontró a menudo adyacente a parches de potreros arborizados y cultivos comerciales (Figura 3, Cuadro 9). En comparación, los fragmentos de bosque denso pantanoso presentaron un valor intermedio entre los bosques denso intervenidos y los bosques densos probablemente por encontrarse rodeados principalmente de potreros arborizados (Figura 3, Cuadro 9). Los datos obtenidos para el índice de dispersión y yuxtaposición indicaron que esta categoría de parche está limitando

principalmente con un solo tipo de parche (Cuadro 9) incrementando así, el aislamiento de este tipo de hábitat.

Los valores para el porcentaje del tipo de adyacencias (medida del grado de agregación a un tipo de parche focal) (Cuadro 9), indicaron que los diferentes tipos de parches en el paisaje de estudio, presentaron un gradiente de fragmentación desde el bosque secundario (menos agregado) hasta el bosque denso (muy agregado), pasando por los bosques denso intervenidos y que han conformado manchones de bosque que se encuentran localizados o concentrados en sectores específicos del paisaje (muchas colindancias entre tipos de celdas del mismo valor).

En la distancia euclidiana al vecindario próximo (distancia mas corta en línea recta a un parche del mismo tipo) (Cuadro 9), se observó en el caso de bosques denso intervenidos, distancias cortas (con respecto a otras categorías de bosque), entre los parches del mismo tipo; valores que resultaron congruentes con la alta presencia de parches grandes de bosques densos en el paisaje. El valor alto en la proporción del tipos de colindancias en el caso de bosque denso continuo representó una mayor agregación de las celdas de parches (gran masa boscosa incluida en dos parches), pero que están separados por aproximadamente 2 km de distancia, mientras que los bosques secundarios alcanzaron mas agregación en el paisaje (Cuadro 8).

#### 4.1.3. Descripción de la estructura de cinco parches bajo estudio.

Los cinco bosques estudiados (cuatro en manejo forestal y uno bajo protección) mostraron una configuración diferente entre ellos con respecto a su aislamiento (Cuadro 10). Los bosques denominados Ladrillera 3 y Selva Verde fueron considerados típicos fragmentos con forma mas o menos regular y aislados por una matriz de potreros y vegetación secundaria. Rojomaca estuvo rodeado de potreros, cultivos y vegetación secundaria pero unido a un parche de bosque por un corredor de árboles remanentes. Por otra parte, los sitios Paniagua y Ladrillera 1 se ubicaron dentro de masas boscosas de gran tamaño y por tanto no son considerados fragmentos típicos. A continuación se describe la estructura y configuración cada sitios.

Ladrillera 3, puede llamarse un típico fragmento de 49 ha, de forma regular, compacto (Cuadro 10), que estuvo rodeado por una matriz de potreros y bosque secundario en un sector del borde (Figura 3). Este bosque presentó un valor bajo de colindancias a otros del mismo tipo en cuanto a la clase de vegetación, indicando su aislamiento y por tanto su susceptibilidad. El área de hábitat de interior ocupó casi el 52% (25 ha aprox.) de su terreno con 100 metros de borde. Cuando se determinó un borde de 300 metros el área de interior estuvo ausente. Los resultados obtenidos para el índice de proximidad y similitud indican que este fragmento no presentó

hasta los 300 m un vecindario de parches del mismo tipo, lo cual estaría indicando el grado de aislamiento de este fragmento incrementado por el contraste con la matriz adyacente, según los datos obtenidos.

**Cuadro 10.** Parámetros e índices de área, forma, hábitat de interior y conectividad de cinco fragmentos bajo estudio en la Zona Norte de Costa Rica.

MEDIDA	PANIAGUA	ROJOMACA	SELVA VERDE	LADRILLERA 1	LADRILLERA 3
Área (ha)	8,563.1	250.7	265.9	1,807	49.1
Perímetro (m)	235,752	10,203	9,804	50,046	3,762
Forma	6.4	1.6	1.5	2.9	1.3
Dimensión fractal	1.2	1.06	1.1	1.13	1.05
Colindancia	0.98	0.97	0.97	0.98	0.94
<b>Hábitat de interior (ha)</b>					
100 m	6,904.4	184.3	200.1	1,471.4	25.4
300 m	3,680.7	79	79.7	822.1	0
<b>No. de hábitat de interior</b>					
-100 m	10	1	1	1	1
300 m	17	1	1	3	0
<b>Área de interior (%)</b>					
100 m	80.6	73.5	75.2	81.4	51.7
300 m	43	31.5	30	45.5	0
<b>Proximidad</b>					
100 m	55,419	4,021.5	0	3,217	0
300 m	55,618	4,021.5	0	3,217.2	0
1 km	55,624	4,239.3	0	3,217.8	305.7
10 Km.	55,638	4,247.8	17.3	3,260	310.2
<b>Similaridad</b>					
100 m	80,048.7	7,779.9	5,586	19,025.7	0
300 m	80,268	7,779.9	5,738.4	19,025.7	0
1 Km.	80,307	7,999.1	6,506.1	19,052.7	322
10 Km.	80,332.6	8,009.3	6,528.9	19,109.4	342.8
<b>Distancia euclidiana (m)</b>					
	57	57	2,026.7	63.7	463.9
<b>Contraste entre parches(%)</b>					
	81.1	94	59	72.1	100

Ladrillera 1 fue clasificado como bosque denso intervenido y forma parte de una masa boscosa de 1,807 ha. rodeada por bosques secundarios bajo protección y potreros pobremente arborizados con árboles remanentes del bosque (Figura 3). Según el plan de manejo forestal el sitio donde fueron instaladas las parcelas cuenta con 40.71 ha y una vez instaladas quedaron adyacentes a bosques secundarios y áreas en potreros. En el área muestreada se presentaron áreas de claro producto del aprovechamiento forestal reciente y suelos de topografía escarpada. El área de interior de la masa boscosa mas grande en este sitio alcanzó el 81% de su extensión con 100 metros de borde, la cual se redujo hasta casi el 46% cuando el borde alcanzó los 300 m (Cuadro 10). Los resultados obtenidos para el índice de proximidad y similaridad indicaron una mejor conectividad y cercanía a parches del mismo tipo, lo cual se

manifestó con la distancia mas corta promedio (distancia euclídana), a otros parches de bosque y la proporción de contraste de su limite con la matriz

Rojomaca presentó topografía ondulada con suelos en su mayoría bien drenados y en algunos sectores suamos o zonas inundables. Con 250 ha de extensión, este sitio posee una parte de su borde en colindancia con un bosque secundario, y otro sector bajo efecto de una matriz en potreros arborizados y en algunos sectores con cultivos anuales (el área muestreada esta aproxima a potreros). Lo anterior se manifestó en el índice de contraste obtenido y que indica el efecto de la perturbación provocada por la matriz circundante. Además presentó forma irregular y el 74 % del área en hábitat de interior con 100 metros de borde llegando al 31% cuando el borde fue de 300 m (Cuadro 10).

El fragmento de bosque denominado Selva Verde se encontró sobre topografía escarpadas. Esta área fue declarada reserva forestal desde hace 13 años y se encontró rodeada por una matriz de potreros y bosques de crecimiento secundario. Alcanzó una extensión de 265 ha y una forma un poco mas irregular que Ladrillera 3, presentando con 100 metros de borde el 75% de su área en hábitat de interior (Cuadro 10). Los valores para el índice de proximidad y similitud con parches del mismo tipo indicaron el aislamiento que soporta este bosque. Selva Verde se encuentra a 2 km aproximadamente de los bosques que pertenecen a la Estación Biológica La Selva; el bosque denso mas cercano (Figura 3).

Paniagua hace parte de un área boscosa que alcanzó una extensión de 8,563 ha (Figura 3; Cuadro 10). Dentro de las 9.4 ha muestreadas durante la etapa de campo de este trabajo se observaron algunos claros y zonas de bosque de crecimiento secundario. Una gran parte del área boscosa muestreada estuvo rodeada de potreros con árboles remanentes del bosque y otro sector del borde por una plantación de melina (*Gmelina arborea*) de aproximadamente 8 años que fue plantada sobre potreros abandonados.

Los datos reportados en Paniagua están referidos una extensión de bosque de mayor tamaño y que presentó una forma muy irregular; pero llegando a alcanzar cerca de los 7.000 ha en área de interior a 100 metros de distancia de borde, la cual fue menor cuando el efecto de borde alcanzó los 300 m de distancia. Este parche de bosque presentó valores grandes de proximidad y similitud que indicaron una alta conectividad a otros parches del mismo tipo pero con una matriz muy contrastante de pasturas que cubre el 81% del borde (Cuadro 10).

Un aspecto importante de la configuración espacial de cada sitio muestreado es su aislamiento. Este hecho puede influir en los resultados obtenidos (como se indicará mas adelante) para las

relaciones entre parámetros estructurales de los fragmentos y las variables medidas a las especies arbóreas en las parcelas de muestreo, que en el caso de Paniagua y Ladrillera 1 pueden llegar a ser insuficientes teniendo en cuenta el área real del bosque según la clasificación sobre la imagen de satélite.

#### 4.2. Tamaño, estructura y estado fitosanitario de las poblaciones de especies arbóreas bajo estudio.

##### 4.2.1. Características generales.

Entre el grupo de especies focales seleccionadas 10 especies fueron generalistas y 5 heliófitas durables mientras que el grupo testigo resultaron seleccionadas 7 heliófitas durables y 1 heliófita intermedia (para facilidad del lector el término heliófita durable, solo se reportará en el caso de las especies focales).

En las 25 parcelas permanentes instaladas (48.5 ha) se encontraron 3.488 individuos ( $\geq 5$  cm DAP), de 23 especies seleccionadas. De estas, 1.400 individuos (40.1%) correspondieron a 15 especies en la categoría focal, que conforman 10 familias y 14 géneros. Así mismo, se logró muestrear 2.088 individuos (59.9%) que correspondieron a las 8 especies consideradas testigo y que están reportadas en 6 familias y 8 géneros. Dentro del grupo focal las especies mas representativas del total de las poblaciones de especies fueron *Tetragastris panamensis* (8.9%), *Carapa guianensis* (7.4%) y *Eschweilera costaricensis* (6.3%) y entre las especies testigo lo fueron *Casearia arborea* (21.6%), *Pourouma bicolor* (11.4%), *Laetia procera* (8.7%) y *Goethalsia meiantha* (7.6%) (Anexo 2).

Como se ha mencionado anteriormente (Acápite 4.1.2), la categoría bosque fue el tipo de parche con mayor porcentaje en extensión dentro del paisaje y distribuido en parches que ocuparon el 56% de todo el área. Los bosques donde se ubicaron las parcelas representaron el 0,07% del total del bosque denso intervenido (fragmentos Paniagua, Rojomaca, Ladrillera 1 y 3), y el 0.14% en bosque denso (fragmento Selva Verde) en todo el paisaje. En las 20 parcelas muestreadas en bosque denso intervenido, se encontraron 2.879 individuos (82.5%) de las 23 especies seleccionadas para este estudio, en todas las clases diámétricas ( $> 5$  cm). En el caso de las parcelas ubicadas en el tipo de bosque denso -sin intervención (5 parcelas), se encontraron 609 individuos (17.5%) en 20 de las especies seleccionadas (Anexo 2).

Al nivel de gremio forestal se logró muestrear 1.849 individuos (53 %) en la categoría heliófitas durables, 1.241 generalistas (35.6%) y 398 intermedias (11.4%) (Cuadro 11). Los fragmentos

Paniagua, Rojomaca y Ladrillera 3 presentaron el mayor tamaño en la población de especies heliófitas durables, seguido por Selva Verde y Ladrillera 1 (Cuadro 11). Estos valores pueden estar relacionados con el nivel de aprovechamiento de estos bosques en comparación de Ladrillera 1 con baja intensidad de aprovechamiento y Selva Verde que esta bajo protección. Por otra parte, se encontraron valores de abundancia altos para las especies generalistas en Paniagua, Rojomaca y Ladrillera 1 y de intermedias se registraron valores altos de número de individuos en, Paniagua, Ladrillera 3 y Selva Verde (Cuadro 11).

**Cuadro 11.** Número de individuos por gremio forestal, focal, testigo y abundancia de las 23 especies seleccionadas en 25 parcelas de muestreo ubicadas en cinco bosques bajo estudio.

Fincas	No Parc	Área (ha)	N	No. Esp.	F (No.)	%	T (No.)	%	HD (No.)	%	GEN (No.)	%	INT (No.)	%
Paniagua	5	9.4	961	20	384	40	577	60	484	50.4	356	37.1	121	12.6
SelvaVerde	5	10	542	20	200	36.9	342	63.1	294	54.2	169	31.2	79	14.6
Rojomaca	5	9.5	933	20	421	45.1	512	54.9	495	53.1	382	40.9	56	6.0
Ladrillera 3	5	10	609	14	114	18.7	495	81.3	426	69.9	87	14.3	96	15.8
Ladrillera 1	5	9.6	443	18	281	63.4	162	36.6	150	33.9	247	55.8	46	10.4

N Parc: Número de parcelas; N: abundancia de individuos, N esp.: Número de especies; F: Focales; T: Testigos; HD: heliófitas durables, GEN:generalistas, INT: intermedias.

#### 4.2.2. Densidad.

En Paniagua el área muestreada de 9.4 ha, incluyó 961 árboles de las especies seleccionadas (102 arb/ha) y 20 especies. En Rojomaca en 9.5 ha se registraron 933 individuos de las especies seleccionadas (98.2 arb/ha). Selva Verde presentó 542 individuos (54.2 arb/ha) en 10 ha. Ladrillera 1, alcanzó sobre 9.6 ha, 443 individuos (46.1 arb/ha) y en Ladrillera 3 sobre 10 ha se muestrearon 700 individuos (60.9 arb/ha) (Anexo 3).

Muchas de las especies focales alcanzaron muy pocos árboles por hectárea (densidad baja) en comparación con las especies testigo. Las focales con ese comportamiento fueron *Sclerobium constaricense*-heliófito durable (0.12 árboles/ha), *Humiriastrum diguense* (0.28 árboles/ha), *Aspidosperma spruceanum*-heliófito durable (0.68 árboles/ha), *Hyeronima alchorneoides*-heliófito durable (0.43 árboles/ha), *Lecythis ampla* (0.87 árboles/ha) y *Vitex cooperi*-heliófito durable (0.37 arbolezca) (Anexo 3). Estas especies pueden llamarse "raras", según la terminología de Hubell y Foster (1986c) y son aquellas especies con menos de 1 individuo/ha en clases diamétricas mayores de 10 cm DAP (Clark y Clark, 1992). Su baja densidad posiblemente es producto de dos efectos: la especialización por nichos de hábitat y de regeneración (Hubbell y Foster, 1986) (Hubbell, 1979). En general, 11 especies focales (de

las 15 seleccionadas) en las 48.5 ha muestreadas presentaron densidades menores de 1 árbol/ha.

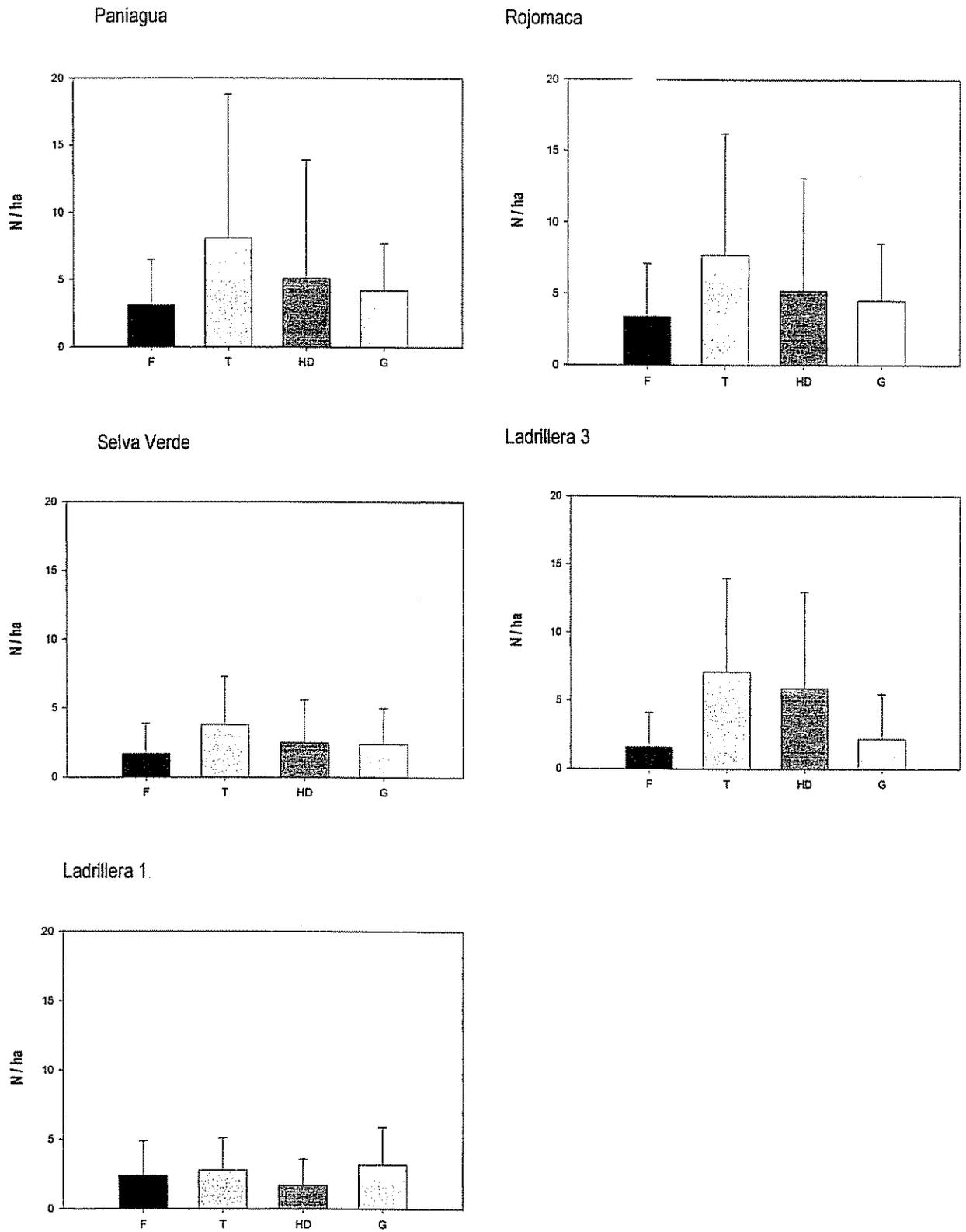
En las especies individuales la mayor abundancia por hectárea del grupo focal fue obtenida en *Tetragastris panamensis* (6.57 árboles/ha), *Carapa guianensis* (5.43 árb/ha) y *Eschweilera costaricensis* (4.61 árb/ha) (Anexo 3). Las especies testigo fueron claramente mas abundantes llegando a alcanzar hasta 16 árb/ha en el caso de *Casearia arborea* (Anexo 3). Otras como testigo como *Goethalsia meiantha* (5.6 árb/ha) y *Laetia procera* (6.42 árb/ha) presentaron densidades intermedias. Siguiendo la terminología de Hubbell y Foster (1986), todas las especies testigos pueden clasificarse como especies típicamente "comunes"

A nivel de los fragmentos individuales las abundancias fueron diferentes entre las especies consideradas focales y testigo; así como al nivel de gremio (heliofitas durables y generalistas) (Figura 7). Las especies testigo presentaron abundancias altas en los fragmentos, llegando en algunos casos a superar los 6 árboles/ha. Paniagua (8.1 árb/ha), Rojomaca (7.7 árb/ha) y Ladrillera 3 (7.1 árb/ha) que presentaron la mayor abundancia en promedio de especies testigo, que los otros sitios estudiados. Igual comportamiento ocurrió en Paniagua y Rojomaca que presentaron las mayores densidades de especies focales con un promedio de 3.4 y 3.1 árboles/ha respectivamente (Figura 7, Anexo 3).

Las especies heliofitas durables presentaron menor densidad en Ladrillera 1 (1.7 arb/ha en promedio), y fueron mas abundantes por unidad de área en Paniagua, Rojomaca y Ladrillera 3 (Figura 7). Así mismo, Paniagua presentó la mayor densidad en promedio de especies generalistas (4.2 árboles/ha), seguido de Rojomaca y Ladrillera 1. Con densidades mas bajas y relativamente parecidas se encontraron los fragmentos Selva Verde y Ladrillera 3 en este mismo gremio (Figura 7, Anexo 3).

#### 4.2.3. Variación entre fragmentos de las abundancias de poblaciones de especies arbóreas.

El análisis de varianza permitió estimar las diferencias de abundancia entre especies para los cinco sitios analizados, comprobar un patrón de comportamiento individualista de las especies estudiadas y notar la tendencia de ciertas especies a dominar en algunos casos, principalmente aquellas del grupo testigo. Diferencias significativas en las abundancias de las especies entre sitios se logró detectar en cinco especies focales (*C. guianensis*, *D. panamensis*, *L. affinis*, *E. costaricensis*, *P. filipes*) y tres especies testigo (*G. meiantha*, *P. bicolor*, *V. ferruginea*) (Cuadro 12). Aunque tres focales como *E. glabrescens*, *T. panamensis*, *V. cooperi*-heliófito durable y una testigo como *Casearia arborea*, presentaron diferencias en su abundancia entre bosques,



**Figura 7.** Densidad de un grupo de especies arboreas (focales-F y testigo-T) y gremios forestales (heliófitas durables-HD y generalistas-G) en la zona norte de Costa Rica

la prueba de Tukey  $\alpha=0.05$ , no logró detectar diferencias entre pares de medias de los datos de abundancia entre sitios (Cuadro 12) (Anexo 4).

**Cuadro 12.** Abundancia promedio  $\pm$  desviación estándar (por parcela) de especies forestales presentes en una zona de tierras bajas del norte de Costa Rica. A. Datos para especies focales B. Datos especies testigo. Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes ( $P>F$  Tukey  $\alpha=0.05$ ). (Las características para cada uno de los sitios se describen en el cuadro 10).

A.

Especies Focales	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera1	Ladrillera3	Pr > F
<i>A. spruceanum</i>	0.4 $\pm$ 0.49 ab	1.6 $\pm$ 0.49 ab	1.2 $\pm$ 1.2 ab	3.4 $\pm$ 2.7 a	0.0 $\pm$ 0.0	0.0316
<i>Carapa guianensis</i>	16.4 $\pm$ 15.6 a	2.6 $\pm$ 2.2 b	6.2 $\pm$ 3.4 ab	12.2 $\pm$ 2.9 ab	14.2 $\pm$ 2.9 a	0.0125
<i>Dipteryx panamensis</i>	4.4 $\pm$ 2.2 a	5.4 $\pm$ 3.6 a	3.6 $\pm$ 2.5 ab	2.6 $\pm$ 1.0 ab	0.2 $\pm$ 0.4 b	0.0200
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	4.2 $\pm$ 3.4	7.8 $\pm$ 3.9	0.0 $\pm$ 0.0	6.6 $\pm$ 4.7	0.0 $\pm$ 0.0	0.0001
<i>Eschweillera costaricensis</i>	14.4 $\pm$ 7.9 a	26 $\pm$ 11.0 a	0.2 $\pm$ 0.4 b	3.2 $\pm$ 2.6 b	0.0 $\pm$ 0.0	0.0001
<i>Humirianstrum diguense</i>	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	2.6 $\pm$ 2.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.4	0.0865
<i>Hyeronima alchomeoides</i>	0.6 $\pm$ 0.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.8	0.6 $\pm$ 0.5	2.4 $\pm$ 2.5	0.152
<i>Lecythis ampla</i>	1.4 $\pm$ 1.0	2.4 $\pm$ 1.9	1.8 $\pm$ 1.2	2.0 $\pm$ 1.1	0.8 $\pm$ 0.8	0.560
<i>Licania affinis</i>	0.6 $\pm$ 0.5 b	8.0 $\pm$ 4.3 a	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0001
<i>Pouteria durlandii</i>	7.0 $\pm$ 4.2	8.2 $\pm$ 3.7	6.2 $\pm$ 2.4	5.4 $\pm$ 2.7	0.0 $\pm$ 0.0	0.0013
<i>Pouteria filipes</i>	7.4 $\pm$ 3.8 a	5.8 $\pm$ 1.5 a	0.0 $\pm$ 0.0	1.6 $\pm$ 1.4 b	0.0 $\pm$ 0.0	0.0001
<i>Sacoglottis trichogyna</i>	2.2 $\pm$ 1.5	2.0 $\pm$ 0.6	1.2 $\pm$ 1.2	2.8 $\pm$ 2.0	2.2 $\pm$ 1.6	0.8017
<i>Sclerolobium costaricense</i>	0.0 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.5	0.6 $\pm$ 0.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.084
<i>Tetragastris panamensis</i>	17.6 $\pm$ 10.5 a	13.6 $\pm$ 3.9 b	15.6 $\pm$ 9.2 b	15.6 $\pm$ 8.8 b	0.0 $\pm$ 0.0	0.0125
<i>Vitex cooperi</i>	0.2 $\pm$ 0.4 b	0.2 $\pm$ 0.4 b	0.2 $\pm$ 0.4 b	0.2 $\pm$ 0.4 b	2.8 $\pm$ 2.0 a	0.0391

B.

Especies testigo	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera1	Ladrillera3	Pr > F
<i>Casearia arborea</i>	53 $\pm$ 52.3	48.4 $\pm$ 22.8	20.4 $\pm$ 6.3	11 $\pm$ 4.6	17.8 $\pm$ 17.6	0.0158
<i>Goethalsia meiantha</i>	1.0 $\pm$ 2.0 b	0.0 $\pm$ 0.0	10.4 $\pm$ 12.8 b	1.2 $\pm$ 1.9 b	40.6 $\pm$ 18.0 a	0.0001
<i>Laetia procera</i>	21.8 $\pm$ 19.3	11.6 $\pm$ 7.8	10.8 $\pm$ 3.8	7.8 $\pm$ 2.5	9.0 $\pm$ 6.4	0.1418
<i>Pourouma bicolor</i>	24.2 $\pm$ 12.6 a	11.2 $\pm$ 4.4 b	15.8 $\pm$ 2.3 ab	9.2 $\pm$ 2.1 b	19.2 $\pm$ 4.8 ab	0.0078
<i>Rollinia pittieri</i>	0.0 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.4	0.2 $\pm$ 0.4	0.0 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 1.2	0.7607
<i>Simarouba amara</i>	6.4 $\pm$ 3.8	5.2 $\pm$ 3.5	2.8 $\pm$ 3.0	2.2 $\pm$ 1.2	11.6 $\pm$ 7.7	0.0781
<i>Vochysia ferruginea</i>	1.4 $\pm$ 0.5 c	20.4 $\pm$ 6.8 a	6.4 $\pm$ 2.3 b	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0001
<i>Xylopia sericophylla</i>	7.6 $\pm$ 12.7	5.4 $\pm$ 4.5	1.6 $\pm$ 1.5	1.0 $\pm$ 0.6	0.2 $\pm$ 0.4	0.1789

Los resultados permitieron reconocer patrones con respecto a la predominancia de *G. meiantha* (testigo) en suelos de terraza aluvial, particularmente en Ladrillera 3; donde fue más abundante (Cuadro 12). Otras especies como las focales *E. costaricensis*, *P. filipes*, *T. panamensis*, respondieron a las condiciones topográficas del terreno en pendiente ó laderas y *C. guianensis* (focal) predominó en sitios con más humedad en el suelo y en bajos de colina (Cuadro 12). Diferencias en el número de individuos de *C. arborea*, *P. bicolor* (ambas testigo) y *D. panamensis*-heliófila durable (focal) estuvieron relacionadas probablemente con la intensidad de perturbación de los bosques en suelos bien drenados (Cuadro 12).

A nivel de fragmentos los resultados indican que algunas especies focales estuvieron completamente ausentes de Ladrillera 3 (*L. affinis*, *P. durlandii*, *P. affinis*, *T. panamensis* y *E. glabrescens* entre otras), mientras que las especies testigo fueron mas abundantes en ese sitio (*G. meiantha* y *P. bicolor*). En los otros cuatro fragmentos se logró encontrar algunas especies testigo mas abundantes (*C. arborea*, *P. bicolor*) y otras con baja abundancia como *R. pittieri* lo cual estaría relacionado con la distribución ó preferencia por un gradiente topográfico dentro del bosque (Hubbell & Foster, 1986), preferencia por un tipo de suelo (Clark, 1994), por efecto de la fragmentación ó perturbación del bosque (Nason *et al*, 1997).

En general los resultados indicaron para algunas especies una respuesta diferencial a gradientes ambientales como topografía y tipo de suelo como es el caso de *Goethalsia meiantha* (testigo), una heliofita durable de dosel superior que estuvo presente en las parcelas de Paniagua, Selva Verde, Ladrillera 1 y Ladrillera 3 (Anexo 5 y 6). En este último fragmento alcanzó el mayor promedio de individuos y fue estadísticamente diferente de los otros fragmentos bajo estudio (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 12). Ladrillera 3 es un fragmento diferente de otros sitios: pequeño, forma regular y suelos de terraza aluvial. En la Estación Biológica la Selva (La Selva de aquí en adelante), *G. meiantha* (testigo) y *V. cooperi*-heliófila durable (focal) fueron reportadas en suelos de terraza aluvial en bajos de pendiente (Hartshorn *et al*, 1994). Resultado que coincidió con los obtenidos en este estudio; considerando que *G. meiantha* se encontró también en suelos de colinas de origen volcánico de Paniagua y Ladrillera1 pero en los bajos de pendiente (observación personal), lo anterior supone un patron de preferencia de estas dos especies por suelos Inceptisoles.

Además del tipo de suelo, es probable que el tamaño pequeño de Ladrillera 3, puede estar influyendo para que *G. meiantha* presente una mayor abundancia, considerando que el efecto de borde es mas importante en ese fragmento. Además su rápido crecimiento le ha permitido establecerse en corto tiempo sobre sitios perturbados.

La respuesta a la topografía de suelos en ladera se logró detectar principalmente en dos especies focales como *P. filipes* y *E. costaricensis*, las cuales fueron mas abundantes en Rojomaca y Paniagua sin ser estadísticamente diferentes (Tukey  $\alpha=0.05$ ), pero si presentaron diferencias significativas con Selva Verde, Ladrillera1 y Ladrillera 3 donde no se encontró (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 12). Considerando la topografía ondulada que presentan los fragmentos Paniagua y Rojomaca podría es probable que la mayor abundancia esta influenciada por la topografía de estos sitios. Además especies tolerantes a la sombra como estas, pueden ocupar todos los nichos de regeneración dentro del bosque y aprovechar

favorablemente las condiciones de luz, cuando se abren claros en el bosque para seguir su desarrollo a la sombra de otras especies (Clark, 1994). Lo anterior, unido al escaso de valor comercial de *E. costaricensis* le ha permitido mantener sus poblaciones en estos bosques.

Otro caso de variación significativa de la abundancia lo presentó la focal *Tetragastris panamensis* en el fragmento Paniagua donde se encontró un promedio en abundancia alto, relacionado probablemente con la topografía ondulada de este sitio, en comparación con Ladrillera 3 (topografía plana) donde estuvo ausente (Cuadro 12). Aunque no se detectaron diferencias estadísticas entre los sitios para la variable evaluada (número de individuos), los resultados reflejaron un patrón preferencial de *T. panamensis* por suelos Ultisoles.

*Carapa guianensis* (focal) alcanzó una mayor abundancia en los sitios Paniagua y Ladrillera 3, los cuales presentaron diferencias estadísticas con Rojomaca (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 12). Este resultado estaría indicando que la abundancia de *C. guianensis* no está definida al menos por el tipo de suelo, ya que Ladrillera 3 se encuentra sobre suelos Inceptisoles y Paniagua sobre suelos Ultisoles. En La Selva esta especie se ha reportado en los suamos de bosque primario y en terrenos de colinas bajas (Hartshorn *et al*, 1994). Así, la mayor abundancia en Ladrillera 3 puede deberse a la baja pendiente y la humedad a la que está sometido el suelo de este sitio. Además, se observó una preferencia de esta *C. guianensis* por bajos de colina para su establecimiento como sucedió en Paniagua con pendientes entre 0 y 120 msm (observaciones personales).

En el caso de la focal *Dipteryx panamensis* (heliófita durable) los fragmentos Paniagua y Rojomaca no fueron diferentes en la abundancia de individuos pero sí lo fueron de Ladrillera 3 (Tukey  $\alpha=0.05$ ), donde además la abundancia fue menor con respecto a los otros sitios (Cuadro 12). En la estación Biológica La Selva se ha reportado *D. panamensis* en suelos de terraza aluvial (Clark, 1994). Sin embargo, en el presente estudio se encontró en suelos de origen volcánico a partir de flujos de lava como es el caso de Paniagua y Rojomaca. Es decir, que esta especie también estaría presentando preferencias por suelos de este tipo, lo cual se confirma además con los valores promedios de la abundancia que presentaron los fragmentos Ladrillera 1 y Selva Verde, muy cercanos a Paniagua y Rojomaca (Tukey  $\alpha=0.05$ ) con el mismo tipo de suelo (Cuadro 12).

La especie testigo, *Pourouma bicolor* alcanzó una mayor abundancia en Paniagua, Rojomaca y Selva Verde, mientras que en Ladrillera 1 y 3 el número de individuos fue menor (Anexo 6). Sin embargo, Paniagua presentó diferencias estadísticamente significativas en la abundancia de *P.*

*bicolor* con Rojomaca y Ladrillera 1 (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 12). Un patrón semejante (mayor abundancia en Paniagua) lo presentó *Casearia arborea* que excedió en número a otras especies testigo pero no presentó diferencias estadísticas de su abundancia entre los sitios estudiados. La respuesta presentada por estas especies en Paniagua puede ser efecto de la perturbación provocada por la corta de madera hace aproximadamente siete años (Fundecor, 2000) considerando que las heliófitas durables e intermedias como *C. arborea* y *P. bicolor* respectivamente, se favorecen con la perturbación del bosque (Finegan *et al*, 1999). Además en los bosques de La Selva, *C. arborea* se ha reportado en suelos de terraza aluvial (Hartshorn *et al*, 1994) y en este estudio, fue predominante en los suelos Ultisoles de Paniagua lo cual sugiere que no necesariamente el tipo de suelo esta influyendo en su mayor abundancia.

*Licania affinis* (focal) presentó diferencias altamente significativas de su abundancia entre los fragmentos Rojomaca (mayor) y Paniagua (menor) (Tukey  $\alpha=0.05$ ), aunque no se reportó en las parcelas de Selva Verde, Ladrillera 1 y 3 (Cuadro 12). De acuerdo al resultado obtenido, *L. affinis* parece preferir sitios con topografía ondulada y las pendientes de colina como lo presentaron estos dos fragmentos. En la Estación Biológica La Selva por ejemplo, *Licania affinis* se reportó en los sitios escarpados de las riberas del río Peje (Hartshorn, *et al*, 1994), sin embargo para este estudio en fragmentos de topografía escarpada (ej. Ladrillera 1 y Selva Verde), no se presentó. Es probable que no solo el efecto de pendiente sino otros factores como la distribución geográfica pueden estar influyendo en la abundancia de *L. affinis* en algunos sitios, teniendo en cuenta que se han colectado especímenes en la zona de estudio entre los 100 y 250 m de altitud (Missouri Botanical Garden, 2002), rango en que se encuentra Paniagua (Forero, 2001).

En general se logró observar que la abundancia de los individuos en términos del número total y su densidad difieren ampliamente entre las especies y entre fragmentos. No obstante, algunas especies fueron mas predominantes que otras, en algunos sitios en particular por ejemplo las testigo-heliofitas durables. Cabe decir que estas tendencias son generales pero que un análisis a nivel de la distribución diamétrica revelará mas información con respecto a cada una de las 23 especie seleccionadas y los grupos (focal, testigo, helófitas durables y generalistas), que fueron definidos para este estudio. El siguiente acápite pretende mostrar este punto.

#### 4.2.4. Estructura de la población de especies arbóreas y su variación en los fragmentos.

La distribución diamétrica en las 48.5 hectáreas muestreadas alcanzó un total de 1.265 (36.3%) latizales altos ( $\geq 5 \leq 9.9$  cm DAP) y 2.223 (63.7%), arboles  $\geq 10$  cm DAP. Las especies focales

en latizal alto lograron llegar a 461 individuos (36.4%) y 939 (42.2%) arboles  $\geq 10$  cm DAP, mientras que las testigo fueron mas abundantes que las anteriores con 804 individuos (63.6%) entre  $\geq 5 \leq 9$  cm DAP y 1.284 (57.8%) arboles  $\geq 10$  cm DAP. A nivel de gremios forestales las heliofitas durables alcanzaron 675 (53.4%) individuos de latizal alto y 1.174 arboles  $\geq 10$  cm DAP un resultado mayor que las especies generalistas con 438 (34.6%) individuos entre  $\geq 5 \leq 9$  cm DAP y 803 arboles (36.1%) arboles  $\geq 10$  cm DAP.

A nivel de las especies individuales y agrupadas en la categoria focal en la clase diamétrica  $\geq 5 \leq 9$  cm DAP; *C. guianensis* (8.9%) y *E. costaricensis* (11.7%) alcanzaron una proporción mayor del total de latizales altos y lo mismo ocurrió en arboles  $\geq 10$  cm DAP con *C. guianensis* (6.6%) y *T. panamensis* (11.7%). Tres especies testigo mostraron una mayor proporción en la clase diamétrica  $\geq 5 \leq 9$  cm DAP, estas fueron: *C. arborea* (29.8%), *P. bicolor* (12%), *L. procera* (10.1%) y en individuos  $\geq 10$  cm DAP lo fueron *C. arborea* (16.9%), *P. bicolor* (11.1%) y *G. meiantha* (10%).

Los resultados (Cuadro 13) mostraron las diferencias entre sitios de la estructura poblacional a nivel de especies focales y testigos. A nivel de gremios no se encontraron diferencias significativas de la abundancia entre clases diamétrica y sitios. Por ejemplo, en la clase diamétrica 5-9 cm DAP del grupo focal, los sitios Paniagua y Rojomaca no difieren en su abundancia (mas alta) (Tukey  $\alpha=0.05$ ); sin embargo, fueron diferentes de Selva Verde (Tukey  $\alpha=0.05$ ) en la misma variable evaluada. También se reportaron diferencias estadísticas en las especies focales para la clase diamétrica 70-79 cm DAP entre Paniagua y Selva Verde (Tukey  $\alpha=0.05$ ). Este último sitio presentó el mayor promedio de individuos con respecto a los otros cuatro sitios muestreados (Cuadro 13).

Las especies testigo presentaron diferencias entre los fragmentos en diferentes clases diamétricas como se observa en el Cuadro 13. Paniagua alcanzó el promedio más alto de individuos en la clases diamétrica 5-9 cm DAP aunque no presentó diferencias estadísticamente significativas con otros sitios. Por otra parte, el análisis de covarianza identificó el efecto del aprovechamiento en la clase diamétrica 5-9 cm DAP con la covariable, número de tocones ( $Pr > |t| = 0.0121$ ). El modelo de regresión explicó en parte la variación por este efecto ( $r^2=0.24$ ) indicando que el aprovechamiento forestal esta influyendo en la mayor abundancia de latizales altos para las especies testigo (Cuadro 13).

La abundancia en las clases diamétricas 30-39, 40-49 y 50-59 cm DAP de las especies testigo fue mayor en Ladrillera 3 en relación a otros sitios estudiados, presentando diferencias

**Cuadro 13.** Variación de abundancia por clase diamétrica de especies focales y testigo en cinco fragmentos de la zona norte de Costa Rica. Promedio±desviación estándar. Clases diamétricas con diferencias estadísticamente significativas. Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes. Ancova ( $Pr > F$   $\alpha=0.05$ ).

Grupo	Clase diamétrica	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr > F
Focal	5 – 9	2.96 ± 4.95 a	2.84 ± 5.21 a	0.78 ± 1.29 b	1.44 ± 1.75 ab	1.96 ± 3.25 ab	0.0093
	70 – 79	0.06 ± 0.31 b	0.10 ± 0.31 ab	0.17 ± 0.50 a	0.08 ± 0.28 ab	0.09 ± 0.29 b	0.0258
Testigo	5 – 9	9.03 ± 16.29 a	7.33 ± 11.01 a	3.63 ± 4.54 ab	1.84 ± 1.68 ab	5.69 ± 6.73 ab	0.0433 *
	30 – 39	0.42 ± 0.89 b	0.83 ± 1.68 b	0.73 ± 1.34 b	0.24 ± 0.52 b	2.00 ± 3.33 a	0.0006
	40 – 49	0.13 ± 0.34 b	0.43 ± 0.97 b	0.43 ± 0.94 b	0.16 ± 0.37 b	1.35 ± 1.83 a	0.0002
	50 – 59	0.06 ± 0.36 b	0.17 ± 0.53 ab	0.40 ± 0.67 ab	0.20 ± 0.58 ab	1.65 ± 1.44 a	0.0002

\* Efecto de covariable significativo. [ Modelo:  $N_{59} = 3.0 + 0.7138 (N_{\text{tocones}})$ ].  $Pr > |t| = 0.0121$ ,  $r^2 = 0.244$ .

estadísticas de abundancia para las clases 30-39 y 40-49 con Paniagua y Rojomaca; que alcanzaron un número menor (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 13). Estos resultados están indicando una predominancia de heliófitas durables en las clases diamétricas intermedias de Ladrillera 3 (fragmento más pequeño) en comparación con otros sitios de estudio.

#### 4.2.4.1. Distribución diamétrica de las especies arbóreas estudiadas y variación entre sitios.

Al nivel de especies individuales la distribución diamétrica respondió a dos patrones diferentes: algunas distribuciones presentaron forma de "J" invertida, típica de poblaciones disetáneas de esciófitas en bosques naturales primarios y heliófitas en sitios perturbados. Otras especies alcanzaron distribuciones de forma aplanada característica de poblaciones coetáneas de heliófitas durables en bosques naturales (Clark, 1994; Finegan, 1993). Las focales generalistas que presentaron distribuciones de "J" invertida según lo esperado fueron *P. durlandii*, *E. glabrescens*, *C. guianensis*, *E. costaricensis* y *S. trichogyna* (Figura, 8), estas especies alcanzaron más individuos entre 5 y 9 cm DAP y menos cuando las clases diamétricas fueron más grandes. *E. costaricensis*, por su parte, mostró una distribución ajustada al tamaño que alcanzan los árboles hasta madurez y otras como *S. trichogyna* y *E. glabrescens* fueron muy escasas en todas las clases diamétricas (Figura 8).

*P. filipes*, *T. panamensis*, *H. diguense*, *L. affinis* y *L. ampla* son focales generalistas que no alcanzaron una distribución diamétrica de acuerdo a lo esperado ("J" invertida) (Figura 8 y 9).

*L. ampla* por ejemplo, estuvo representada por muy pocos individuos (según lo supuesto) en las clases diamétrica  $\geq 5 \leq 9$  cm y menos arriba de 30 cm DAP (Figura 8). El número bajo de latizales altos en esta especie puede ser un efecto pos-aprovechamiento silvicultural el cual puede estar afectando la regeneración (Whitmore, 1998; Guariguata, 1998) e incrementando el

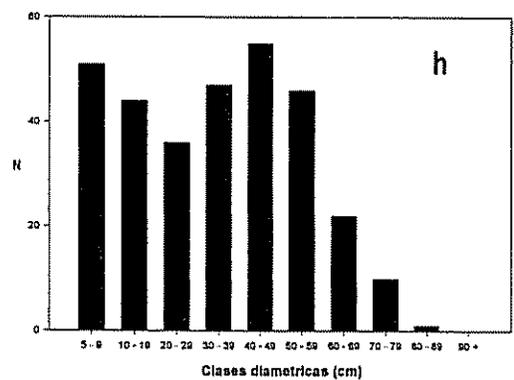
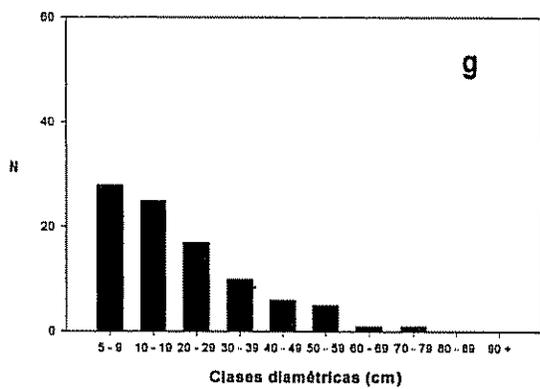
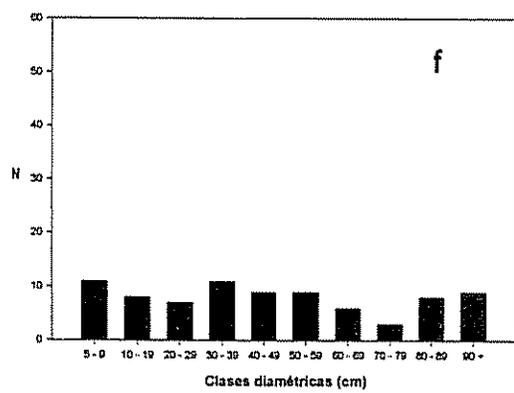
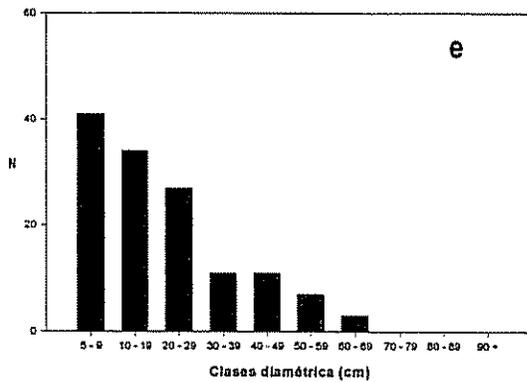
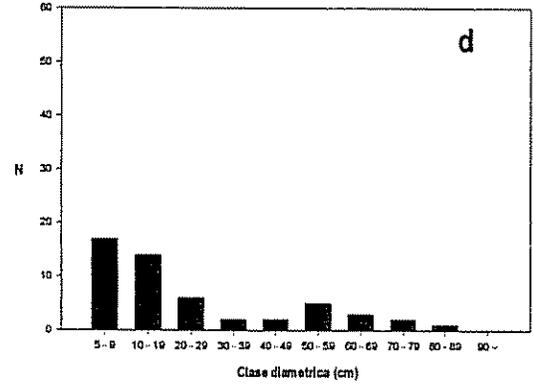
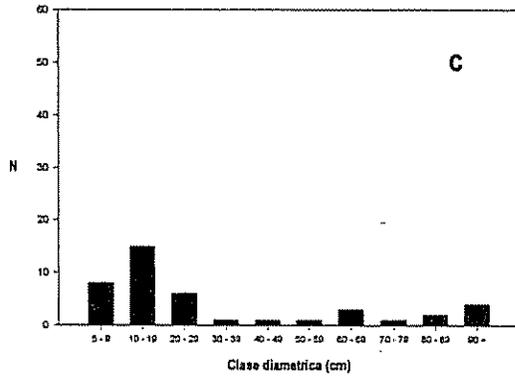
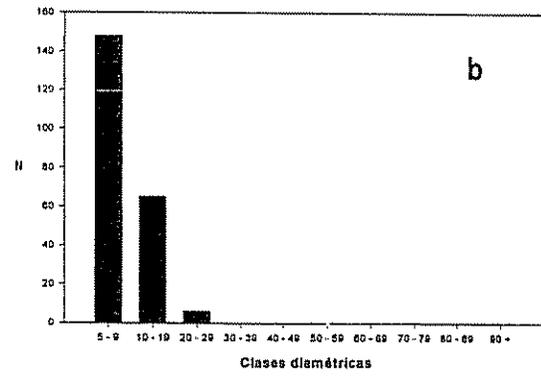
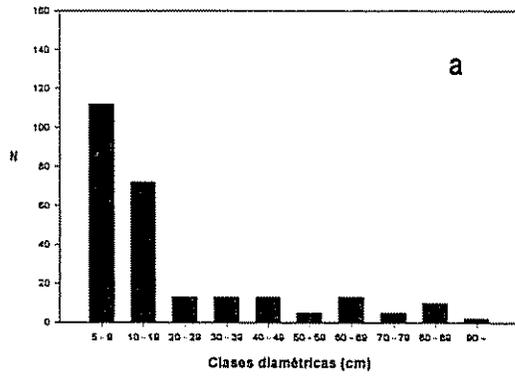


Figura 8. Distribución por clases diamétricas de las especies focales en 48.5 hectáreas en una zona de bosque de tierras bajas (La escala varía en cada figura). a) *Carapa guianensis*, b) *Eschweleira costaricensis*, c) *Lecythis ampla*, d) *Sacoglottis trichogyne*, e) *Pouteria durandii*, f) *Dipteryx panamensis*, g) *Elaeoluma glabrescens*, h) *Tetragastris panamensis*. F) heliófita durable; a,b,c,d,e,g,h,i) son generalistas

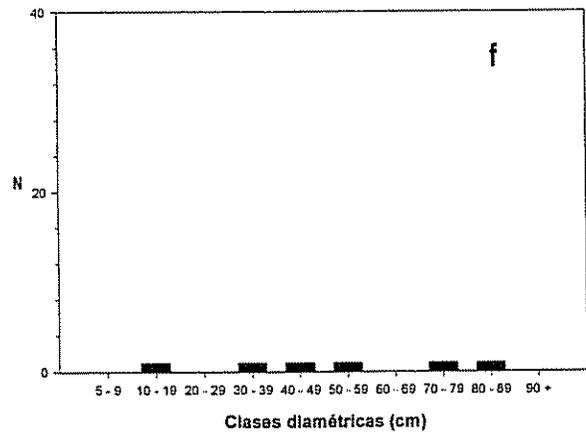
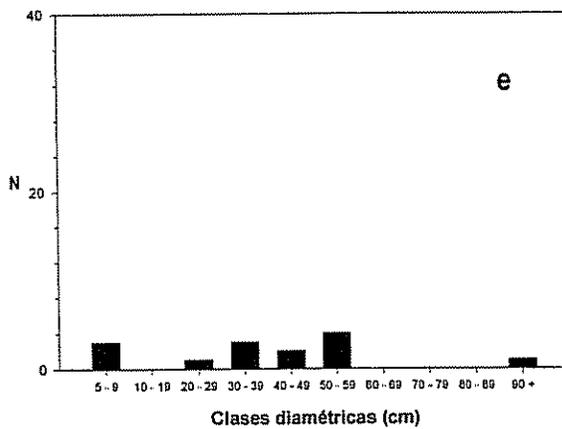
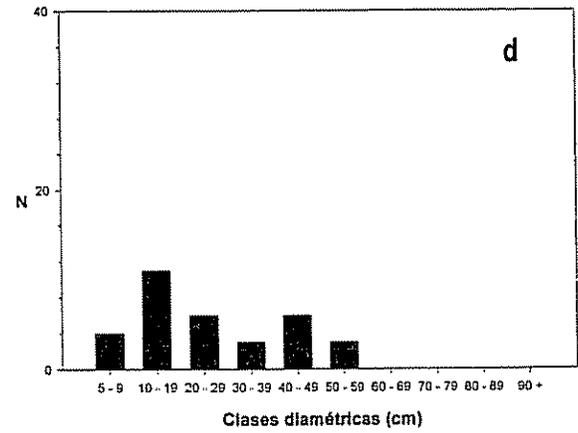
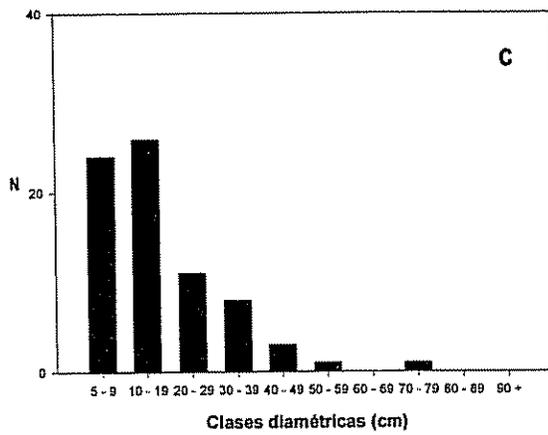
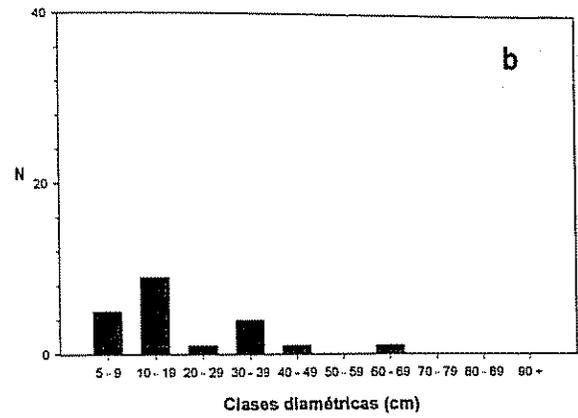
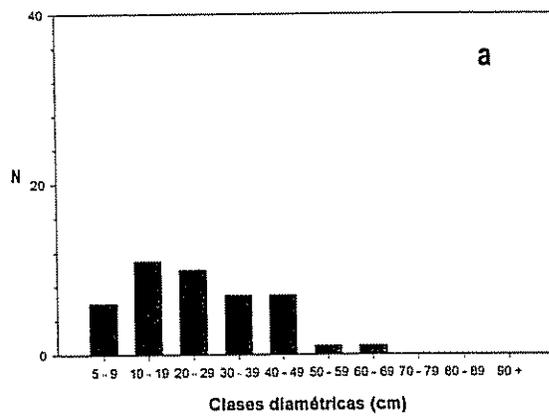


Figura 9. Distribución por clase diamétrica de seis especies focales en 48.5 hectáreas en un zona de bosque de tierras bajas. a) *Licania affinis*, b) *Hyeronima alchomeoides*, c) *Pouteria filipes*, d) *Aspidosperma spruceanum*, e) *Humiriastrum diguense*, f) *Sclerobium costaricense*. los gremios corresponden: a, c, e) son generalistas y b,d,f) son heliófitas durables.

riesgo de extinción, porque su crecimiento lento, no le permite conseguir restablecer su población antes del siguiente madereo. Además de lo anterior, *L. affinis* estaría limitada por su distribución geográfica, la cual comprende un rango estrecho dentro del paisaje estudiado (Missouri Botanical Garden, 2002; acápite 4.2.3). *H. diguense* por su parte fue muy escasa y hasta ausente en algunas clases diamétricas ( $\geq 60 \leq 89$  cm DAP) (Figura 9), que incluyen arboles reproductivos y por tanto es una especie susceptible a la extinción considerando que tiene valor comercial como madera.

Dentro del grupo de especies focales como las mencionadas anteriormente, están incluídas algunas heliofitas durables como *D. panamensis*, *H. alchorneoides*, *A. spruceanum* y *S. costaricense*. Estas especies presentaron una distribución diametral de forma aplanada, pero con abundancias muy bajas en casi todas las clases diamétricas (Figura 8 y 9). *Dipteryx panamensis* por ejemplo, presentó una baja abundancia de latizales altos ( $\geq 5 \leq 9$  cm DAP) con respecto a otras heliofitas testigo (Figura 8). Este comportamiento puede estar asociado con la mortalidad de brinzales ( $\leq 5$  cm dap), como se observó en los bosques de La Selva, donde la alta densidad incrementó la mortalidad de plántulas que al final puede afectar el número de arboles adultos (Clark, 1994). Un comportamiento como el anterior asociado a la presión por el aprovechamiento forestal y el aislamiento de los bosques puede hacer susceptible esta especie a la extinción.

Las focales-heliófitas durables como *H. alchorneoides*, *A. spruceanum*, *S. costaricense* por su parte alcanzaron muy pocos adultos reproductivos ( $\geq 40$  cm DAP) y latizales altos (Figura 9), y fueron menos abundantes como otras heliofitas durables que claramente estuvieron beneficiadas con la perturbación del bosque. En otras palabras, estas especies aún después del aprovechamiento forestal mantienen sus poblaciones a un nivel muy bajo y este comportamiento unido al aislamiento de los bosques y la tala ilegal (caso *Sclerolobium costaricense*- Finegan, 2002; com. personal), también puede causar la pérdida de estas especies a nivel regional como se ha observó con *D. panamensis*-heliófitas durable.

Del grupo testigo solo *R. pittieri* mostró una distribución típica (aplanada) de las heliúfitas durables en bosques naturales, aunque su abundancia en todas las clases diamétricas fue muy baja (Figura 10). En general, las especies testigo no presentaron distribuciones típicas de heliofitas durables porque ellas sobreviven en bosques intervenidos y sus distribuciones pueden tener diferentes formas con respecto al tiempo después de realizado el aprovechamiento forestal (Finegan, 1993) como en Ladrillera1 y Paniagua; con un periodo relativamente corto. Así, *L. procera*, *S. amara*, *C. arborea* y *P. bicolor* son testigos que presentaron formas de "J"

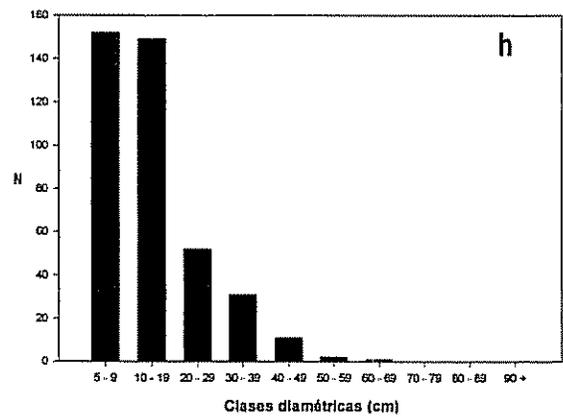
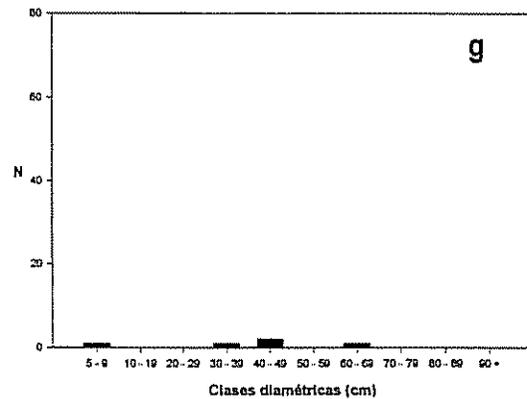
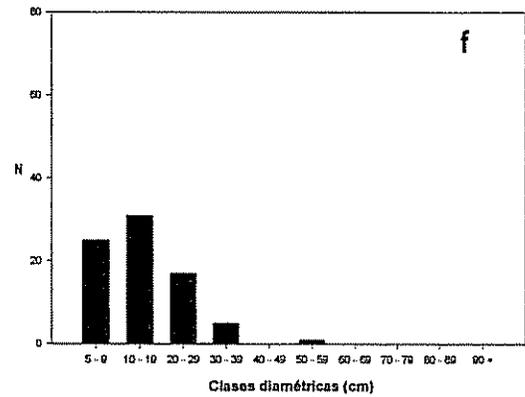
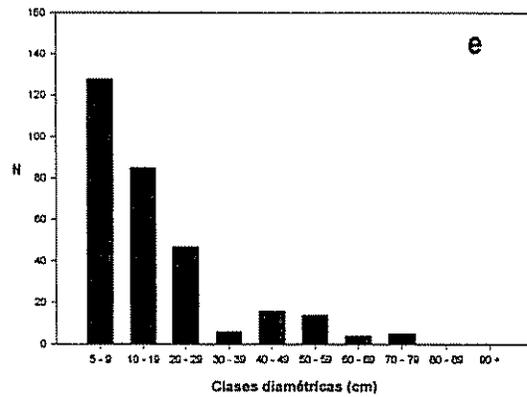
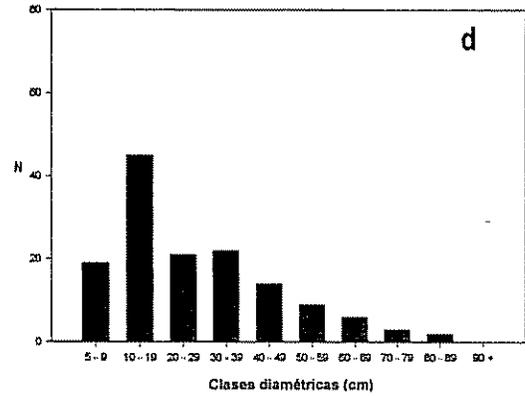
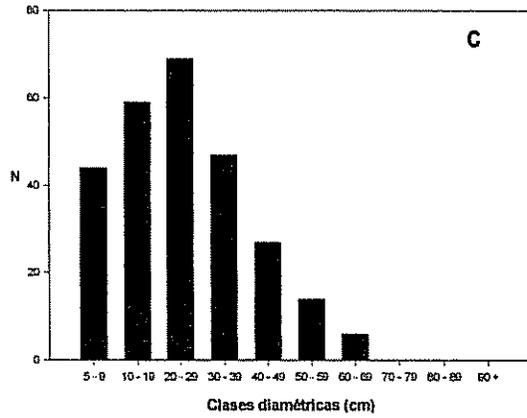
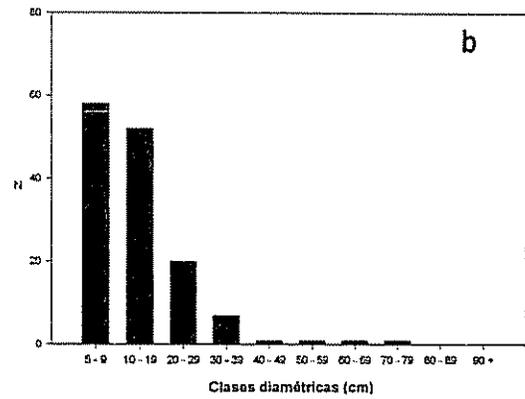
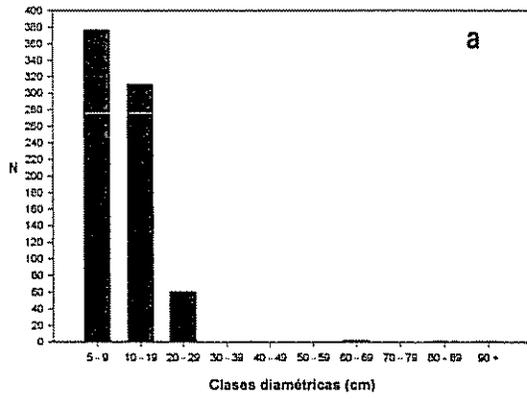


Figura 10. Distribución diametral de 8 especies testigo, heliófitas durables (la escala varía en cada figura). a) *Casearia arborea*, b) *Simarouba amara*, c) *Goethalsia meiantha*, d) *Vochysia ferruginea*, e) *Laethia procera*, f) *Xylopia sericophilla*, g) *Rollinia pittieri*, h) *Pourouma bicolor* (heliofito intermedia).

invertida con mas abundancia de latizales altos como respuesta a la perturbación del bosque (Figura 10). *C. arborea* y *P. bicolor* por su parte, presentaron pocos arboles en clases diamétricas grandes (Figura 10) y esa reducción además estuvo relacionada con su historia natural ya que en estado adulto alcanzan 30 cm de diámetro en promedio (Finegan, 1999).

Un caso particular lo mostró *V. ferruginea* que no fue abundante en latizal alto como otras testigo (Figura 10). Su distribución simétrica, puede tener relación con la rapidez de su crecimiento y la ventaja competitiva por luz, que le permitió a los sobrevivientes avanzar hacia clases diamétricas mayores en un tiempo relativamente corto. Aunque el bajo número de individuos puede indicar algun efecto por la corta ó aprovechamiento de la madera.

Resultados del análisis de varianza (ANDEVA,  $Pr > F \alpha = 0.01$ ) permitió encontrar algunas diferencias significativas entre las parcelas muestreadas en cinco diferentes clases diamétricas (5-49 cm DAP) y esas diferencias se reportaron para tres especies testigo (*G. meiantha*, *V. ferruginea*, *P. bicolor*) y cuatro focales (*E. costaricensis*, *A. spruceanum*-heliófila durable, *C. guianensis* y *L. affinis*) (Cuadro 14). De estas, *A. spruceanum* alcanzó una mayor proporción de individuos en la clase 10-19 cm (Figura 9) con diferencias estadísticamente significativas entre Ladrillera 1 y Selva Verde (mayor) con Rojomaca (menor) (*Tukey*  $\alpha = 0.05$ ) (Cuadro 14).

La especie focal *E. costaricensis* reportó diferencias en el porcentaje de individuos en las clases 5-9.9 y 10-19 cm DAP. Rojomaca alcanzó la mayor proporción de latizales altos y fue estadísticamente diferente de Selva Verde y Ladrillera1 con porcentaje menor. Comportamiento muy semejante se observó con la clase 10-19 cm DAP ( $Pr > F 0.0052$ , *Tukey*  $\alpha = 0.05$ ) (Cuadro 14). Este resultado concuerda con los obtenidos a partir de las abundancias absolutas por especie indicando su preferencia por sitios de topografía ondulada ó incluso bosques con mayor tiempo y baja intensidad de aprovechamiento. Además esta especie mostró diferencias (*Kruskal Wallis*  $\alpha = 0.01$ ) en la proporción de arboles con iluminación lateral (Cuadro 15). Las diferencias se ubicaron entre Rojamaca (mayor) y Paniagua, Selva Verde y Ladrillera 1 (menor) (*Wilcoxon*  $\alpha = 0.01$ ), indicando que mas individuos sobrevivieron bajo condiciones de poca iluminación.

Los resultado obtendidos con *G. meiantha* (testigo) simplemente confirman lo encontrado en la variación de la abundancia de individuos entre sitios. Esta especie mostró un patrón de preferencia por suelos Inceptisoles presentes en Ladrillera 3 (Cuadro 14) y por tanto la mayor abundancia en la clase 20-29 cm, implica la eficiencia de esta especie para aprovechar los recursos (suelos y luz) que obtiene en este sitio. De otro lado, *V. ferruginea* (testigo) presentó

diferencias estadísticamente significativas en el porcentaje de individuos en la clase 10-19, 20-29 y 30-39 cm; entre Rojomaca (mayor) y Paniagua (menor) principalmente (Tukey  $\alpha=0.05$ ). Esta especie presentó mayor incidencia de iluminación parcial vertical en Rojomaca.

**Cuadro 14.** Porcentaje por clase diamétrica  $\pm$  desviación estandar y número de individuos N (entre parentesis), de 7 especies arbóreas (>5 cm DAP) en cinco fragmentos de bosque húmedo de tierras bajas, zona norte de Costa Rica. ANDEVA,  $Pr > F$   $\alpha=0.01$ . Tukey  $\alpha=0.05$ . Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes.

Especies	Tipo	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr > F
<b>Clase diamétrica 5 – 9.9 cm</b>							
<i>E. costaricensis</i>	F	N	5.49 $\pm$ 4.06 ab (47)	9.26 $\pm$ 2.73 a (88)	0.23 $\pm$ 0.52 c (1)	2.46 $\pm$ 2.1 bc (12)	– <.0001
<i>G. meinatha</i>	T	N	0.0 $\pm$ 0.0 b	–	0.84 $\pm$ 1.38 b (6)	0.0 $\pm$ 0.0 b 5.31 $\pm$ 1.49 a (38)	<.0001
<b>Clase diamétrica 10 – 19 cm</b>							
<i>A. spruceanum</i>	F	N	0.0 $\pm$ 0.0 b	0.30 $\pm$ 0.29 ab (3)	0.31 $\pm$ 0.44 a (2)	1.30 $\pm$ 0.86 a (6)	– 0.0073
<i>E. costaricensis</i>	F	N	2.42 $\pm$ 2.53 ab (21)	4.49 $\pm$ 3.58 a (41)	0.0 $\pm$ 0.0 b	0.67 $\pm$ 0.64 b (3)	– 0.0052
<i>G. meiantha</i>	T	N	0.11 $\pm$ 0.25 b (1)	–	2.22 $\pm$ 2.77 ab (15)	0.20 $\pm$ 0.45 b (1)	5.50 $\pm$ 3.68 a (42) 0.0020
<i>V. ferruginea</i>	T	N	0.08 $\pm$ 0.19 b (3)	3.20 $\pm$ 2.27 a (12)	2.45 $\pm$ 0.47 a (4)	– –	– 0.0008
<i>C. guianensis</i>	F	N	2.73 $\pm$ 2.54 ab (26)	0.22 $\pm$ 0.30 b (2)	1.62 $\pm$ 1.52 b (9)	5.18 $\pm$ 1.45 a (23)	1.98 $\pm$ 1.28 ab (12) 0.0021
<b>Clase diamétrica 20 – 29 cm</b>							
<i>G. meiantha</i>	T	N	0.34 $\pm$ 0.76 b (3)	–	2.04 $\pm$ 2.50 b (13)	0.69 $\pm$ 0.96 b (3)	6.52 $\pm$ 2.98 a (50) 0.0007
<i>V. ferruginea</i>	T	N	0.0 $\pm$ 0.0 b	2.14 $\pm$ 1.66 a (20)	0.22 $\pm$ 0.48 b (1)	– –	– 0.0021
<i>P. bicolor</i>	T	N	1.39 $\pm$ 1.13 ab (14)	0.22 $\pm$ 0.31 b (2)	3.01 $\pm$ 1.85 a (15)	2.55 $\pm$ 1.16 a (11)	1.57 $\pm$ 1.49 ab (10) 0.0117
<b>Clase diamétrica 30 – 39 cm</b>							
<i>G. meiantha</i>	T	N	0.11 $\pm$ 0.25 b (1)	–	1.84 $\pm$ 1.76 ab (11)	0.40 $\pm$ 0.90 b (2)	4.28 $\pm$ 2.17 a (33) 0.0008
<i>V. ferruginea</i>	T	N	0.11 $\pm$ 0.25 b (1)	2.05 $\pm$ 0.71 a (20)	0.20 $\pm$ 0.46 b (1)	– –	– <.0001
<i>L. affinis</i>	F	N	0.25 $\pm$ 0.35 b (2)	0.76 $\pm$ 0.45 a (5)	–	– –	– 0.0054
<b>Clase diamétrica 40 – 49 cm</b>							
<i>G. meiantha</i>	T	N	0.0 $\pm$ 0.0 b	–	0.71 $\pm$ 1.12 b (5)	0.0 $\pm$ 0.0 b 3.30 $\pm$ 1.34 a (22)	<.0001

F= especies focal; T= especie testigo.

La variable iluminación de copa medida a toda las poblaciones de especies indicó en terminos generales que la mayoría de especies estuvieron expuestas a iluminación parcial vertical e iluminación lateral y este patrón fue semejante tanto para especies testigo como focales. Solamente *D. panamensis* y *R. pittieri* presentaron una proporción relativamente mayor de individuos expuestos a plena iluminación vertical (más iluminación). Ese patrón muestra una presencia mayor de arboles en fase de reconstrucción del bosque (Whitmore,1998), como un efecto de la tala selectiva así como el tiempo pos-aprovechamiento, relativamente tardío de estos bosques

**Cuadro 15.** Mediana y rango del porcentaje de individuos en las categorías de iluminación de copa en cinco bosques de la zona norte de Costa Rica. Pr§: prueba de Kruskal-Wallis (Probabilidad  $\alpha=0.01$ ) de la variación entre sitios de cada categoría.

Especie	IC		Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr §
<i>E. glabrescens</i>	4	Mediana	1	5 *	—	4.5	—	0.0017
		Rango	(1 - 5)	(2 - 10)		(3 - 11)		
<i>L. affinis</i>	3	Mediana	1	5 *	—	—	—	0.004
		Rango	(1 - 1)	(2 - 8)				
<i>E. costaricensis</i>	4	Mediana	9 *	20 *	1 *	4 *	—	0.0004
		Rango	(6 - 26)	(10 - 39)	(1 - 1)	(2 - 6)		
	2	Mediana	0	—	0	1	1	0.0005
		Rango	(0 - 0)		(0 - 0)	(1 - 1)	(1 - 4)	
<i>G. meiantha</i>	3	Mediana	3 *	—	8	2	18 *	0.0033
		Rango	(3 - 3)		(5 - 21)	(1 - 3)	(12 - 42)	
	4	Mediana	2 *	—	1.5	1 *	13 *	0.0017
		Rango	(2 - 2)		(1 - 4)	(1 - 1)	(7 - 31)	
<i>P. filipes</i>	3	Mediana	2 *	2 *	—	1.5	—	0.0004
		Rango	(2 - 8)	(2 - 2)		(1 - 2)		
	4	Mediana	4.5 *	3 *	—	2.5 *	—	0.0027
		Rango	(3 - 7)	(2 - 5)		(2 - 3)		
	2	Mediana	1	1	2 *	—	—	0.0011
		Rango	(1 - 1)	(1 - 3)	(1 - 3)			
<i>V. ferruginea</i>	3	Mediana	1.5	14 *	3	—	—	0.0007
		Rango	(1 - 2)	(6 - 19)	(1 - 5)			
	4	Mediana	1	7 *	2	—	—	0.0009
		Rango	(1 - 1)	(2 - 12)	(1 - 4)			

\* Valores de probabilidad para comparaciones a pares (Prueba de Willcoxon  $\alpha=0.01$ ) de los sitios en cada clase significativa de la prueba Kruskal-Wallis IC=1(emergente); IC=2(plena iluminación vertical); IC=3(parcial iluminación vertical); IC= 4(lateral)

#### 4.2.5. Variación del estado fitosanitario y presencia de lianas en las poblaciones de especies arbóreas.

El estado fitosanitario se definió como una condición de sanidad vegetal y la respuesta de las especies arbóreas a los efectos de perturbación del bosque. La mayoría (92%) de los individuos se encontraron en la categoría 1 (sin daño) y esta situación prevaleció en todos los sitios evaluados (Cuadro 16).

El estado fitosanitario evaluado como la proporción de arboles afectados alcanzó diferencias estadísticamente significativas entre sitios (Cuadro 17). Dos especies focales (*E. costaricensis*,

**Cuadro 16.** Proporción y número de individuos en las diferentes categorías de estado fitosanitario evaluado a 23 especies de árboles en cinco bosques de tierras bajas del Norte de Costa Rica. EF= Estado fitosanitario.

Categoría	Rojomaca		Selva Verde		Paniagua		Ladrillera 1		Ladrillera 3		Totales	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	851	91	487	90	892	93	411	93	556	91	3,197	91.7
2	75	8	45	8	53	6	27	6	42	7	242	6.9
3	5	0.5	7	1.3	11	1.1	3	0.7	8	1.3	34	1
4	2	0.2	3	0.6	5	0.5	2	0.5	3	0.5	15	0.4

Categoría de EF de los árboles= estado fitosanitario: 1=Sin daño; 2=daño leve; 3= daño medio(parcialmente defoliado, algunas ramas muertas y hongos); 4= daño severo.

y *D. panamensis*), presentaron diferencias estadísticas en la categoría 1 del estado fitosanitario. *E. costaricensis* por su parte, alcanzó una mayor proporción de árboles sanos en Paniagua Rojomaca y Ladrillera 1 y fueron diferentes de Selva Verde con menor porcentaje de individuos sanos (Tukey  $\alpha=0.05$ ). De otro lado, *Dipteryx panamensis*-heliófita durable, alcanzó valores altos en la proporción de árboles sanos (EF1) en Paniagua, Rojomaca, Ladrillera1 y Selva Verde y presentaron diferencias estadísticamente significativas con Ladrillera 3, donde esta especie alcanzó una menor proporción de individuos sanos (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 17).

**Cuadro 17.** Promedio de la proporción/sitio  $\pm$  desviación estandar y N entre parentesis de los individuos por fragmento en las categorías de la variable estado fitosanitario en una población de árboles de la zona norte de Costa Rica. Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes. (Tukey  $\alpha=0.05$ ). ANDEVA, Pr>F  $\alpha=0.05$ .

Especies	EF	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr > F
<i>E. costaricensis</i>	1 N	0.85 $\pm$ 0.13 a (61)	0.82 $\pm$ 0.18 a (99)	0.20 $\pm$ 0.45 b (1)	0.80 $\pm$ 0.45 a (16)	--	0.0145
<i>D. panamensis</i>	1 N	0.98 $\pm$ 0.06 a (21)	0.98 $\pm$ 0.06 a (26)	0.73 $\pm$ 0.43 a (16)	0.93 $\pm$ 0.15 a (12)	0.20 $\pm$ 0.45 b (1)	0.0012

EF= estado fitosanitario: 1=Sin daño.

El siguiente caso de análisis para el efecto de la fragmentación sobre la población de especies arbóreas corresponde a la presencia de lianas en la copa de los árboles. Las lianas son una comunidad de trepadoras que aprovechan los árboles como hospederos para apoyarse y llevar sus hojas hasta el dosel del bosque, en algunos casos son consideradas como indicadoras de perturbación, principalmente en los bordes de fragmentos (Benítez-Malvido, 1998) y en otros como una forma de vida común en bosques primarios y con presencia variable en bosques talados selectivamente (Clark, 1994).

Las lianas influyen en la luz que reciben las copas de los árboles, la cual determina el crecimiento y desarrollo de los mismos (Clark, 1994; Clark & Clark, 1992; Finegan *et al*, 1999). En este estudio, la presencia o ausencia de lianas fue considerada, como un indicador del

estado y perturbación del ambiente donde se encuentra el árbol y su relación con las características del fragmento según los criterios planteados en los estudios del Proyecto de "Dinámica Biológica" de los bosques fragmentados en Brasil (BDFFP, por sus siglas en inglés).

El patrón general observado indica que la categoría 1 (sin lianas en la copa), fue común entre los cinco fragmentos estudiados abarcando el 61% de toda la población de árboles muestreados. Se encontró el 22 % de individuos con presencia de lianas en el fuste (lianas 2) (Cuadro 18). Paniagua presentó mas individuos en la categoría 1 y 2 de lianas en la copa que Selva Verde, Ladrillera 1 y Ladrillera 3. Así mismo, todas las especies presentaron una baja proporción de individuos dominados por lianas (categorías 4 y 5) en los diferentes sitios (Cuadro 18). En general, la población de árboles estuvo caracterizado por la poca presencia de lianas en sus copas.

**Cuadro 18.** Proporción y número de individuos en las diferentes categorías de ocupación de lianas en las 23 especies seleccionadas y muestreadas en cinco bosques de tierras bajas del Norte de Costa Rica.

Categoría	Rojomaca		Selva Verde		Paniagua		Ladrillera 1		Ladrillera 3		Totales	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	526	56	332	61	580	60	227	51	469	77	2,134	61
2	222	24	114	21	242	25	108	24	64	11	750	22
3	168	18	84	15	123	13	90	20	67	11	532	15
4	17	2	12	2	16	2	17	4	8	1.3	70	2
5	0	0	0	0	0	0	1	0.2	1	0.2	2	0.1

Categoría de lianas en los arboles: 1=sin lianas; L2=lianas que no alcanzan la copa del árbol; L3=alcanzan la copa y empiezan a competir por luz; L4=lianas dominando la copa del árbol huésped.

El análisis de diferencias entre sitios a nivel de cada una de las especies mostró a *Carapa guianensis* (focal) en Paniagua con una proporción mayor de arboles sin lianas y aunque no presentó diferencias estadísticas con Selva Verde, Ladrillera 1 y Ladrillera 3 (Tukey  $\alpha=0.05$ ), si alcanzó diferencias estadísticamente significativas con Rojomaca que contó con una proporción menor de arboles sin lianas (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Cuadro 19).

La especie testigo *Pourouma bicolor* (Cuadro 19), presentó diferencias entre sitios en la categoría 2 (lianas que no alcanzan la copa). En Ladrillera 1 alcanzó un mayor porcentaje el cual fue estadísticamente diferente de Ladrillera 3, con un menor porcentaje (Tukey  $\alpha=0.05$ ). Este resultado puede estar relacionado con el bajo tamaño de *P bicolor*, una especie de subdosel y por tanto las lianas llegarán mas rápido a sus copas para aprovechar la luz.

En Ladrillera 3, la proporción de árboles con lianas en las especies generalistas fue menor que en Rojomaca (Cuadro 19). Se esperaba que Ladrillera 3 al ser un bosque pequeño presentará

mayor incidencia de lianas (Saunders *et al*, 1991) sin embargo, los resultados no mostraron esta hecho. Un estudio sobre efectos de borde realizado en los mismos bosques de este estudio no encontró diferencias en la abundancia de lianas entre parcelas de borde e interior a 300 m del borde (Forero, 2001). Probablemente la menor incidencia de lianas en Ladrillera 3 es producto de un conjunto de factores ambientales, biogeográficos (Gentry, 1990) y de perturbación los cuales han impedido la proliferación de lianas en este bosque. Aún así, *G. meiantha* alcanzó una mayor incidencia de lianas compitiendo por luz talvez por su respuesta particular a la perturbación del bosque ya que esta especie fue mas abundante en este bosque debido a factores edáficos como se expuso anteriormente.

**Cuadro 19.** Proporción de individuos las poblaciones de especies arbóreas en las diferentes categorías de lianas en la copa en una zona de bosque humedo tropical, Costa Rica. ( A )Especies focales individuales, ( B )Especie testigo, ( C )Agrupadas según tipo focal, testigo y gremios. Letras distintas entre fragmentos son estadísticamente diferentes. Anova Pr >F  $\alpha=0.05$ . Prueba de comparación múltiple Tukey=0.05.

A.								
Especies	Lianas*		Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr > F
<i>C. guianensis</i>	1	N	0.74±0.09 a (65)	0.33±0.33 b (7)	0.77±0.21 a (24)	0.75±0.10 a (45)	0.94±0.12 a (66)	0.0015
<i>E. costaricensis</i>	2	N	0.37±0.25 a (32)	0.30±0.14 ab (37)	—	0.24±0.25 ab (6)	—	0.0285
B.								
Especies	Lianas*	N	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr > F
<i>P. bicolor</i>	2	N	0.19±0.11 ab (21)	0.25±0.08 ab (15)	0.27±0.16 ab (22)	0.34±0.06 a (16)	0.13±0.04 b (13)	0.0387
C.								
Especies	Lianas*	N	Paniagua	Rojomaca	Selva Verde	Ladrillera 1	Ladrillera 3	Pr > F
Focales	1	N	0.49±0.19 b (179)	0.39±0.06 b (163)	0.55±0.10 ab (106)	0.47±0.07 b (131)	0.80±0.15 a (90)	0.0009
	2	N	0.29±0.13 a (117)	0.27±0.05 a (112)	0.21±0.08 ab (35)	0.22±0.04 a (64)	0.07±0.07 b (10)	0.0022
	3	N	0.21±0.09 ab (78)	0.31±0.05 a (131)	0.20±0.11 ab (51)	0.26±0.06 ab (72)	0.11±0.10 b (15)	0.0193
Generalistas	1	N	0.49±0.21 b (166)	0.37±0.06 b (143)	0.46±0.11 b (78)	0.45±0.08 b (111)	0.86±0.13 a (73)	0.0002
	2	N	0.28±0.15 a (111)	0.27±0.05 a (104)	0.20±0.08 ab (33)	0.21±0.05 ab (55)	0.07±0.07 b (7)	0.0044
	3	N	0.20±0.09 ab (70)	0.31±0.05 a (120)	0.28±0.14 a (49)	0.29±0.09 a (68)	0.07±0.06 b (7)	0.0018
	4	N	0.02±0.02 ab (9)	0.04±0.02 a (15)	0.06±0.04 a (9)	0.05±0.01 a (13)	0.00±0.0 b	0.0013

\* L1=sin lianas; L2=lianas que no alcanzan la copa del árbol; L3=alcanzan la copa y empiezan a competir por luz; L4=lianas dominando la copa del árbol huésped

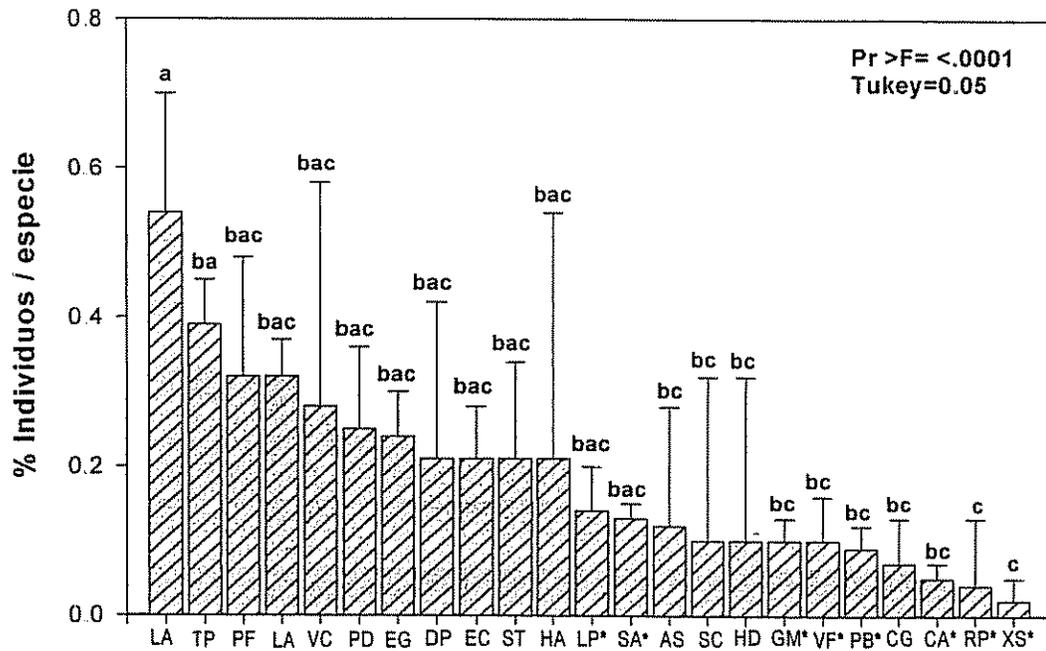
La tendencia observada con respecto a la mayor incidencia de lianas en fragmentos como Rojomaca, Selva Verde y Ladrillera 1 puede ser efecto del disturbio debido al aprovechamiento silvicultural, el cual con el paso de los años logró mantener en desarrollo la comunidad de lianas en los bosques después de la tala. Además las lianas que permanecieron en las copas después del aprovechamiento pudieron incrementar el riesgo de los árboles a ser nuevamente colonizados por mas lianas (Nielsen, 2001).

Con la categoría 3 (lianas en la copa compitiendo por luz), y 4 (lianas dominando la copa del árbol), se evaluó los efectos desfavorables de las lianas sobre las especies arbóreas estudiadas con respecto a la perturbación (Figura 11). En el caso del estado fitosanitario no se encontraron diferencias estadísticas entre las especies estudiadas, razón por la cual no se presentan los resultados de las pruebas.

El análisis a nivel de las 23 especies seleccionadas en este estudio (focales y testigo), presentó una proporción mayor de arboles con lianas dominando las copas (categoría 4) sobre *Elaeoluma glabrescens* (focal), que fue estadísticamente diferente de otra focal como *Humiriastrum diguense*, con valor menor (Tukey  $\alpha=0.05$ ). Un comportamiento relacionado probablemente con el bajo tamaño alcanzado hasta su madurez (especie de subdosel), que unido su lento crecimiento ha facilitado la proliferación de lianas en las copas. La especie focal *Licania affinis*, alcanzó el mayor porcentaje de individuos con lianas en la copa compitiendo por luz (categoría 3) y no fue diferente de otras 12 especies focales aunque si lo fue de otras especies estudiadas, agrupadas como testigos (Tukey  $\alpha=0.05$ ) (Figura 11).

Las diferencias entre especies indicaron una mayor incidencia de lianas sobre especies consideradas generalistas o dependientes de hábitat de bosque de interior que aquellas dependientes de hábitats mas iluminados ó perturbados como las heliofitas durables las cuales se establecen en muchos casos, después del aprovechamiento forestal (Clark y Clark, 1992). Dadas estas diferencias se puede mencionar que existe un cierto patrón de las especies estudiadas en la presencia de lianas sobre la copa. Ese comportamiento indicó que existe mas efecto de lianas sobre las especies focales (generalista y heliófitas durables seleccionadas) y que son demandantes de hábitat de bosques y menos sobre especies testigo (heliofitas durables) típicas de sitios perturbados, según la predicción. Este hecho puede estar determinado también por la historia de perturbación del fragmento (niveles bajos de corta) ó condiciones biogeográficas de distribución que influye sobre el comportamiento de lianas en los bosques Mesoamericanos.

A) Lianas en la copa compitiendo por luz.



B) Lianas dominando la copa del árbol huésped

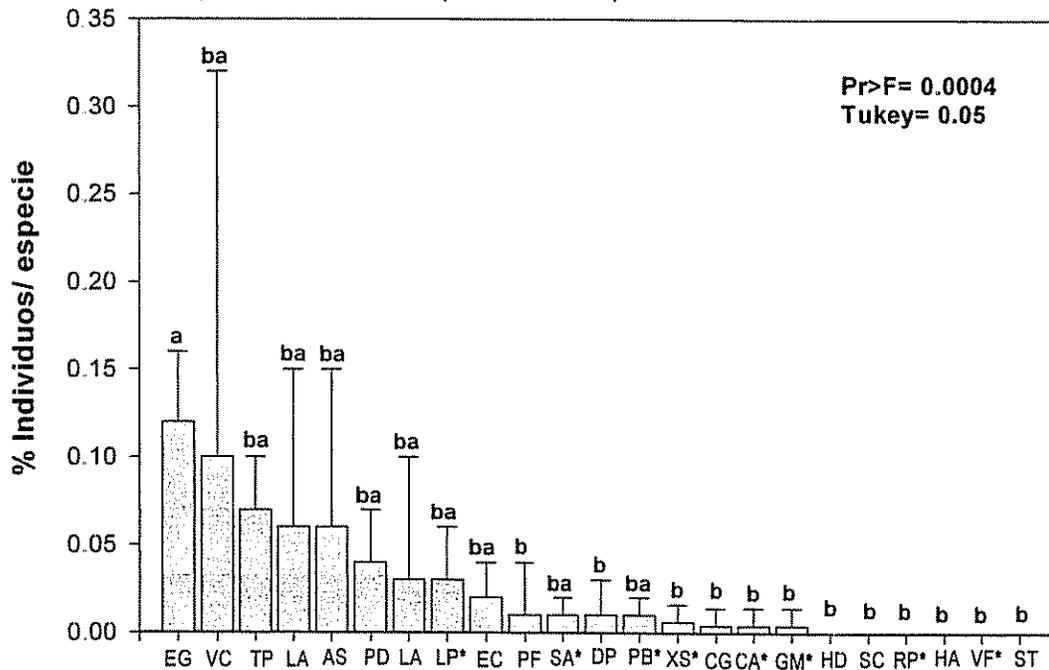


Figura 11. Promedio (desviación estándar) de la proporción de arboles por especie con lianas en la Categoría 3 (A) y Categoría 4 (B) en un bosque de tierras bajas, Costa Rica. Letras diferentes son estadísticamente diferentes Anova  $Pr > F = \alpha = 0.05$ . Prueba de comparación múltiple, Tukey  $\alpha = 0.05$ . Especies testigo (\*). Iniciales de especies: EG: *E. glabrescens*; VC: *V. cooperi*; TP: *T. panamensis*; LA: *L. affinis*; AS: *A. spruceanum*; PD: *P. durlandii*; LE: *L. ampla*; LP: *L. procerca*; EC: *E. costaricensis*; PF: *P. filipes*; SA: *S. amara*; DP: *D. panamensis*; PB: *P. bicolor*; XS: *X. sericophyla*; CG: *C. guianensis*; CA: *C. arborea*; GM: *G. meiantha*; HD: *H. diguense*; SC: *S. costaricensis*; RP: *R. pittieri*; HA: *H. alchomeoides*; VF: *V. ferruginea*; ST: *S. trichogyna*

#### 4.3. Relación entre variables a nivel de la población de especies arbóreas y la estructura de los fragmentos.

En la Figura 12 y 13 se muestran solo las correlaciones significativas entre los parámetros estructurales de los parches estudiados y las variables de respuesta de las poblaciones de especies (abundancia/clase diámetrica, estado fitosanitario y lianas), agrupadas según categoría focal, gremios. Las relaciones entre los parámetros estructurales de los parches y las especies individuales no presentaron coeficientes de correlación significativos.

La descripción e interpretación de los resultados estuvo sujeta a las limitaciones presentadas por el tamaño de las áreas muestreadas en Paniagua y Ladrillera 1, con respecto al área real del bosque analizado (cómo se mencionó en el acápite 4.1.3). Estos bosques estuvieron conectados a una masa boscosa de mayor extensión, según la interpretación en pantalla de la imagen de satélite. Por lo anterior, los parámetros estructurales al nivel de paisaje de estos dos bosques correspondieron al área mas grande y los valores obtenidos en las parcelas muestreadas podrían no ser representativos de las condiciones generales del bosque; lo cual puede reflejarse en las correlaciones obtenidas entre la abundancia de especies focales y los parámetros de paisaje, como se describe a continuación.

En las especies focales se observaron relaciones estrechas entre el número de individuos en la clase diámetrica 70 - 79 cm DAP con el perímetro, forma, extensión de hábitat interior a 100 y 300 m del borde y el índice de similaridad desde 100 m hasta 10.000 metros de distancia del borde del parche hacia la matriz (Figura 12). La correlación fue negativa y significativa con un patrón muy similar para todos los parámetros del paisaje no obstante, se notó poca concordancia entre el resultado y lo esperado. Por ejemplo, la mayor abundancia de individuos (entre 70-79 cm DAP), estuvo relacionada con áreas de hábitat de interior pequeñas a 100 y 300 m. lo cual resultó ambiguo, considerando que el supuesto en relación a las especies focales se fundamentó en que estas son dependientes de bosque y tienen a elevar sus poblaciones cuando los fragmentos cuentan con hábitats menos disturbados y poco efecto de borde; porque ellas no consiguen recursos y procesos vitales en estos ambientes.

Por otro lado, Paniagua fue el bosque mas grande en área y alcanzó baja abundancia de especies focales en la clase 70-79 cm DAP según lo esperado; probablemente por la poca representatividad del área muestreada en comparación con el área total del bosque como se explicó antes. Así mismo, en Ladrillera3 con menos área, la abundancia de especies focales (70-79 cm DAP), fue relativamente mayor y muy semejante a la encontrada en Rojomaca.

A.

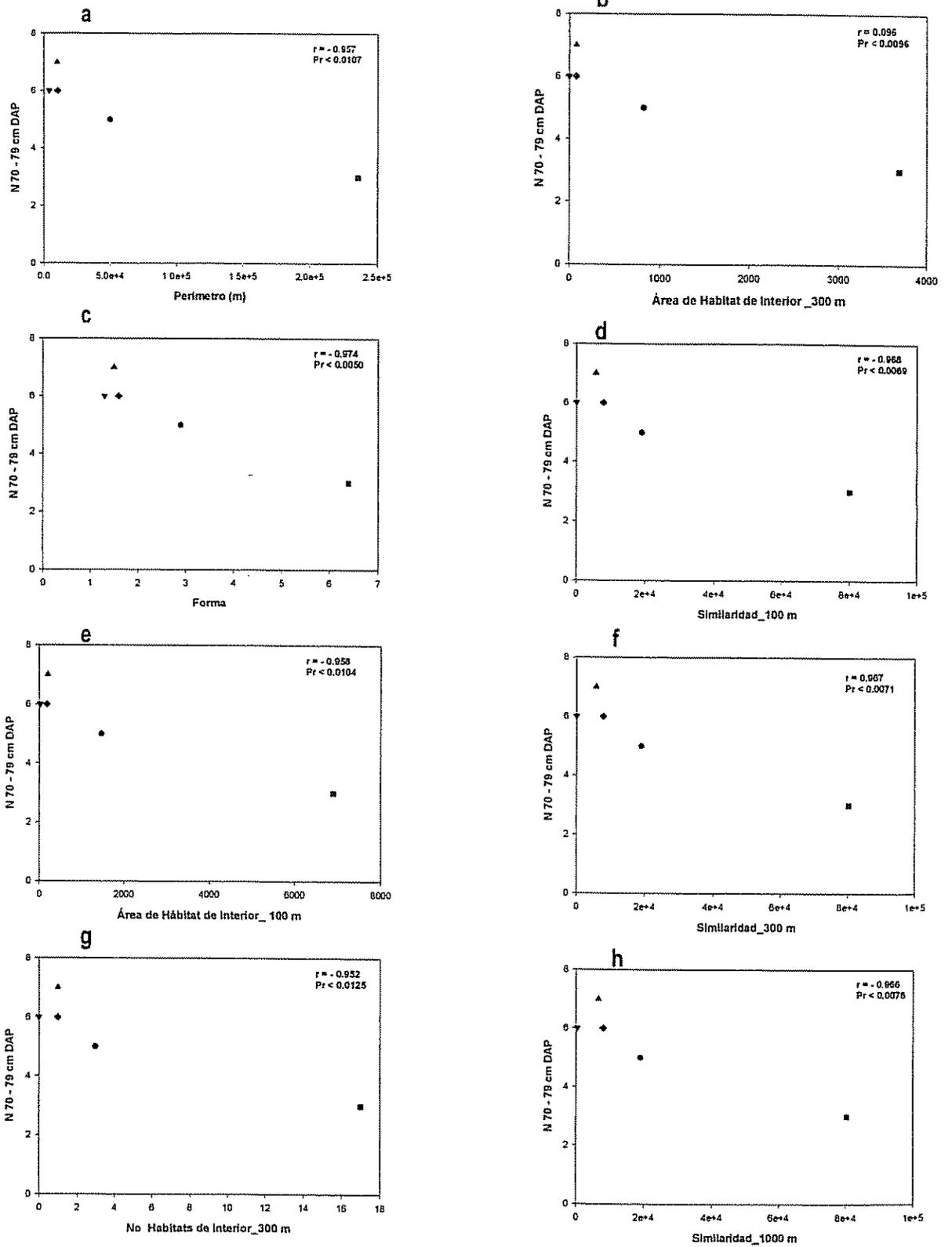


Figura 12. Coeficientes de correlación entre diferentes índices a nivel de parche y variables de respuesta de la población de especies agrupadas como focales (A) en los fragmentos de estudio ( $\alpha = 0.001$ ). Símbolos: ● Ladrillera 1; ▼ Ladrillera 3; ■ Paniagua; ◆ Rojomaca; ▲ Selva Verde. Similitud según se define en Anexo 1.

B.

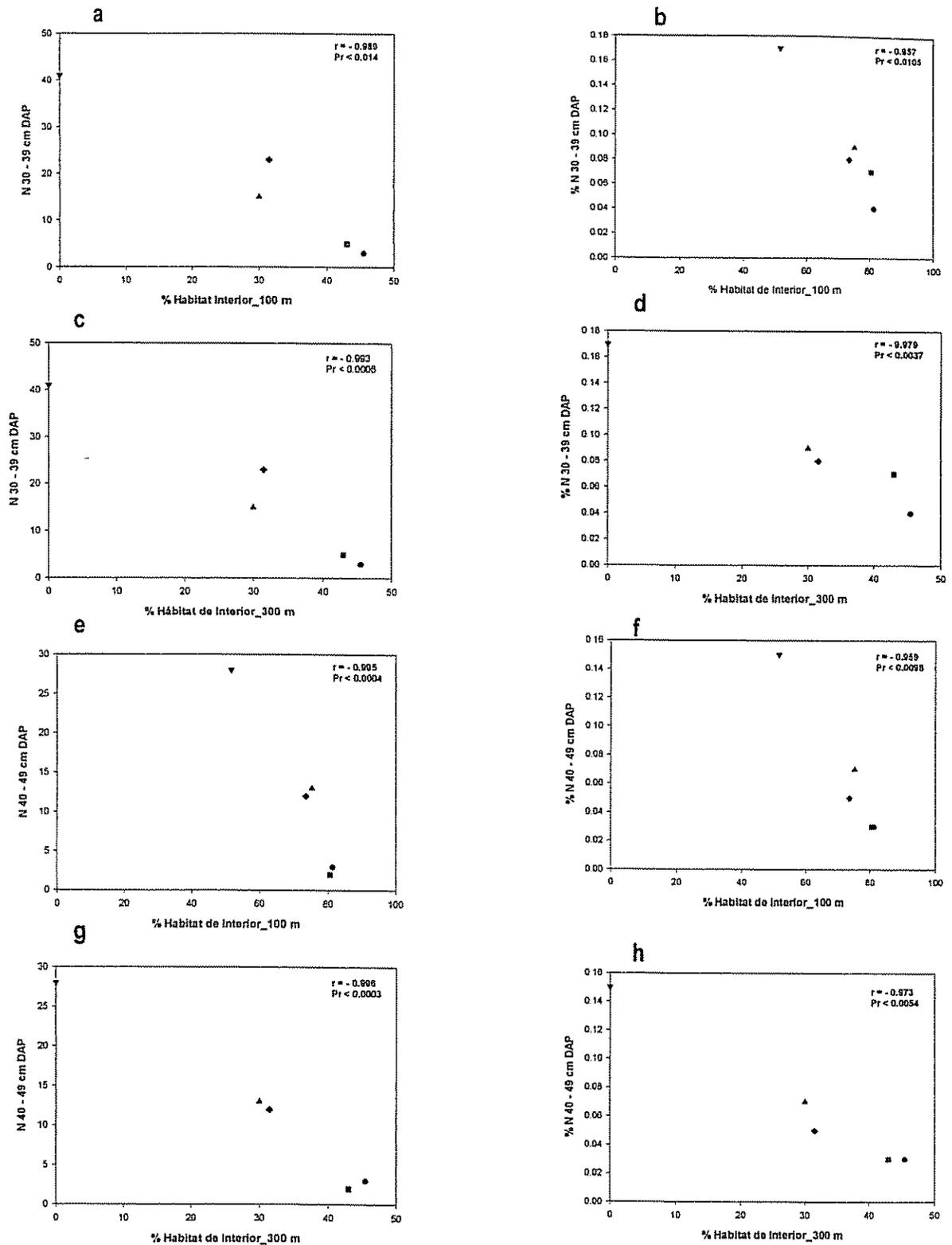


Figura 13. Coeficientes de correlación significativas entre diferentes índices a nivel de parche y variables de respuesta de la población de especies de la categoría testigo en cinco fragmentos de la zona norte de Costa Rica ( $\alpha = 0.001$ ). Símbolos:

• Ladrillera 1; ▼ Ladrillera 3; ■ Paniagua; ♦ Rojomaca; ▲ Selva Verde.

Esa respuesta también contraria a lo esperado puede explicarse por la abundancia comparativamente mayor de *Vitex cooperi*, una especie que se favorece con el tipo de suelo de este fragmento.

El número y proporción de individuos de las especies testigo entre 30 y 49 cm DAP y su relación con la proporción del área de interior de los fragmentos a 100 y 300 m del borde fue negativa ( $Pr < 0.01$ ) en todos los casos (Figura 13). Por ejemplo, en la clase 30-39 cm DAP, la variable número de individuos, presentó una correlación significativa y negativa con la proporción de hábitat de interior con borde 300 metros ( $r = -0.99$ ;  $Pr < 0.0006$  y  $r = -0.97$ ;  $Pr < 0.0037$ .) (Figura 13).

En general los resultados mostraron una mayor abundancia de especies testigo en el fragmento con cero proporción de hábitat de interior y conforme este fue aumentando, su abundancia disminuyó (Figura 13). Considerando que las especies testigo correspondieron principalmente a las heliofitas durables, es de esperar una mayor proporción de ellas en fragmentos con menor hábitat de interior; porque los niveles de luz pueden extenderse hasta los 100 metros al interior del fragmento (Kapos *et al*, 1997). No obstante, la abundancia de una especie también puede estar condicionada por otras características del fragmento como el tipo de suelo, la perturbación en años anteriores y la historia natural de la especie (Hartshorn *et al*, 1994; Laurance, 1997, Hubbel y Foster, 1986).

Los resultados en la Figura 13, aparentemente pueden ser congruentes según lo esperado; sin embargo al reconocer que el área muestreada de Ladrillera 1 y Paniagua puede no ser representativas de todo el bosque porque la relación áreas muestreada vs tamaño del parche de bosque fue grande por el tamaño de los parches de bosque como se mencionó antes por tanto las correlaciones encontradas pueden ser inconsistentes ya que las abundancias en las clases diamétricas 30-49 cm DAP, llegarían a estar por encima de las obtenidas, lo cual influiría en el resultado. Además en Ladrillera 3 donde los suelos fueron relativamente mas fértiles, *G. meintha* alcanzó mayor abundancia, lo cual aumento el número de individuos de especies testigo en este sitio.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Estimación, descripción y características del paisaje bajo estudio.

#### 5.1.1. Limitaciones en la interpretación y estimación de las medidas e índices del paisaje.

El análisis del patrón espacial del paisaje a partir del programa Fragstats (Versión 3.3) y la interpretación de las imágenes de satélite con ayuda del SIG Arc View, permitió obtener una aproximación puntual de la fragmentación del paisaje de la zona norte de Costa Rica. En este tipo de análisis, la escala de la imagen juega un papel importante en la interpretación de los diferentes clases de parches y consecuentemente en la precisión de los datos generados a partir de la clasificación de parches.

Las imágenes de satélite tipo Landsat TM, se han utilizado ampliamente para el análisis de la cobertura vegetal y los tipos de bosque (Stoke *et al*, 1998; Kramer, 1997; Dale *et al*, 1994; Nepstad *et al*, 1996). Lachowski (1990), citado por Samways *et al* (1997), recomienda este tipo de imagen para el estudio y mapeo de los tipos de uso antropogénico y cobertura vegetal con apoyo de datos de campo a nivel regional (Correo Do Carmo, 2001) ó la fointerpretación, cuando se estudian áreas pequeñas (ejem. bosques riparios). El uso de imágenes de satélite presentó ventajas en términos menos tiempo y mas área analizada, aunque en la determinación de patrones estructurales y calculo de parámetros a escala de paisaje, tiene ciertas limitantes vinculadas con la resolución espacial (McGarigal *et al*, 2002).

Una limitación en la interpretación de los parámetros generados con el programa Fragstats 3.3, es la escala ó unidad mínima de visualización de los objetos dentro del paisaje, la cual condiciona el detalle para la identificación de los parches y puede influir en los resultados de la composición y estructura del paisaje (McGarigal *et al*, 1998). La escala involucra dos conceptos espaciales: la extensión del área estudiada y el tamaño de las unidades individuales de observación (píxel) (Chinea, 2002). La escala y el tamaño del píxel definen el limite superior e inferior de resolución la imagen; porque dificultan la diferenciación de los objetos a una escala menor de la unidad de visualización ó más allá de la extensión del paisaje (McGarigal *et al*, 1998). Así, al clasificar los parches sobre la imagen de satélite, se presentaron dificultades en la diferenciación de etapas sucesionales (bosques secundarios), y áreas de agricultura mixta. También, en muchos casos al escala no permitió diferenciar claramente la densidad del dosel para la tipificación de los parches pequeños de bosque, corredores y bosques riparios.

La definición de un borde de 5 km al rededor del paisaje permitió precisar las medidas e índices basados en el contraste y la distancia al vecindario mas cercano porque Fragstats calcula las métricas incluyendo aquellos parches ubicados hasta la frontera del paisaje (McGarigal *et al*, 2000). Al no definirse un borde para el paisaje, este actuará como un sistema relativamente "cerrado", y se estaría desconociendo que los organismos y procesos ecológicos en la realidad presentan movimientos y flujos con los hábitats por fuera del limite del paisaje y así las métricas obtenidas serán poco precisas. Por otra parte, las medidas basadas en la distancia al vecindario emplean un radio de análisis en torno al parche focal que debe elegirse justamente con base en las especies bajo estudio; porque estas pueden franquear el limite del paisaje hacia los hábitats cercanos o colindantes con los parches de la frontera generándose también métricas poco ajustadas a la realidad.

#### 5.1.2. Comparación del patrón y composición del paisaje en la zona norte (Costa Rica), con otros paisajes de Mesoamérica.

Las medidas e índices del patrón estructural y composición del paisaje de estudio fueron comparadas con los datos obtenidos en los trabajos de Kramer (1997) y Correa Do Carmo (2000). Estos estudios fueron realizados en Mesoamérica y por tanto permiten alguna comparación con el presente trabajo (Cuadro 12). Kramer (1997), desarrolló su investigación en un paisaje de bosque seco tropical de bajura, ubicado en el Parque Nacional Santa Rosa y Guanacaste (Costa Rica). Las fuentes de datos provenían de imágenes Landsat MSS de 1979 (ambiente fragmentado) y Landsat TM de 1985 (ambiente recuperado). El trabajo de Correa Do Carmo (2000) se realizó en un paisaje de bosque montano y premontano en un área protegida de Nicaragua (Área demostrativa Mirafior-Moropotente-ADMM) y los datos utilizados provenían de fotografías aéreas (escala 1:20000). Debido a las diferencias en la resolución espacial de las fuentes de datos, el tipo de ambiente y la extensión del paisaje del estudio de Kramer (1997), fueron utilizados los datos obtenidos en el bosque siempre verde, porque provenían de una imagen de satélite Landsat TM (píxel de 30x30) (similar a la utilizada en este trabajo).

Considerando las diferencias expuestas anteriormente y al contrastar los valores del Cuadro 20, se observó un número menor de parches en el paisaje con mayor área (ADMM) y mas parches en el paisaje con menor área en Santa Rosa (Cuadro 20). Debido probablemente al método de clasificación utilizado en Santa Rosa que se basó en una clasificación del tipo supervisada, (Kramer, 1997) y utilizando el programa ERDAS Imagine 8.2 el cual crea grupos de píxeles semejantes de acuerdo al brillo, contraste y color. Mientras en el ADMM y zona norte la clasificación de las fotos aéreas e imagen de satélite respectivamente se realizó en pantalla con

el SIG ArcView. Otro aspecto importante, fue el tipo de ambiente (periodo seco) de las imágenes analizadas de Santa Rosa, que facilitó la diferenciación de la vegetación.

**Cuadro 20.** Comparación de índices descriptivos de paisaje obtenidos con Fragstats ArInfo y Fragstats 3.3 en tres diferentes paisajes: Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica; Zona Norte, Costa Rica; Área demostrativa Miraflores-Moropotente (ADMM), Nicaragua. Los datos provienen de imágenes de Satélite Landsat TM (1979, 1985, 2000) y fotografías aéreas del ADMM.

INDICE	San Rosa 1979 (fragmentado) <sup>1</sup>	Santa Rosa 1985 (recuperado) <sup>1</sup>	ADMM <sup>2</sup>	Zona Norte, CR. 2000 <sup>3</sup>
Área total (paisaje) (hectáreas)	7,745.7 *	7,878.78 *	27,838.65 *	142,589 *
No. de parches en todo el paisaje.	1155	1089	860	421
No. de parches de bosque	248 **	159 **	126	61 ***
Densidad parches de bosque (No./100 ha)	3.2	2.02	1.04 <sup>c</sup>	0.04 ***
Área promedio parches de bosque (ha)	9.28	24.81	95.95 <sup>c</sup>	872.7
SD del área de bosques	48.4	208.4	446.1 <sup>c</sup>	2623.7
CV del área	518.9	839.95	464.96 <sup>c</sup>	300.6
Índice de forma promedio parches bosque	1.58	2.11	1.97 <sup>c</sup>	2.11
Distancia Prom. al vecindario prox. (m)	94	61.7	67.26	509.1
Índice de dispersión y yuxtaposición	86.84 <sup>b</sup>	82.94	NC	49 <sup>a</sup>
Diversidad de Shannon <sup>b</sup>	1.34	1.16	2.23	1.63
Equidad de Shannon <sup>b</sup>	0.97	0.84	0.82	0.68
Diversidad de Simpson <sup>b</sup>	0.73	0.64	0.87	0.74
Equidad de Simpson <sup>b</sup>	0.97	0.86	0.93	0.82

\* Área total para todas las diferentes clases de parche en el paisaje; \*\* datos para bosques siempre verdes; \*\*\* datos para bosque denso intervenido (mayor cobertura en la categoría bosques); NC, no calculado; <sup>a</sup> datos para la categoría bosque denso intervenido <sup>b</sup> datos para todo el paisaje <sup>c</sup> Datos para 4 tipos de bosque (Fuentes: 1. Kramer, 1997; 2. Correa Carmo, A. 2001; 3- datos de este estudio).

La complejidad de los parches en la zona norte es comparable con los datos obtenidos en el ADMM y semejantes al paisaje recuperado de Santa Rosa (Cuadro 20). La distancia promedio al vecindario próximo del mismo tipo fue mayor en el paisaje de la zona norte mientras que en el ADMM fue muy semejante al paisaje recuperado de Santa Rosa. Es decir, en la zona norte de Costa Rica los parches están más distantes y se agrupan en diferentes ambientes del paisaje creando un mosaico de hábitats en diferentes estados de perturbación; pero no se encuentran entremezclados equitativamente según el valor del índice de dispersión y yuxtaposición que fue más bajo en comparación con Santa Rosa (Cuadro 20).

El índice de diversidad de Shannon (H') en el ADMM (Cuadro 20), estuvo por encima del obtenido en la zona norte y que fue mayor al índice alcanzado en Santa Rosa (paisaje fragmentado y recuperado), por el efecto que produjo el número de clases de parche

identificados en los tres paisajes. El índice de Simpson reflejó la equidad en la distribución de las clases de parche en el paisaje y la distribución equitativa entre los parches de bosque y no bosque del ADMM, seguido por la zona norte que se equiparó al obtenido en el paisaje fragmentado de Santa Rosa (Cuadro 20). La reducción de los índices de diversidad en Santa Rosa fue explicado por Kramer (1997) como una consecuencia de la reducción de las áreas en potrero y el incremento de las áreas boscosas. Una explicación contradictoria, porque al ganar área en bosques se estaría aumentando la diversidad en el paisaje.

Y finalmente los índices de equidad y equidad modificada de Simpson presentaron valores mas bajos en la zona norte que Santa Rosa y el ADMM y confirmó la distribución poco equitativa de los parches en relación al área total del paisaje en la zona norte y la tendencia de un tipo de parche a dominar en el paisaje como lo fueron los bosques denso intervenidos, al considerar la proporción en área dentro del paisaje.

### 5.1.3. Características de la composición, estructura y conectividad del paisaje estudiado.

Aún con las limitaciones presentadas por la resolución para interpretar la imagen de satélite el paisaje de la zona norte puede definirse como dominado por parches de bosque (56.4%) y potreros con árboles remanentes (30.4%), además de un porcentaje en parches con cultivos comerciales (5.6%), plantaciones forestales y potreros (sin árboles). Este patrón según la descripción del modelo teórico de McIntyre y Hobbs (1999), puede definirse como entremezclado ("variegado", según la terminología de estos autores) el cual propone un porcentaje (60-90%) de cobertura boscosa que fue aproximado al obtenido en este estudio (McIntyre y Hobbs, 1999). Sin embargo, la descripción de su paisaje "variegado" se ajusta al patrón presentado por el paisaje de la zona norte y que puede ser característico de los paisajes tropicales (Nepstad *et al*, 1996).

Según McIntyre y Hobbs (1999), un paisaje variegado puede presentar una alta conectividad entre los remanentes del bosque, aunque para especies sensibles a la modificación del hábitat natural; esa conectividad podría no existir, porque los diferentes gradientes de uso crean límites y contrastes abruptos en el paisaje (McIntyre y Hobbs, 1999), impidiendo el movimiento de estos organismos.

Para estimar la influencia que ejerció la matriz en la conectividad de las poblaciones de especies arbóreas focales dentro de los fragmentos del presente estudio, se establecieron distancias de 100, 300, 1.000 y 10.000 km desde el borde de los parches hacia la matriz. Distancias que fueron definidas con base en referencias sobre movimiento de polen en algunos

árboles neotrópicales como *Pithecellobium elegans*; con distancias de hasta 350 m (Chase *et al*, 1996) y 280 m en *Cordia alliodora* (Boshier *et al*, 1995; citado por Murcia, 2002). Así mismo, se utilizaron los datos obtenidos en la isla de Barro Colorado para tres especies de árboles que presentaron movimiento de polen hasta 300 m (Stacy *et al*, 1996) y en siete especies de higuerones que alcanzaron distancias hasta los 14 km (Nason *et al*, 1998).

Con base en los estudios anteriores y considerando los valores del índice de proximidad y distancia euclidiana al vecindario de los bosques secundarios y denso intervenidos en la zona norte, es posible inferir que estos pueden estar conectados para aquellas especies que son relativamente hábiles para cruzar el mosaico de hábitats y que presentan rangos de acción proporcionales al área requerida; como por ejemplo, las aves de subdosel (Dale *et al*, 1994), ó insectos polinizadores que se mueven hasta distancias de 10 km (Nason *et al*, 1998).

La conectividad de los bosques denso y denso intervenido estuvo favorecida por el grado de agregación aunque en el caso de los bosques densos que fueron mas distantes, la agregación y el bajo índice de contraste permitirían mantener una mejor conectividad con parches de otro tipo como los bosques denso intervenidos de su vecindario próximo. En ese caso la matriz que rodea Selva Verde (bosque denso), pueden estar impidiendo el flujo de polen desde un hábitat "fuente" como los bosques de La Selva lo cual puede aislar los bosques de Selva Verde. En otro caso, el bajo contraste entre los bosques denso intervenidos (hábitats "sumideros") que rodean La Selva, pueden estar facilitando el flujo de organismos desde los bosques de La Selva hacia otros hábitats "sumideros" del paisaje (Pulliam *et al*, 1991).

Es probable que el mosaico de hábitats heterogéneos presentado por el paisaje de la zona norte de Costa Rica haya creado un ambiente relativamente favorable para las interacciones y procesos entre los hábitats boscosos y haya influido en una mejor conectividad de las especies arbóreas en este paisaje (Chase *et al*, 1996; citado por Dick, 2001). Ese patrón sugiere que dentro del modelo de umbrales propuesto por Fahrig (2002), la proporción del hábitat viable todavía puede mantener el balance entre la mortalidad y reproducción especies, las cuales posiblemente pueden cruzar de manera relativamente fácil la matriz de potreros con árboles ó cultivos comerciales; pero ese equilibrio relativo puede perderse de continuar la fragmentación y la tala sin control en los fragmentos de bosque en la zona de estudio.

## 5.2. Tamaño, estructura y densidad de la población de especies arbóreas bajo estudio.

### 5.2.1. Comprobación de supuestos y uso de covariable.

El análisis de covarianza permitió estimar las diferencias de abundancia a nivel de la abundancia y estructura poblacional de las especies grupadas según categoría focal y testigo entre los cinco fragmentos estudiados. El efecto de la covariable fue significativo solo a nivel de latizal alto en las especies testigo aunque el modelo no fue suficientemente significativo; por tanto el uso de la covariable no permitió detectar si el aprovechamiento forestal influye sobre el tamaño y estado de las poblaciones de especies arbóreas al menos para este estudio.

El anterior supuesto sin embargo, no debería descartarse porque es probable que la covariable medida en este trabajo (número de tocones/parcela), puede comportarse diferente de otras covariables que no fueron evaluadas. Por ejemplo, en una investigación sobre efectos de borde (Forero, 2001), realizada en los mismos fragmentos de este trabajo, las covariables como área de claros, área de trochas y distancia de caminos a la parcela hasta una distancia de 40 m, no permitieron determinar si el efecto de maderero incrementó los efectos de borde, aunque si aumentaron la precisión del análisis estadístico al igual que en el presente trabajo.

El análisis de varianza si permitió estimar las diferencias a nivel de los remanente de bosque en cuanto a la abundancia, densidad y estructura en las especies estudiadas y determinar el patrón de comportamiento individualista de los árboles estudiados y la tendencia de algunas especies como *G. meiantha* (testigo), a dominar en algunos tipos de sustrato. Los patrones de comportamiento de las especies, se puede decir que están asociados a condiciones de suelo, topografía, historia natural y grado de disturbio del bosque. Así, la respuesta a la fragmentación por parte de una especie también esta relacionada a su desempeño con respecto al cambio de estos factores ambientales y edáficos como se observó en el presente estudio.

### 5.2.2. Densidad y abundancia de las especies arbóreas en los bosques bajo estudio.

En general ocho especies arbóreas (53%) del total agrupadas como especies focales presentaron una baja densidad (menos de 1 árbol/ha). La variación se ubicó entre 0.10 y 0.87 árboles/ha. Con respecto a la clasificación de Hubbel y Foster (1986), estas pueden llamarse "raras". Otros autores mencionan que la mayor o menor abundancia por área de una especie es el resultado de la capacidad para que un hábitat pueda satisfacer los requerimientos de ella en términos del sustrato, luz y la distribución geográfica de la misma, creándose una especie de nichos de especialización de la regeneración (Terborgh *et al*, 1996; citado por Asquith, 2002).

Considerando que los mecanismos para explicar la rareza ó dominancia de las especies arbóreas pueden ser tan diversos como los mismos bosques (Asquith, 2002), es posible partir de los supuestos antes mencionados y aplicarlos a los resultados de este estudio, en cuanto a la variación encontradas en las especies arbóreas estudiadas.

La abundancia en términos del número total de individuos fue diferente entre las especies y entre fragmentos. *Tetragastris panamensis*, *Carapa guianensis* y *Eschweilera costaricensis* fueron mas abundantes en el grupo focal, mientras que *Casearia arborea*, *Goethalsia meiantha* y *Laetia procera* lo fueron para el grupo testigo. Al nivel de gremio forestal las heliófitas durables fueron mas abundantes en Paniagua, Rojomaca, Selva Verde y Ladrillera 3 que en Ladrillera 1, donde predominaron las especies generalistas. También Paniagua y Rojomaca presentaron la mayor abundancia de especies focales y testigo en comparación con otros sitios. Estos resultados junto con las variaciones detectadas a través de las pruebas de varianza y covarianza permitieron determinar un patrón de respuesta individualista de las especies con respecto a las variaciones edáficas y topográficas de fragmento.

La abundancia de especies focales como *L. affinis* (Chrysobalanaceae), *P. durlandii*, *P. filipes*, *E. glabrenses* (Sapotaceae) y *T. panamensis* (Burceraceae) estuvo asociada con suelos de baja fertilidad (Ultisoles), además las familias donde se ubican fueron reportadas como adaptadas a este tipo de suelos (Gentry, 1990; Hartshorn *et al*, 1994). Lo anterior explica la ausencia de estas especies en Ladrillera 3 y su abundancia en los cuatro remanentes de bosque sobre suelos Ultisoles (Paniagua, Rojomaca, Selva Verde y Ladrillera 1), como *T. panamensis* que presentó el mayor promedio de este grupo. En los bosques húmedos de la zona norte de Nicaragua, *T. panamensis* estuvo relacionada con suelos en pendientes suaves, bien drenados y de textura franca pedregosa (Pérez, 2000). *Vochysia ferruginea* (testigo) es otra especie que presentó una mayor abundancia en suelos de baja fertilidad como Rojomaca, Selva Verde y Paniagua. Un estudio desarrollado en bosque secundarios de 28 años mostraron la preferencia de *V. ferruginea* por suelos con alta concentración de Mn en terrenos escarpados (Herrera *et al*, 1997).

El patrón de distribución con respecto a la topografía del terreno además del tipo de suelo (pobre) fue evidente en la focal *Eschweilera costaricensis* (Lecythidaceae). La ausencia de Ladrillera 3 y la abundancia obtenida en Paniagua, Rojomaca, Ladrillera 1 y Selva Verde sugieren su preferencia por sitios de topografía ondulada en suelos de baja fertilidad característico de estos fragmentos. La especie focal *Licania affinis*, respondió mejor a suelos Ultisoles pero de topografía ondulada como en Paniagua y Rojomaca donde fue mas abundante

al igual que en La Selva donde se reportó en las zonas escarpadas de los ríos Peje y Sarapiquí (Hartshorn *et al*, 1994).

De otro lado, *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae) fue mas abundante en Ladrillera 3 en suelos de terraza aluvial de relativa mejor fertilidad y topografía plana como se encontró los bosques primarios inundables de La Selva (Hartshorn *et al*, 1994). Gentry y Ortiz (1993) reportaron que las especies de la familia Tiliaceae prefieren suelos fértiles derivados de depósitos aluviales. La predominancia de *G. meiantha* en Ladrillera 3 también puede estar relacionada con la pequeña extensión total y menor área de interior de ese fragmento. En un estudio sobre efectos de borde en los mismos bosques de este estudio, *G. meiantha* fue mas abundante en las parcelas a 30 m del borde y menos en las parcelas de interior (150 m) y ese patrón fue asociado al grado de disturbio del fragmento (Forero, 2001).

Un caso interesante sucedió con Selva Verde el fragmento sin intervención, donde se esperaba que las especies generalistas fueran abundantes por el bajo nivel de perturbación de este bosque pero no lo fueron; incluso las focales *E. glabrescen*, *L. affinis* y *P. filipes* estuvieron ausentes. No obstante, *T. panamensis* fue la especie generalista mas abundante. Se encontró asociada a suelos de colinas, típico de este fragmento lo cual puede explicar su abundancia. Otras especies abundantes en Selva Verde fueron *C. arborea* y *P. bicolor* debido probablemente a la influencia de la matriz de potreros que rodean este fragmento. En general, el supuesto de mayor abundancia de especies generalistas en bosques sin intervención no se cumplió en Selva Verde. En el estudio de Forero (2001), también se reportó una baja diversidad y riqueza de las especies en las parcelas de este fragmento.

En un bosque como Selva Verde, la intensidad de las perturbaciones puede ser menor en una escala temporal y espacial con respecto a un bosque con intervención silvicultural (Clark y Clark, 1992; Whitmore, 1998) y esas perturbaciones relativamente poco frecuentes pueden provocar un descenso de la diversidad de especies, debido a que ellas son mas competitivas - porque pueden regenerar bajo sombra- desplazando luego aquellas dominantes en sitios perturbados (Hartshorn *et al*, 1994).

### 5.2.3. Estructuras de las poblaciones de especies arbóreas.

El análisis de la distribución diamétrica y su variación a nivel de tipos de bosque y especies individuales permitió confirmar el patrón de respuesta individualista de las especies. A nivel de gremio (heliófitas durables, generalistas e intermedias), las diferencias en la abundancia de

individuos en las diferentes clases diamétricas y entre sitios no fueron significativas. Sin embargo, las diferencias reportadas para la agrupación por categoría focal (incluye heliófitas durables y generalistas) y testigo (heliófitas durables principalmente), si lo fueron e indicaron la predominancia de heliófitas durables y focales en algunas clases diamétricas a nivel de los fragmentos.

Los resultados obtenidos con la distribución diamétrica de las especies individuales permitieron confirmar que las características de los fragmentos están influyendo sobre la abundancia de las especies en un nivel general y esta variación puede ser un efecto del sustrato, la historia de perturbación y el estado de recuperación del bosque.

La abundancia para la clase diamétrica 5-9 cm DAP, en la categoría focal fue mayor en Paniagua y Rojomaca como un resultado a la alta presencia de especies como, *C. guianensis*, *E. costaricensis* (Lecythidaceae) y *P. filipes* (Sapotaceae). Estas dos últimas especies han logrado permanecer en los fragmentos porque no tienen valor comercial como madera. Algunas especies de la familia Chrysobalanaceae, Sapotaceae y Lecythidaceae han sido registradas como especies de muy bajo crecimiento en bosques del mismo tipo a pocos kilómetros de los fragmentos de este estudio (Finegan, *et al* 1999). La condición de no comercial y el lento crecimiento hace de estas especies muy susceptibles al declive de la población cuando se aplicaron tratamientos silviculturales, debido a que los procesos de dispersión y reclutamiento se ven limitados (Martini *et al*, 1994, citado por Finegan *et al*, 1999).

El mayor promedio de individuos encontrados en la clase diamétrica 70–79 cm dap a nivel de categoría focal en el fragmento Selva Verde puede ser una respuesta al periodo de tiempo sin tala del bosque. Especies como *D. panamensis* y *T. panamensis* estarían influyendo en una mejor abundancia en esa clase diamétrica y esta relacionada también con la topografía y el tipo de suelo (que caracterizan este fragmento de bosque).

La diferencia significativa entre fragmentos y entre especies en la abundancia dentro de las clases diamétricas (5–9 cm, 30–39 y 40–49 cm dap) permitió reconocer en las especies testigo una mayor tendencia a responder a los efectos del aprovechamiento forestal (Bawa & Seidler, 1998), porque cada fragmento presentó diferentes periodos e intensidades de corta que influyen en las abundancias de especies heliófitas durables principalmente, por la creación de claros en el bosque (Clark & Clark, 1992; Asquith, 2002).

Los bosques de Paniagua y Rojomaca fueron talados hace más de 10 años en una intensidad mayor que Ladrillera 1 (recientemente aprovechada) y ese efecto puede estar expresado en

una mayor abundancia (clase diamétrica 5–39 cm dap), de especies como *C. arborea*, *L. procera*, *P. bicolor* y *V. ferruginea* (en Rojomaca principalmente) todas consideradas típicas ó indicadores de ambientes perturbados (Clark, 1994; Finegan, 1999; Delgado *et al*, 1997), por ser especies que requieren de claros para la regeneración y establecimiento, hasta que dan paso a las especies tolerantes a la sombra en un ambiente sucesional (Clark, 1994).

La variación de las abundancias por clase diamétrica de las especies, respondió a dos patrones: por un lado, algunas especies a nivel de latizal alto (5–9 cm DAP), fueron mas abundantes y a medida que las clases diamétricas fueron mas grandes, las abundancias se redujeron. Estas especies mostraron un patrón de distribución de “J” invertida, típica de poblaciones dicetáneas conformada por especies generalistas (Finegan, 1993). De otro lado, un grupo de especies presentaron un patrón de distribución de sus abundancia relativamente mas uniforme (“aplanada”), semejante a las poblaciones coetáneas conformadas por especies heliófitas durables en bosques secundarios (Finegan, 1993). Sin embargo, en *L. procera*, *S. amara*, *V. ferruginea* ese patrón no se cumplió, probablemente como un efecto del aprovechamiento silvicultural que puede dañar y afectar el desarrollo de latizales reduciendo el número de individuos en esas clases diamétricas ó como una respuesta diferencial a las condiciones de luz, años después del aprovechamiento que unido al crecimiento lento de algunas especies crea diferentes respuestas en el crecimiento de las especies.

### 5.3. Estado fitosanitario y presencia de lianas.

La fragmentación además de aislar las poblaciones de los organismos presentes en el hábitat original también puede provocar cambios en el ambiente del hábitat remanente (Kapos, 1997). Algunos estudios del neotrópico han sugerido que las lianas son mas abundantes en los bordes de los fragmentos (Benitez- Malvido, 1998), porque estas responden a los niveles extremos de luz en las alrededores de la matriz y por tanto, pueden considerarse como indicadores del estado de perturbación del bosque (Laurance, 1997). También, el estado fitosanitario de las especies puede indicar que la fragmentación provoca daños y pérdida del vigor de las especies para responder al ataque de insectos y enfermedades en un tiempo relativamente corto después del aislamiento. Bajo las anteriores premisas se evaluó en el presente estudio las variables en relación a la presencia-ausencia de lianas en la copa y el estado fitosanitario de las especies estudiadas.

Las variables de estado fitosanitario no fueron tan determinantes para estimar el efecto de la fragmentación sobre las poblaciones de especies arbóreas. Los resultados mostraron una alta

proporción de individuos relativamente sanos principalmente en Paniagua y Ladrillera 1; donde los bosques fueron grandes y las parcelas estuvieron mas cercanas a los bordes de potreros. También la presencia de lianas en las copas de los árboles no mostró un patrón relacionado a la perturbación de los fragmentos. La mayor presencia de lianas en especies generalistas como *L. affinis* y *E. glabrescen* principalmente y no sobre heliófitas durables según la predicción, indicó que la incidencia de lianas, no solo respondió a los efectos de la perturbación sino a las características de la historia natural de las mismas especies ó incluso como una consecuencia de la distribución biogeográfica que puede influir en la baja incidencia de lianas. Gentry (1990), sugirió que los bosques de Mesoamérica muestran poca diversidad de lianas con respecto a bosques de la Amazonía y esta condición puede influir en la expresión de lianas en los bosques de la zona norte de Costa Rica.

#### 5.4. Estructura y composición de las poblaciones de especies arbóreas y su relación con los parámetros estructurales de los fragmentos.

Un supuesto básico actual de la ecología del paisaje es determinar si la estructura y composición del paisaje proveen información acerca las características de ese paisaje y de los procesos ecológicos que allí ocurren (Tabarelli *et al*, 1999; Metzger, 2000; Tischendorf, 2001). Para estimar estas relaciones es necesario por tanto estimar los parámetros del paisaje y las variables de respuesta de los organismos a las condiciones de ese paisaje.

Tabarelli *et al* (1999) en cinco fragmentos en un rango de 5 a 7,900 ha del bosque Atlántico del Brasil, encontraron que la abundancia de especies intolerantes a la sombra (semejantes a heliófitas durables y efímeras) y dispersadas por medios abióticos presentó una relación negativa con el tamaño del fragmento y esa respuesta se atribuyó a los altos niveles de luz por la presencia de claros debido a la caída y muerte de árboles. De acuerdo a sus resultados Tarabelli y colaboradores (1999), sugieren que el tamaño del fragmento es el mejor determinante de los cambios en la composición y estructura de las especies arbóreas y el tamaño del fragmento esta directamente relacionado con el hábitat de interior que es una característica clave en fragmentos de forma irregular porque el efecto de borde incrementará sobre la comunidad vegetal en fragmentos de bosques tropicales.

Así mismo, Metzger (2000) relacionó los atributos estructurales de 11 fragmentos con tamaños que oscilaron entre 0.6 y 74 ha y las variables de riqueza, diversidad y composición de especies y gremios en una comunidad vegetal del bosque húmedo del Atlántico Brasileño (Metzger, 2000). Los resultados obtenidos mostraron co-relaciones positivas entre la diversidad de

especies individuales y la riqueza de las especies tolerantes a la sombra (semejantes a esciófitas) con la conectividad y el área de los fragmentos. Por el contrario la riqueza de especies intolerantes a la sombra no mostró relación con ningún parámetro medido a nivel de paisaje o de fragmentos, como el área y densidad del borde (Metzger, 2000). Pese a lo anterior debe considerarse que los fragmentos en este estudio fueron relativamente pequeños y ese aspecto hace que las relaciones se presenten con mas frecuencia pues con fragmentos tan pequeños las especies intolerantes a la sombra son mas abundantes. Por otra parte este estudio no tomó en cuenta otras características de los fragmentos como tipo de suelos, historia natural de las especies ó perturbación exógena.

En este estudio las relaciones sobre el tamaño y estado fitosanitario de las poblaciones de especies arbóreas y los parámetros estructurales de los fragmentos de bosque fueron significativas e interpretables solo para las abundancias en las clases diamétricas 30-39 y 40-49 cms DAP, de las especies agrupadas como testigo (correspondientes a heliófitas durables) y la proporción de hábitat de interior con borde de 100 y 300 m. Entre las heliófitas durables del grupo testigo las especies *G. meiantha*, *C. arborea*, *V. ferruginea*, *L. procera* fueron las mas abundantes que otras especies.

Las heliófitas durables mostraron preferencias por áreas abiertas, sobreviviendo en ambientes de borde y en claros del bosque según reportó Forero (2001) en su estudio sobre efectos de borde en los fragmentos de este trabajo. Entre sus resultados encontró una abundancia significativa de heliófitas durables principalmente en las clases diamétricas 20 – 49 cm DAP en las parcelas de borde (Forero, 2001). Un rango semejante al encontrado en este estudio pero en las clases 30 – 49 cm DAP que presentaron relación positiva con la mayor proporción de hábitat de borde y a pesar de lo anterior, los resultados de este estudio no pueden ser interpretados como un efecto del paisaje; porque algunas especies como *G. meiantha* fueron abundantes en algunos sitios por su respuesta favorable al tipo de suelo e incluso algunas especies respondieron al aprovechamiento forestal con su abundancia.

La interpretación de los datos sugiere que las predicciones sobre las relaciones entre parámetros del paisaje y las variables de respuesta de las especies inmersas en ese paisaje no se cumplió en este estudio; porque en el caso de las relaciones aparentemente interpretables, la variación de las abundancias de las especies entre sitios, estuvieron relacionadas con las características edáficas, topográficas e incluso de perturbación de los parches y ese factor dificultó la interpretación de los resultados. Es decir, sí la variación en el comportamiento de las

especies no esta asociada a factores ó características del paisaje (dispersión de semillas, por ejemplo) las correlaciones no podrán interpretarse adecuadamente.

Además las relaciones encontradas en este estudio deben ser analizadas considerando que el área de bosque muestreada en Paniagua y Ladrillera 1 fue inferior con respecto al tamaño total del bosque interpretado y por tanto los resultados pueden ser poco precisos en estos sitios. Es importante aclarar que los resultados obtenidos en este estudio pueden estar influenciados por el número pequeño de parches estudiados, por tanto la variación muestral alcanzaría a ser grande (Steel y Torrie, 1988). No obstante, las relaciones encontradas en el estudio de Tabarelli *et al* (1999), también partieron del análisis de cinco fragmentos en un rango (5 a 7,900 ha) de tamaños cercano al utilizado en este estudio (49 a 8500 ha aprox.).

#### 5.5. Aproximación al concepto de especies focales.

La sobrevivencia de individuos en una población vegetal puede estar condicionada por factores ambientales y ecológicos como el tipo de dispersor, los requerimientos de luz durante el proceso de regeneración (Clark & Clark, 1992), la abundancia de árboles adultos y juveniles en la población (Martini, 1994), la tasa de crecimiento (Finegan, 1999), así como la intensidad de aprovechamiento silvicultural, que puede provocar cambios en las condiciones biofísicas del suelo y la remoción de árboles adultos sexualmente reproductivos (Bawa & Seidler, 1998; Bawa, 1997). La interpretación de estos factores bajo el esquema de las categorías focales definidas para este estudio, con base en la propuesta conceptual de Lambeck (1997), facilitó el análisis del estado de las poblaciones de árboles y permitió realizar una primera aproximación o caracterización de las especies arbóreas de la zona norte de Costa Rica y la determinación de especies focales y/o especies en riesgo de reducir sus poblaciones (Anexo 5).

La distribución geográfica de una especie esta relacionada (además de su origen mismo), con la dinámica de dispersión de semillas por mamíferos y aves a través del paisaje (Martini *et al*, 1994). Este es un proceso importante para mantener la diversidad genética de las poblaciones de especies arbóreas (Bawa *et al*, 1998). No obstante, cuando las especies vegetales son endémicas localmente pueden ser mas susceptibles a la extinción si presentan bajas densidades; porque dispersores y polinizadores deben cruzar mayores distancias entre individuos adultos en el proceso de dispersión y polinización y este último es el sistema de flujo de polen mas importante en árboles tropicales (Nason *et al*, 1997).

La agrupación de las especies arbóreas según la aproximación de Lambeck (1997), de acuerdo a tres tipos de limitación (área, recursos y procesos), fue interpretada considerando el número

de individuos por área y su rareza, esta última definida en términos de la distribución geográfica y abundancia (Gascon, 1994) (Anexo 5). La clasificación para las diferentes formas de rareza de Rabinowitz (1981), citado por Gascon (1994), incluye criterios como rango geográfico con dos niveles (grande y pequeño), requerimientos de hábitat (amplio y estrecho) y abundancia local (grande-pequeña).

Con base en lo anterior, pero con algunas variantes en la distribución geográfica (amplia y estrecha-restringida a Mesoamérica y endémica localmente), los requerimientos de hábitat (especialistas o generalistas) y tamaño local de la población (alto >1 individuo/ha y bajo <1 indiv/ha-datos obtenidos en este estudio) y otros criterios como la proporción de latizales altos (en relación a la población total) y el tipo de dispersor de semillas (procesos) (Anexo 7), permitieron detectar grupos de especies susceptibles al declive de las poblaciones y a precisar la selección de las especies consideradas focales (Cuadro 21).

**Cuadro 21.** Distribución de las especies focales según los tipos de rareza. Adaptado de Rabinowitz (1981) citado por Gascon (1994).

Distribución geográfica	Amplia Mesoamérica y Suramérica		Limitada restringida a Mesoamérica y endémica	
	Generalistas *	Especialistas **	Generalistas	Especialistas
<b>Abundancia local</b>	①	③	⑤	⑦
Alta: > 1 individuo/ha	<i>Carapa guianensis</i> <i>Pouteria durlandii</i> <i>Pouteria filipes</i> <i>Elaeoluma glabrescens</i> <i>Tetragastris panamensis</i>	<i>D. panamensis</i>	<i>Eschweillera costaricensis</i> (endémica)  <i>Sacoglottis trichogyna</i> (Mesoamérica)	
Baja: < 1 individuo/ha	② <i>Lecythis ampla</i> <i>Humiriastrum diguense</i>	④ <i>Hyeronima alchomeoides</i> <i>Aspidosperma spruceanum</i>	⑥ <i>Licania affinis</i> <i>Sclerolobium costaricense</i>	⑧ <i>Vitex cooperi</i>

Generalistas: Especies que pueden regenerar y establecer en todas las hábitats de bosque. Especialistas: especies que requieren claros de bosque para su regeneración ó un tipo particular de sustrato para su sobrevivencia. ① Localmente abundante en un rango geográfico amplio en hábitats diferentes. ② Constantemente escaso con distribución geográfica amplia en diferentes hábitat. ③ Localmente abundante con distribución geográfica amplia en un hábitat específico. ④ Constantemente escasas en un hábitat específico pero con distribución geográfica amplia. ⑤ Localmente abundantes en diferentes hábitat pero restringidas geográficamente. ⑥ Constantemente escasas y geográficamente limitadas en diferentes hábitat. ⑧ Constantemente escasa y geográficamente limitada en un hábitat específico.

El Cuadro 21 muestra ocho diferentes categorías de susceptibilidad que correspondieron a la combinación de dos tipos de abundancia local, distribución geográfica y requerimientos de hábitat. Así, las focales *Licania affinis*, *Vitex cooperi* y *Sclerolobium costaricense* presentaron baja densidad (menos 1 indiv/ha), y distribución geográfica restringida a Mesoamérica en los dos primeros casos y endémica de Costa Rica en el tercero. De estas especies puede decirse que son extremadamente limitadas por área para mantener sus poblaciones viables. *Vitex cooperi*-heliófito durable por otra parte requiere de suelos fértiles además de presentar una baja

## 6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- El paisaje de la zona norte de Costa Rica presenta todavía una gran proporción de cobertura boscosa con un porcentaje alto de bosques denso intervenidos y potreros con árboles remanentes del bosque original. Sin embargo, no hay una distribución equitativa de las diferentes clases de parche y riqueza de tipos de parche porque se encontró un mayor porcentaje de parches en bosques secundarios seguido de potreros con árboles sin embargo se observó mas dominancia en área de bosques denso intervenidos .
- La configuración espacial del paisaje de la zona norte de Costa Rica indica que este presenta un patrón heterogéneo (variegado, según la clasificación de McIntyre y Hobbs, 1999), con 12 tipos de parches que estuvieron mas o menos agregados en diferentes sectores del paisaje presentando una alta conectividad entre parches hasta 1 km de distancia.
- El supuesto de relación entre estructura y conectividad de los fragmentos y las variables de abundancia y estructura de las poblaciones de las especies seleccionadas y muestreadas en los mismos, solo se confirmó para la abundancia (relativa y absoluta) en las clases diamétrica 30-49 cm DAP de las especies testigo con la proporción de hábitat de interior a 100 y 300 m y esa relación fue negativa. En las otras variables evaluadas se presentaron algunos casos con relaciones significativas pero sin una interpretación ecológica.
- Las relaciones significativas entre las especies testigo (30-49 cm DAP) con la proporción de hábitat de interior, probablemente mostraron la tendencia de las heliófitas durables a ser abundantes en fragmentos pequeños donde el efecto de borde es mayor. Además, la relación estuvo influenciada por *Goethalsia meiantha*, una especie testigo que fue abundante en suelos fértiles característicos de Ladrillera 3 (el fragmento mas pequeño), indicando que la interpretación de relaciones entre características de paisaje y estructura de las poblaciones de especies arbóreas deben ser interpretadas con cuidado.
- La hipótesis sobre las diferencias de abundancia, estructura y estado de las poblaciones de especies arbóreas debido a las características de los fragmentos se cumplió. El análisis de la variación de las especies entre sitios, permitió identificar patrones de distribución de algunas especies arbóreas asociadas a condiciones edáficas (suelos Ultisoles e Inceptisoles), topográficas y de perturbación de los bosques estudiados. Los resultados obtenidos suponen que la sobrevivencia y persistencia de las especies arbóreas en los

remanentes de bosque húmedo de tierras bajas, no solo responde a la perturbación del bosque sino a otros factores incluyendo los edáficos, biogeográficos ó de historia natural de las especies.

- El efecto de las lianas como indicadores de perturbación no se evidenció en los fragmentos, incluso en bosques recientemente aprovechados (Ladrillera1) y de tamaño pequeño como Ladrillera 3. Este mismo resultado se encontró para el estado fitosanitario donde una gran proporción de individuos en todas las especies mostraron buena condición de sanidad.
- El concepto de especie focal tiene aplicabilidad para evaluar del grado de susceptibilidad de las especies arbóreas a la pérdida de sus poblaciones, y para conservar hábitats que satisfagan los requerimientos de otras especies forestales en paisajes fragmentados. Se encontraron algunas especies que se consideran susceptibles al aislamiento y la perturbación del bosque afectando la sobrevivencia de sus poblaciones en el tiempo.
- Es importante implementar programas y planes de monitoreo para especies como *Lecythis ampla*, *Hyeronima alchorneoides*, *Aspidosperma spruceanum* y *Sclerolobium costaricense* las cuales presentaron niveles críticos de abundancia y son susceptibles a la pérdida debido a la perturbación de los bosques por la corta de madera.
- La profundización del conocimiento de la dinámica del paisaje de la zona norte (Costa Rica) merece atención en futuros estudios. Un análisis detallado por sectores críticos para la conservación de las especies arbóreas a nivel regional y estudios sobre el cambio de los diferentes uso/cobertura del suelo, son claves para estimar el patrón e incremento de la fragmentación a través del tiempo y plantear estrategias de manejo de los bosques a nivel de paisaje.
- Como estrategia y herramienta para el diagnóstico y diseño de los planes de manejo en bosques fragmentados se recomienda desarrollar mecanismos para el monitoreo de especies focales en las parcelas permanentes instaladas en este estudio y de ser posible ampliar a otros fragmentos principalmente en suelos Inceptisoles. Estudios para ampliar el conocimiento sobre la susceptibilidad de las especies arbóreas a la pérdida de sus poblaciones por causa de la tala en fragmentos deberían profundizar en temas acerca del reclutamiento, mortalidad, fenología y producción de semillas considerando tipos de bosque, distribución en el paisaje y manejo silvicultural.

## 7. LITERATURA CITADA.

- Asquith, N. M. 200. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In: M. R. Guariguata; G. H. Kattan (ed). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR. C.R. p 377-406.
- Bawa, K S; Seidler, R. 1997. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation biology* 12(1): 46-55.
- Begon, M; Harper, J L; Townsend, C R. 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Science, London. 1068 pp.
- Bennett, A F. 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in Wildlife conservation. UICN, The World Conservation Union, Clayton Australia. 254 p.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 380-389.
- Bierregaard, R O; Lovejoy, T E; Kapos, V; Santos A A dos; Hutchings R W. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *BioScience* 42 (11): 859-866.
- Calvo A, J C. 1997. Notas para el curso de Manejo de Cuencas hidrógraficas. Inst Tecnológico de CR, Dpto de Ingeniería Forestal. Serie Apoyo académico # 25. San José, Costa Rica. pags 27-70.
- Caro, T. 2000. Focal Species. *Conservation Biology* 14 (6): 1569-1570.
- CATIE. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical. Guía para el establecimiento y medición. M., Camacho (compiladora). Serie Técnica, Manual Técnico No. 42. Unidad de Manejo de Bosques Naturales, CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Chase, M R.; Moller, C.; Kesseli, R.; Bawa, K.S. 1996. Distant gene flow in tropical trees. *Nature*, 383: 398-399.
- Chinea, JD. 2002. Teledetección del bosque. In: M., Guariguata; G., Kattan (comp). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial del LUR, Costa Rica. p 625-646.
- Clark, D A; Clark, D B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62 (3): 315-343.
- Clark, D. 1994. Plant demography. . In: L, McDale; K S, Bawa; H A Hespeneide, G S Hartshorn (ed). La Selva:ecology and natural history of a neotropical rain forest. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 486 p.
- Correa Carmo, A. P. do. 2001. Evaluación y diseño de un paisaje fragmentado para la conservación de biodiversidad. *Revista Foresta Centroamericana* 34: 35-41.

- Crist J, P; Kohley W, T; Oakleaf, J. 2000. Assessing land-use impacts on biodiversity using an expert systems tool. *Landscape Ecology* 15: 47-62.
- Croat, T B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press. Stanford, California.
- Dale, V H; Pearson, S M; Offerman, H L; O'Neill, R V. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the Central Amazon. *Conservation Biology* 8 (4): 1027-1036.
- Debinski, D M; Holt, R D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14 (2): 342-355.
- Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. Cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Serie Técnica. Informe técnico No. 298. CATIE, C.R. 43 p.
- Dick, C.W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceeding of the royal society of London series*. 268 (1483): 2391-2396.
- Dinerstein, E; Olson, D M; Graham, D J; Webster, A L; Primm, S A; Bookbinder, M P; Ledec, G. 1995. *A conservation assessment of the terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*. WWF-World Bank. Washington D.C. 123 p.
- Fahrig, L; Merriam, G. 1994. Conservation of Fragmented Populations. *Conservation biology* 8(1): 50-59.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, 12(2): 346-353.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations)/ Cooperazione italiana/UNEP. 2000. *Land cover classification concepts and user manual*. FAO, Rome. 179 p.
- Finegan, B. 1993. *Apuntes del curso bases ecológicas para el manejo de bosques tropicales*. Curso CATIE. DSE, abril 1996, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Finegan, B; Delgado, D. 2000. Structural and Floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8 (4): 380-393.
- Finegan, B; Camacho, M ; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121: 159-176.
- Franklin, J F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes. *Ecological Applications* 3 (2): 202-205.
- Ferreira, L V; Laurance, W F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonian. *Conservation Biology*. 11(3): 797-801.

- Forman, T T, Godron, M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* 31 (10): 733-740.
- Forman, R T T. 1995. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions.* Cambridge University Press. New York. 631 pp.
- Forero, M. A. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de arboles y lianas de remanentes de bosque muy humedo tropical. Región Huetar Norte, Costa Rica. Tesis de Msc. CATIE. 104p.
- Fowler, J.; Cohen, L.; Jarvis, P. 1998. *Practical statistics for field biology.* Second Edition. John Wiley and Sons (ed), England. p: 83-89.
- Gascon, K J. 1994. *Rarity.* Ed. Chapman & Hall, London UK. 201 p.
- Gascon, C; Lovejoy, T E ; Bierregaard, R O; Malcolm, J R; Stouffer, P C; Vasconcelos, H L; Laurance, W F; Zimmerman, B; Tocher, M; Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gentry, A. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and upper and Central Amazonia. In: A. Gentry (ed). *Four neotropical rainforests.* Yale, university Press. p. 141-157.
- Gentry, A.H.; Ortiz, R.S. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonía Peruana. In: *Amazonía Peruana-Vegetación Tropical en el Llano Subandino.* Ed. R. Kalliola, M Puhaakka y Danjoy.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology.* University California press, 3a edición. p. 129-145.
- Goigel T, M. 1989. *Landscape Ecology: The effect of pattern on process.* *Annu. Rev. Ecology Systems* 20: 171-197.
- Godron, M; Forman R T T. 1983. *Landscape Modification and Changing Ecological characteristics.* In: H A Mooney and M Godron (Editors), *Disturbance and Ecosystems.* Springer-Verlad, Berlin, pp. 12-28.
- Guariguata, M.R. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Serie técnica. Informe técnico No. 304; CATIE. Turrialba, C R. 27 p.
- Guindon, C F. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. In: J Schelhas; R Greenberg (Editors), *Forest Patches in tropical landscapes.* Island Press, Washington, pp 168-186.
- Gustafson, E J; Gardner, R H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of path colonization. *Ecology* 77 (1): 94-107.
- Guzman, R A. 1997. Caracterización y clasificación de especies forestales en gremios ecológicos en el bosque sub-humedo estacional de la región de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. Tesis Msc, CATIE. Turrialba, Costa Rica. p 1-4, 17-19.

- Hartshorn, G S; Hammel, B E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. In: L, McDale; K S, Bawa; H A Hespeneide, G S Hartshorn (ed). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 486 p
- Herrera F, Bernal; Campos A, J J. 1997. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de *Vochysia ferruginea* Mart en un bosque tropical secundario en Costa Rica. Proyecto Cooperativo CATIE/CIA. En: III Congreso Forestal Centroamericano. E, Morales M; F, Cartín B. San José, C R. p 9-14.
- Holdridge, L R. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de ciencias agrícolas, San José, Costa Rica. Ed. IICA, Serie libros y materials educativos No. 34. 159 p.
- Hutchinson, I D. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnostico para la silvicultural de bosques naturales del trópico húmedo. CATIE-COSUDE, Serie Técnica. Informe Técnico No. 204.
- Hubbell, SP. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203(30): 1299-1309.
- Hubbell, SP; Foster, R. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: M E, Soulé (Edit). *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Sunderland, USA. p. 205-236.
- Instituto Tecnológico de Costa Rica. 2000. Atlas de Costa Rica. Disponible en el siguiente web side [<http://www.esri.com/software/arcexplorer/aedown/oaad.html>].
- International Council for Bird Preservation (ICBP). 1992. Putting Biodiversity on the map: priority areas for global conservation. ICBP, Cambrige, UK. 90 p.
- Jang, J C, Nishigami, Y.; Yanagisawa, Y. 1996. Assessment of global forest change between 1986 an 1993 using satellite-derived terrestrial net primariy productivity. *Environmental Conservation* 23 (4): 315-321.
- Kattan, G H; Alvarez-López H. 1996. Preservation and Management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. In: J Schelhas; R Greenberg (Editors), *Forest Patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, pp. 3-18.
- Klein, B C. 1989. Effects of Forest fragmentation on dung and carrion beetle communities and Central Amazonian. *Ecology* 70 (6): 1715-1725.
- Kramer, E A. 1997. Measuring Landscape Changes in Remnant tropical Dry Forests. In: W F, Laurance, R O, Bierregaard Jr. *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago. p.386-399.
- Kapos, V; Wandelli, E; Camargo, J L; Ganade, G. 1997. Edge-Related changes in environmental and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonian. In: W F, Laurance, R O, Bierregaard Jr. *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago. p 33- 44.

- Lambeck, R J. 1997. Focal Species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* 11 (4): 849-856.
- Lamprecht, H. 1962. Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de los bosques tropicales. *Acta científica venezolana*. 13 (2): 9 p.
- Laurance, W F. 1991. Ecological Correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology* 5 (1): 79-89.
- Laurance, W F; Lovejoy, T E; Vasconcelos, H L; Bruna, E M; Didham R K; Stouffer P C; Gascon, C; Bierregaard, R O; Laurance, S G; Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation biology* 16 (3): 605 – 618.
- Laurance, W F; Bierregaard, R O (Editors). 1997. *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago. 587 p.
- Laurance, W F; Ferreira, L; Rankin-De Merona; J M; Laurance, S G. 1998. Rain Forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79 (6): 2032-2040.
- Laurance, W F; Ferreira, L V; Rankin-De Merona, J M; Laurance, S G; Hutchings, R W; Lovejoy, T E. 1998. Effects of Forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12 (2): 460-464.
- MacDale, L A. 1994. Abiotic environment and ecosystem processes. In: L, McDale; K S, Bawa; H A Hespeneide, G S Hartshorn (ed). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 486 p.
- Magurran, A E. 1989. *Diversidad ecológica y su medida*. Ediciones Vedral.
- Martini, A M Z.; Rosa, N A de. 1994. An attempt to predict which amazonian tree species may be threatened by logging activities. *Environmental Conservation*, 21(2): 152-162.
- Metzger, J P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in Brazilian Tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10 (4): 1147-1161.
- Mittermeier, R A; Myers, N; Thomsen, J B; Da Fonseca, G A B; Olivieri, S. 1998. Biodiversity Hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities *Conservation Biology* 12 (3): 516-520.
- Missouri Botanical Garden. This site provides access to the Missouri Botanical Garden's VAST (VAScular Tropicos) nomenclatural database and associated authority files. Disponible en el siguiente sitio: [www.mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html](http://www.mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html) (02/02/02)
- McClanahan, T R; Wolfe, R W. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7 (2): 279-288.

- McGarigal, K., S. A. Cushman, M. C. Neel, and E. Ene. 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: [www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html](http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html). (03/03/2002)
- McGarigal, K; Marks, B. 1998. Fragstats manual: metrics overview. [<http://www.innovativegis.com/products7fragstatsarc/manual/manmetrics.htm>] (01/03/2001).
- McIntyre, S.; Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation biology*, 13(6): 1282-1292
- Mladenoff, D J; White, M A; Pastor, J; Crow, T R. 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications* 3 (2): 294-306.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10(2): 58-62.
- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. In: M R, Guariguata; G H, Kattan. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Costa Rica. p. 493-530.
- Nason, J. D.; Aldrich, PR; Hamrick, JL. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In: W F, Laurance; R O Bierregaard, Jr., *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago. p. 304-320.
- Nason, J. D.; Hamrick, J. L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88 (4): 264-276.
- Nepstad, D. ; Moutinho, P R.; Uhl, C.; Vieira, I C.; Cardoso, Silva, J M da. 1996. The ecological importance of forest remnants in an Eastern Amazonian Frontier Landscape. In: J Schelhas; R Greenberg (Editors), *Forest Patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, pp. 3-18.
- Nielsen, N J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuni National Park, Ecuador. *Journal of tropical ecology* 17: 1-19.
- Noss, R F. 1999. Assessing and monitoring Forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management* 115: 135 –146.
- Pedroni, L. 2001. Discriminación de diferentes tipos de bosque tropical mediante imágenes de satélite y datos auxiliares. *Revista Forestal Centroamericana*. (34): 12-18.
- Pérez, M. 2000. Composición y diversidad de los bosques de la región autónoma del Atlántico Norte Nicaragüense: una base para el manejo sostenible. Tesis MSc. CATIE. Costa Rica.

- Pulliam, R H. 1975. Coexistence of sparrows : a test of community theory. *Science* 184: 474-476
- Restrepo, C; Rengifo, L M; Marples, P. 1997. Frugivorous birds in fragmented neotropical montane forests: Landscape pattern and body mass distribution. In: W F, Laurance; R O Bierregaard, Jr., *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago Press, Chicago. Pp 171-189.
- Robinson, J G. 1996. Hunting Wildlife in forest patches: an ephemeral resource. In: J Schelhas; R Greenberg (Editors), *Forest Patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, pp. 111-130.
- Roosmalen, M G M van. 1985. *Fruits of the Guianan Flora*. Utrecht University/Wageningen agricultural University. Netherland. 483 p.
- Sanchez, P A. 1981. *Suelos del Tropico. Caracteristicas y manejo*. IICA, San Jose , Costa Rica.
- Sanchez-Azofeifa, G A. 2001. Deforestation in Costa Rica: A Quantitative Analysis Using Remote Sensing Imagery. *Biotropica* 33 (3): 378-384.
- Sanford, R. L; Paaby Jr, P; Luvall, J C; Philips, E. 1994. Climate, Geomorphology and aquatic systems. In: L, McDale; K S, Bawa; H A Hespeneide, G S Hartshorn (ed). *La Selva:ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 486 p.
- Saunders, D A; Hobbs, R J; Margules, C R. 1990. Biological consequences of ecosystems fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in Central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.
- Skole, D.; Tucker, C. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260 : 1905-1908.
- Stacy, E A; Hamrick, J L; Nason, J D; Hubbell, S P; Foster, R B; Condit, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *The American Naturalist*. 148 (2): 275-298.
- Schelhas, J.; Greenberg, R. 1996. The value of forest patches. In: Schelhas, J y R. Greenberg (eds). *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, DC. P. xv-xxxvi
- Schelhas, J. 1996. Land-Use Choice and forest patches in Costa Rica. In: J Schelhas; R Greenberg (Editors), *Forest Patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, pp. 258-284.
- Sollins, P; Sancho M, F.; Mata Ch., R.; Sanford, R L. 1994. Soils and soil process research. In: L, McDale; K S, Bawa; H A Hespeneide, G S Hartshorn (ed). *La Selva:ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. P: 34-53.

- Steel, R G D; Torrie, J H. 1993. Bioestadística: principios y procedimientos. McGraw-Hill. México. 611p.
- Skole, D; Tucher, C. 1988. Tropical Deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260 (25): 1905-1993.
- Tabarelli, M; Mantovani, W; Peres, C A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropical* 24: 283-292.
- Tischendorf, L. 2001. Can landscape indices predict ecological processes consistently?. *Landscape ecology* 16: 235 – 254.
- Turner, S J. 1995. Scale, observation and measurement: critical choices for Biodiversity research. In: Boyle, T.J.B. y B. Bootawae (eds.). *Measuring and monitoring biodiversity in Tropical and Temperate forests. Proceeding of a IUFRO Symposium held at Chiang Mai, Thailand.* CIFOR, Malaysia. p. 97-111.
- Turner, M; Chua, K S; Ong, J S Y; Soong, B C; Tan, H T W. 1995. A Century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. *Conservation Biology* 10 (4): 1229-1244.
- Turner, M G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review Ecology* 20: 171-197.
- Turton, S M; Freiburger, H J. 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton tableland, Northeastern Australia. In: W F, Laurance; R O Bierregaard, Jr., *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities.* Chicago Press, Chicago. P. 45-54.
- UICN, 1998. CCAD, Estado del ambiente y los recursos naturales en Centroamérica. San José, Costa Rica.
- Urban, D L ; O'Neill, V R; Shugart Jr, H H. 1987. Landscape Ecology: A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience* 37 (2): 119-127.
- With, K A; Crist, T O. 1995. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76 (8): 2446-2459.
- Whitmore, T C. 1998. *An introduction to tropical rain forests. Second Edition.* Oxford University Press. 179-220 p.

# ANEXOS

**Anexo 1.** Medidas descriptivas del paisaje calculadas por Fragstats Versión 3.3. Compilado por Beatriz Gallego. Tesis de Maestría (2002).

Clase	Nivel de análisis	Índice - Abreviación	Descripción - Rango de valores.
ÁREA, DENSIDAD Y BORDE.	Parche	Área (ÁREA)	Área > 0. (hect) El rango esta limitado por el tamaño del píxel y la extensión de la imagen. Información mas usada e importante que se encuentra en el paisaje.
	Clase	Área total. (CA)	CA > 0 (hect). CA ≈ 0 cuando las clases de parche tienden a ser raras en el paisaje CA= TA si el paisaje consiste de un solo parche. Es una medida de composición del paisaje.
	Paisaje	Área total del paisaje. (TA)	TA > 0 (no tiene limite). Es igual al área (m <sup>2</sup> ) de todo el paisaje dividido por 10.000 para convertir a hectáreas.
	Clase	Porcentaje del área total- (PLAND)	0 < PLAND ≤ 100 (%) Es la %del paisaje que esta ocupado por una determinada clase de parche. PLAND se aprox. a 100 cuando todo el paisaje consiste de un tipo de parche.
	Clase	No. de parches (NP)	NP ≥ 1; NP = 1 cuando el paisaje contiene un solo parche de la misma clase. Es el número de parches de una determinada clase.
	Clase	Tamaño promedio de los parches. ÁREA_MN	ÁREA_MN > 0 (no tiene limite). (hect). Es la Σ de las áreas (m <sup>2</sup> ) de todos los parches de un mismo tipo dividido por el No. de parches del mismo tipo.
	Clase	Desviación estándar del tamaño de los parches ÁREA_SD	ÁREA_SD > 0 (no tiene limite); ÁREA_SD = 0 cuando todos los parches de una clase son del mismo tamaño y solo hay un parche. Cuando no hay variabilidad en el tamaño de los parches. = √ E promedio en el tamaño del parche.
	Clase	Coefficiente de variación del tamaño de los parches (Clase). ÁREA_CV.	ÁREA_CV > 0 (no tiene limite). Es la variabilidad en el tamaño de los parches con relación al tamaño promedio. SD/ promedio y multiplicado por 100.
	Clase	Índice del parche más grande. (LPI)	0 < LPI ≤ 100 (%). LPI se aproxima a 0 cuando el parche mas grande de una clase tiende a ser pequeño. LPI = 100 cuando el parche mas grande comprende el 100% del paisaje. Es una medida simple de dominancia y representa la proporción de área que ocupan los parches mas grandes en todo el paisaje.
	Clase	Densidad de parches (PD)	PD > 0 (No / 100 hect) Es igual al No Parches / Área total del paisaje, multiplicado por 10 000 y 100 (para convertir a 100 hectáreas) El tamaño de la celda influye sobre este índice y determina el máximo número de parches por unidad de área.
FORMA	Parche	Índice de forma – Parche (Shape)	Shape ≥ 1 y Shape = 1 cuando la forma del parche incrementa sin limite hacia una forma mas irregular. Es una medida de complejidad. Forma= 0.25 x Perímetro/ √ área.
	Clase	Índice de forma promedio (Clase) SHAPE_MN	Shape_MN > 1 sin limite; Shape=1 cuando la formas de los parches incrementan sin limite hacia formas más irregulares. Es la Σ del perímetro (m)/√Área (m <sup>2</sup> ) para cada parche, ajustado por una constante del circulo (0.25), dividido por el número de parches.
	Clase	Índice de forma promedio ponderado por área (Clase) SHAPE_AMN	AMN > 1 sin limite; AMN = 1 si los parches de una clase son circulares y aumentan hacia formas irregulares. Se refiere a la forma promedio de las clases de parche ponderado por el área de los mismos ( parches grandes tienen un mayor peso)
	Parche	Dimensión Fractal. FRACT	1 ≤ FRACT ≤ 2. FRACT ≈ 1 en formas de perímetro muy simples y FRACT ≈ 2 en formas de perímetro mas irregulares Es un índice basado en la relación área/perímetro del parche. En decir, la complejidad del polígono se rige por la dimensión fractal (D) y el perímetro (P) de un parche en relación con su área (A): $P \approx \sqrt{A}^D \rightarrow \log P \approx \frac{1}{2} D \times \log A$ . Para formas simples $P \approx \sqrt{A}$ y $D=1$
	Clase	Dimensión fractal ponderada por área FRACT_AMN	Mantiene las mismas relaciones y valores del Índice fractal pero los parches grandes tienen un peso mayor También es una medida de la complejidad de la forma como la dimensión fractal y el Índice de forma.
	Parche	Índice de continuidad ó colindancia CONTIG	0 ≤ CONTIG ≤ 1. CONTIG = 0 cuando un parche ocupa una celda y tiende a 1 a medida que la conectividad del parche aumenta Estima la continuidad o colindancia entre celdas de una misma clase de parche, adicionalmente provee un índice de la configuración del limite del parche.

Clase	Nivel de análisis	Mediada - Abreviación	Descripción - Rango de valores.
ÁREA DE INTERIOR	Parche	Área interior total. CORE	CORE $\geq$ 0 (hect) (sin limite). CORE =0 cuando varios sitios dentro del parche están dentro de la influencia del borde especificado por el usuario. CORE es cercano al área cuando la distancia de influencia del borde decrece y la forma del parche se simplifica. Es igual al área (m <sup>2</sup> ) del parche que llega hasta la distancia de influencia del borde dividido por 10000 (convertir a hectáreas).
	Parche	Porcentaje del área interior CAI	$0 \leq CAI < 100$ (%). CAI= 0 cuando CORE= 0 CAI se aproxima a 100 cuando por causa del tamaño, forma y longitud del borde; el parche tiene mas de un área núcleo.
	Clase	Área interior total. TCA	TCA $\geq$ 0 (sin limite) (hect). TCA=0 Cuando cualquier sitio del parche de un tipo correspondiente, esta dentro de una distancia especificada del borde a partir del perímetro del parche. Es igual a la suma del área interior de cada parche (m <sup>2</sup> ) de un tipo de parche correspondiente, dividido por la $\sum$ del área de cada parche del mismo tipo, multiplicado por 100 (para convertir a porcentaje).
	Clase	Porcentaje del área núcleo en el paisaje CPLAND	$0 \leq CPLAND < 100$ . Es el porcentaje del paisaje compuesto de área interior del tipo de parche correspondiente. Es igual a la $\sum$ de áreas núcleo de cada parche (m <sup>2</sup> ) de una clase de parche, dividido por el área total (m <sup>2</sup> ) multiplicado por 100 (para convertir a porcentaje).
	Parche	Número de áreas interior disjuntas. N CORE	N CORE $\geq$ 0 (sin limite). N CORE >1 cuando por la forma del parche, este tiene áreas núcleo disjuntas, es decir mas de un área núcleo espacialmente contiguas y sin embargo distintas.
	Clase	Número de áreas interior disjuntas. NDCA.	NDCA $\geq$ 0 (sin limite). NDCA =0 cuando TCA=0 NDCA > 1, cuando por la complejidad de forma de un parche contiene mas de un área núcleo. Aquí se suman todas las áreas núcleo de todos los parches de un tipo correspondiente, en otras palabras el No. de áreas interior disjuntas en el paisaje.
	Clase	Promedio del índice del área de interior. CAI_MN	CAI_MN > 0 (sin limite) (%). Es igual a la suma de todos los índices de área interior de los parches de una clase determinada dividido por el número de parches del mismo tipo.
	Clase	Desviación estándar del área de interior. CORE_SD	CORE_SD > 0 no tiene limite. Representa la variación de las áreas de interior disjuntas entre los parches de una clase determinada, y es la raíz cuadrada del error promedio (desviación del promedio) del área de interior de los parches de un tipo de clase.
	Clase	Coefficiente de variación del área de interior. CORE_CV	CORE_CV > 0 sin limite. Es la variabilidad en el área interior relativa al área interior promedio. Es igual a la desviación estándar del área de interior dividida por la media del área de interior multiplicado por 100 para convertir a porcentaje
AISLAMIENTO / PROXIMIDAD Y CONTRASTE	Parche	Índice de Proximidad PROXIM	PROXIM $\geq$ 0; PROXIM=0 si un parche no tiene vecindario del mismo tipo dentro de un radio de distancia especificado por el usuario. PROXIM aumenta cuando el vecindario está más ocupado por parches del mismo tipo y a medida que los parches están mas cercanos y menos dispersos. Es igual a la $\sum$ área de los parches (m <sup>2</sup> ), dividido por la distancia mas corta de un borde de parche focal a otro del mismo tipo en m <sup>2</sup> y dentro de un radio de distancia especificado por el usuario. Es usado como un índice comparativo.
	Parche	Índice de Similaridad	SIMILAR $\geq$ 0 (dentro del limite), cuando el vecindario esta mas ocupado de parches con un coeficiente de similaridad mas grande. Y estos parches son mas contiguos y menos fragmentados. SIMILAR =0 si todos los parches del vecindario tiene un coeficiente de similaridad 0.
	Parche	Distancia Euclidiana al vecindario próximo ENN	ENN > 0 (dentro del limite) (m) Es igual a la distancia (m) de un parche a su vecindario con base en la distancia mas corta y en línea recta (de un borde a otro) entre un parche focal y su vecindario del mismo tipo
	Clase	Distancia Euclidiana promedio al vecindario próximo ENN_MN	ENN_MN > 0, sin limite. Es la suma de la distancia (m) al parche vecino próximo del mismo tipo, con base en la distancia de un borde hasta otro para cada parche del mismo tipo, dividido por el número de parches del mismo tipo.

Clase	Nivel de análisis	Índice - Abreviación	Descripción - Rango de valores.
AISLAMIENTO / PROXIMIDAD Y CONTRASTE	Clase	Desviación estándar de la distancia euclidiana al vecino próximo. ENN_SD	$ENN\_SD > 0$ sin límites. Es la raíz cuadrada del error promedio (desviación de la media) de la distancia al vecindario próximo de los parches del tipo correspondiente..
	Clase	Coefficiente de variación del vecino mas próximo ENN_CV	$ENN\_CV > 0$ sin limite Es la variación en la distancia al vecindario con relación a la distancia promedio. SD/ promedio y multiplicado por 100.
	Parche	Índice de Contraste del borde. ECON	$0 \leq ECON \leq 100$ (%) ECON =0 cuando el paisaje consiste de un solo parche y si el paisaje no tiene borde. ECON=100, cuando el perímetro de todo el parche tiene el máximo contraste de borde. ECON < 100 cuando la proporción del perímetro del parche es menos que el máximo contraste del borde. Es una medida relativa de la cantidad de contraste a lo largo del perímetro del parche.
CONTAGIO / DISPERSIÓN	Clase	Porcentaje del tipo de colindancias PLADJ	$0 \leq PLADJ \leq 100$ (%) PLADJ =0, cuando el tipo de parche tiene una máxima disgregación. Este índice incrementa conforme el tipo de parche correspondiente tiene a incrementar cada vez más su agregación y a medida que la proporción del tipo de colindancias entre parches incrementan. El índice mide el grado de agregación de tipo de parche focal y es pequeño si la clase de parche esta muy disperso en el paisaje.
	Clase	Dispersión y yuxtaposición. IJI	$0 < IJI \leq 100$ (%) -IJI ≈0 cuando el tipo correspondiente de parche es colindante solamente con un tipo de parche y el número de parches incrementa IJI=100 cuando el tipo de parche correspondiente es igualmente colindante a los otros tipos de parches. Este índice esta basado en las colindancias del parche y no en las colindancias de las celdas como el índice de contagio.
DIVERSIDAD	Paisaje	Diversidad de Shannon. SHDI	$SHDI \geq 0$ (sin limite), SHDI=0 cuando el paisaje contiene solo un parche y tiende a incrementar a medida que el numero de los diferentes tipos de parche incrementa y/o la distribución proporcional del área entre los tipos de parche son mas equitativas.. Shannon es mas sensible a tipos de parche raros que el índice de Simpson. - $\sum (P_i \times \ln P_i)$ $P_i$ = proporción del paisaje ocupado por una clase de parche.
	Paisaje	Diversidad de Simpson SIDI	$0 \leq SIDI < 1$ . SIDI=0 cuando el paisaje contiene un solo tipo de parche. SIDI =1, cuando el número de tipos de parche incrementa y la distribución proporcional de las clases de parche en el área tiende a ser mas equitativa. El valor del índice representa la probabilidad que cualquier pixel seleccionado aleatoriamente puede ser de diferente tipo.
	Paisaje	Índice de diversidad modificado de Simpson. MSIDI	$MSIDI \geq 0$ , dentro del limite MSIDI=0, cuando cumple el mismo criterio que para el índice de Simpson. Elimina la interpretación intuitiva del índice y lo transforma dentro de uno que pertenezca a una clase general de índices de diversidad.
	Paisaje	Índice de Equidad de Shannon. SHEI	$0 \leq SHEI \leq 1$ . SHEI=0, cuando el paisaje contiene un solo tipo de parche SHEI=1 cuando la distribución de área entre los tipos de parche son perfectamente iguales (la misma abundancia proporcional). Es un complemento de la dominancia.
	Paisaje	Índice de equidad de Simpson SIEI	$0 \leq SIEI \leq 1$ . Es igual al índice de diversidad de Simpson divide por el máximo índice de diversidad de Simpson para el número de tipos de parche SIEI= 1 cuando la distribución del área entre los tipos de parche son perfectamente iguales.
	Paisaje	Equidad modificada de Simpson MSIEI	$0 \leq MSIEI \leq 1$ , es igual al índice de diversidad modificado de Simpson dividido por el máximo índice de diversidad modificado de Simpson por el número de tipos de parches. Cumple con el mismo criterio que para el índice de Simpson.

Anexo 2. Abundancia relativa y absoluta de 23 especies muestreadas en 5 fragmentos de la zona norte, Costa Rica.

FAMILIA / ESPECIE	Tamaño de la población de especies muestreadas (valores absolutos y relativos *).											
	Paniagua		Selva Verde		Rojomaca		Ladrillera 3		Ladrillera 1		TOTAL	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<b>APOCINACEAE</b>												
<i>Aspidosperma spruceanum</i> (F)	2	0.1	6	0.2	8	0.2	0	0.0	17	0.5	33	0.9
<b>ANNONACEAE</b>												
<i>Xylopia sericophylla</i> (T)	38	1.1	8	0.2	27	0.8	1		5	0.1	79	2.3
<i>Rollinia pittieri</i> (T)	0	0.0	1	0.0	1	0.0	3	0.1	0	0.0	5	0.1
<b>BURSERACEAE</b>												
<i>Tetragastris panamensis</i> (F)	88	2.5	78	2.2	68	1.9	0	0.0	78	2.2	312	8.9
<b>CECROPIACEAE</b>												
<i>Pourouma bicolor</i> (T)	121	3.5	79	2.3	56	1.6	96	2.8	46	1.3	398	11.4
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>												
<i>Licania affinis</i> (F)	3	0.1	0	0.0	40	1.1	0	0.0	0	0.0	43	1.2
<b>EUPHORBIACEAE</b>												
<i>Hyeronima alchorneoides</i> (F)	3	0.1	3	0.1	0	0.0	12	0.3	3	0.1	21	0.6
<b>FABACEAE/PAPIL.</b>												
<i>Dipteryx panamensis</i> (F)	22	0.6	18	0.5	27	0.8	1	0.0	13	0.4	81	2.3
<b>FABACEAE/CAESAP.</b>												
<i>Sclerolobium costaricense</i> (F)	0	0.0	3	0.1	3	0.1	0	0.0	0	0.0	6	0.2
<b>FACOURTIACEAE</b>												
<i>Laetia procera</i> (T)	109	3.1	54	1.5	58	1.7	45	1.3	39	1.1	305	8.7
<i>Casearia arborea</i> (T)	265	7.6	102	2.9	242	6.9	89	2.6	55	1.6	753	21.6
<b>HUMIRIACEAE</b>												
<i>Sacoglottis trichogyna</i> (F)	11	0.3	6	0.2	10	0.3	11	0.3	14	0.4	52	1.5
<i>Humiriastrum diguense</i> (F)	0	0.0	13	0.4	0	0.0	1	0.0	0	0.0	14	0.4
<b>LECYTHIDACEAE</b>												
<i>Lecythis ampla</i> (F)	7	0.2	9	0.3	12	0.3	4	0.1	10	0.3	42	1.2
<i>Eschweilera costaricensis</i> (F)	72	2.1	1	0.0	130	3.7	0	0.0	16	0.5	219	6.3
<b>MELIACEAE</b>												
<i>Carapa guianensis</i> (F)	82	2.4	31	0.9	13	0.4	71	2.0	61	1.7	258	7.4
<b>SAPOTACEAE</b>												
<i>Pouteria filipes</i> (F)	37	1.1	0	0.0	29	0.8	0	0.0	8	0.2	74	2.1
<i>Pouteria durlandii</i> (F)	35	1.0	31	0.9	41	1.2	0	0.0	27	0.8	134	3.8
<i>Elaeoluma glabrescens</i> (F)	21	0.6	0	0.0	39	1.1	0	0.0	33	0.9	93	2.7
<b>SIMAROUBACEAE</b>												
<i>Simarouba amara</i> (T)	32	0.9	14	0.4	26	0.7	58	1.7	11	0.3	141	4.0
<b>TILIACEAE</b>												
<i>Goethalsia meiantha</i> (T)	5	0.1	52	1.5	0	0.0	203	5.8	6	0.2	266	7.6
<b>VERBENACEAE</b>												
<i>Vitex cooperi</i> (F)	1	0.0	1	0.0	1	0.0	14	0.4	1	0.0	18	0.5
<b>VOCHYSIACEAE</b>												
<i>Vochysia ferruginea</i> (T)	7	0.2	32	0.9	102	2.9	0	0.0	0	0.0	141	4.0
	961	27.5	542	15.5	933	26.7	609	17.5	443	12.7	3488	100.0

F= Focal ; T= Testigo

\* Valores para 48.5 ha

Anexo 3.

Fragmento	Especie	Densidad		Área basal	Frecuencia
		N/ ha	%	m2/hect	n-cuadrante
PANIAGUA	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	0.2	0.2	0.027	2
	<i>Carapa guianensis</i>	8.7	8.5	0.287	31
	<i>Casearia arborea</i>	28.2	27.6	0.544	39
	<i>Dipteryx panamensis</i>	2.3	2.3	0.5	15
	<i>Elaeoluma glabrescens</i>	2.2	2.2	0.185	16
	<i>Eschweilera costaricensis</i>	7.7	7.5	0.075	29
	<i>Goethalsia meiantha</i>	0.5	0.5	0.025	2
	<i>Hyeronima alchomeoides</i>	0.3	0.3	0.006	3
	<i>Laetia procera</i>	11.6	11.4	0.328	36
	<i>Lecythis ampla</i>	0.7	0.7	0.288	7
	<i>Licania affinis</i>	0.3	0.3	0.024	3
	<i>Pourouma bicolor</i>	12.9	12.6	0.319	43
	<i>Pouteria durlandii</i>	3.7	3.6	0.273	23
	<i>Pouteria filipes</i>	3.9	3.8	0.153	21
	<i>Sacoglottis trichogyna</i>	1.2	1.2	0.015	10
	<i>Simarouba amara</i>	3.4	3.3	0.103	21
	<i>Tetragastris panamensis</i>	9.4	9.2	0.89	32
	<i>Vitex cooperi</i>	0.1	0.1	0.067	1
	<i>Vochysia ferruginea</i>	0.7	0.7	0.088	7
<i>Xylopia sericophylla</i>	4	3.9	0.061	12	
	<b>Total</b>	<b>102</b>	<b>100</b>	<b>4.238</b>	
SELVA VERDE	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	0.6	1.1	0.049	5
	<i>Carapa guianensis</i>	3.1	5.7	0.489	23
	<i>Casearia arborea</i>	10.2	18.8	0.26	38
	<i>Dipteryx panamensis</i>	1.8	3.3	0.596	14
	<i>Eschweilera costaricensis</i>	0.1	0.2	0.001	1
	<i>Goethalsia meiantha</i>	5.2	9.6	0.339	8
	<i>Humiriastrium diguense</i>	1.3	2.4	0.238	11
	<i>Hyeronima alchomeoides</i>	0.3	0.6	0.002	3
	<i>Laetia procera</i>	5.4	10.0	0.407	29
	<i>Lecythis ampla</i>	0.9	1.7	0.39	8
	<i>Pourouma bicolor</i>	7.9	14.6	0.2	35
	<i>Pouteria durlandii</i>	3.1	5.7	0.238	22
	<i>Rollinia pittieri</i>	0.1	0.2	0	1
	<i>Sacoglottis trichogyna</i>	0.6	1.1	0.042	4
	<i>Sclerolobium costaricense</i>	0.3	0.6	0.081	3
	<i>Simarouba amara</i>	1.4	2.6	0.042	9
	<i>Tetragastris panamensis</i>	7.8	14.4	1.14	33
	<i>Vitex cooperi</i>	0.1	0.2	0.031	1
	<i>Vochysia ferruginea</i>	3.2	5.9	0.454	25
<i>Xylopia sericophylla</i>	0.8	1.5	0.044	8	
	<b>Total</b>	<b>54.2</b>	<b>100</b>	<b>5.043</b>	
ROJOMACA	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	0.8	0.9	0.045	8
	<i>Carapa guianensis</i>	1.4	1.4	0.097	9
	<i>Casearia arborea</i>	25.5	25.9	0.26	41
	<i>Dipteryx panamensis</i>	2.8	2.9	0.493	19
	<i>Elaeoluma glabrescens</i>	4.1	4.2	0.17	19
	<i>Eschweilera costaricensis</i>	13.7	13.9	0.096	41
	<i>Laetia procera</i>	6.1	6.2	0.165	20
	<i>Lecythis ampla</i>	1.3	1.3	0.104	10
	<i>Licania affinis</i>	4.2	4.3	0.281	27
	<i>Pourouma bicolor</i>	5.9	6	0.085	31
	<i>Pouteria durlandii</i>	4.3	4.4	0.164	26
	<i>Pouteria filipes</i>	3.1	3.1	0.127	21
	<i>Rollinia pittieri</i>	0.1	0.1	0.017	1
	<i>Sacoglottis trichogyna</i>	1.1	1.1	0.011	10
	<i>Sclerolobium costaricense</i>	0.3	0.3	0.066	3
	<i>Simarouba amara</i>	2.7	2.8	0.05	18
	<i>Tetragastris panamensis</i>	7.2	7.3	1.081	33
	<i>Vitex cooperi</i>	0.1	0.1	0	1
	<i>Vochysia ferruginea</i>	10.7	10.9	0.792	28
<i>Xylopia sericophylla</i>	2.8	2.9	0.093	14	
	<b>Total</b>	<b>98.2</b>	<b>100</b>	<b>4.197</b>	

Anexo 3.

Fragmento	Especie	Densidad		Área basal m <sup>2</sup> /hect	Frecuencia n-cuadrante
		N/ ha	%		
LADRILLERA3	<i>Carapa guianensis</i>	7.1	11.7	0.557	32
	<i>Casearia arborea</i>	8.9	14.6	0.103	25
	<i>Dipteryx panamensis</i>	0.1	0.2	0.001	1
	<i>Goethalsia meiantha</i>	20.3	33.3	1.436	38
	<i>Humiriastrum diguese</i>	0.1	0.2	0.001	1
	<i>Hyeronima alchomeoides</i>	1.2	2.0	0.055	8
	<i>Laetia procera</i>	4.5	7.4	0.279	25
	<i>Lecythis ampla</i>	0.4	0.7	0.104	4
	<i>Pourouma bicolor</i>	9.6	15.8	0.358	37
	<i>Rollinia pittieri</i>	0.3	0.5	0.056	3
	<i>Sacoglottis trichogyna</i>	1.1	1.8	0.255	9
	<i>Simarouba amara</i>	5.8	9.5	0.202	29
	<i>Vitex cooperi</i>	1.4	2.3	0.312	11
	<i>Xylopia sericophylla</i>	0.1	0.2	0	1
Total		60.9	100	3.719	
LADRILLERA1	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	1.8	3.8	0.141	14
	<i>Carapa guianensis</i>	6.4	13.8	0.633	39
	<i>Casearia arborea</i>	5.7	12.4	0.098	28
	<i>Dipteryx panamensis</i>	1.4	2.9	0.586	11
	<i>Elaeoluma glabrescens</i>	3.4	7.4	0.18	19
	<i>Eschweilera costaricensis</i>	1.7	3.6	0.016	12
	<i>Goethalsia meiantha</i>	0.6	1.4	0.04	2
	<i>Hyeronima alchomeoides</i>	0.3	0.7	0.049	3
	<i>Laetia procera</i>	4.1	8.8	0.251	27
	<i>Lecythis ampla</i>	1	2.3	0.184	10
	<i>Pourouma bicolor</i>	4.8	10.4	0.13	28
	<i>Pouteria durlandii</i>	2.8	6.1	0.103	18
	<i>Pouteria filipes</i>	0.8	1.8	0.033	7
	<i>Sacoglottis trichogyna</i>	1.5	3.2	0.157	11
	<i>Simarouba amara</i>	1.1	2.5	0.013	11
	<i>Tetragastris panamensis</i>	8.1	17.6	0.968	29
	<i>Vitex cooperi</i>	0.1	0.2	0.025	1
<i>Xylopia sericophylla</i>	0.5	1.1	0.025	5	
Total		46.1	100	3.632	

Anexo 4. Resumen resultados caracterización de especies arbóreas seleccionadas

Especies	Gremio <sup>1</sup>	TIPO DE SUSTRATO <sup>2</sup>		FORMA DE LA DISTRIBUCIÓN DIAMÉTRICA <sup>3</sup>			RESPUESTA A LA PERTURBACIÓN <sup>4</sup>
		Ultisoles	Inceptisoles	"J" invertida	Aplanada	Otras	
<i>Vochysia ferruginea</i> T	HD					x	No
<i>Laetia procera</i> T	HD			x			Si
<i>Goethalsia meiantha</i> T	HD		x			x	No
<i>Casearia arborea</i> T	HD			x			Si
<i>Simarouba amara</i> T	HD			x			Si
<i>Xylopia sericophylla</i> T	HD					x	No
<i>Rollinia pittieri</i> T	HD					x	No
<i>Pourouma bicolor</i> T	INT	x	x	x			Si
<i>Aspidosperma spruceanum</i> F	HD	x				x	No
<i>Vitex cooperi</i> F	HD		x		x		Si
<i>Hyeronima alchomeoides</i> F	HD					x	No
<i>Dipteryx panamensis</i> F	HD	x			x		Si
<i>Sclerobium costaricense</i> F	HD				x		Si
<i>Tetragastris panamensis</i> F	GEN					x	No
<i>Elaeoluma glabrescens</i> F	GEN			x			Si
<i>Lecythis ampla</i> F	GEN					x	No
<i>Carapa guianensis</i> F	GEN	x	x	x			Si
<i>Sacoglottis trichogyna</i> F	GEN			x			Si
<i>Licania affinis</i> F	GEN	x				x	No
<i>Pouteria filipes</i> F	GEN	x				x	No
<i>Pouteria durlandii</i> F	GEN			x			Si
<i>Humiriastrum diguense</i> F	GEN					x	No
<i>Eschweilera costaricensis</i> F	GEN	x		x			Si

T= Testigo F= Focal

1= Gremio de regeneración: HD: heliófitas durables; INT: heliófitas intermedias; GEN: generalistas

2= Aumenta su abundancia según el sustrato

3= Forma de la distribución diamétrica

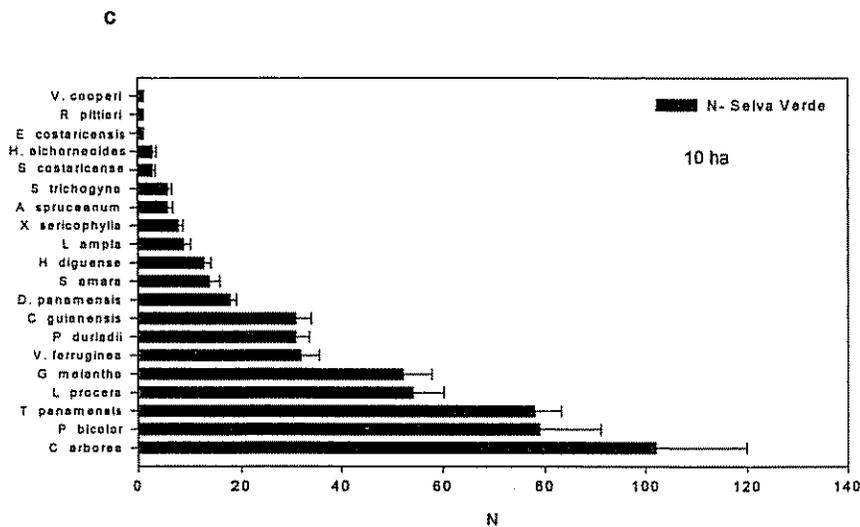
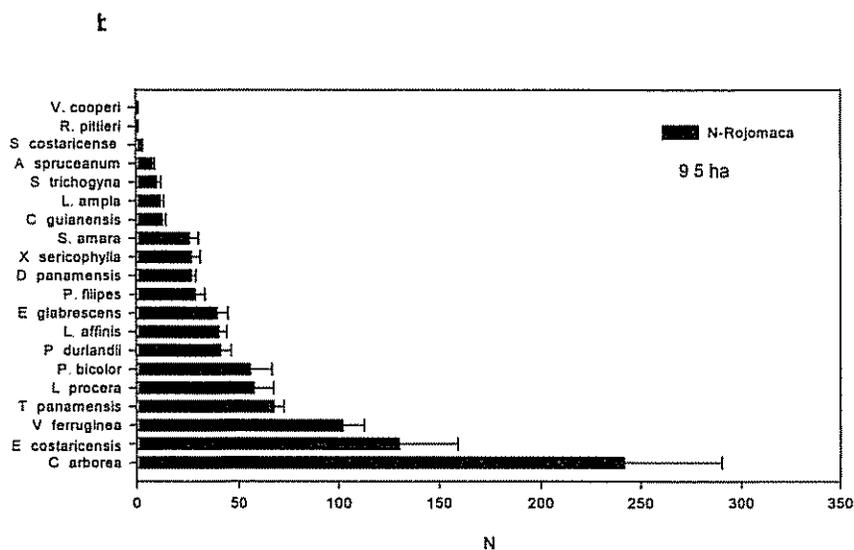
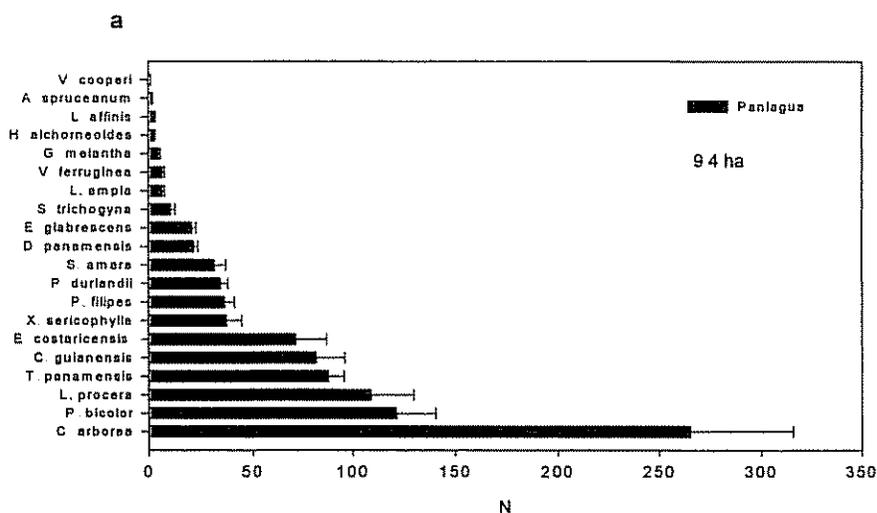
"J" invertida: Típica de generalistas en bosques naturales y heliófitas en sitios perturbados

Aplanada: heliófitas en bosques naturales.

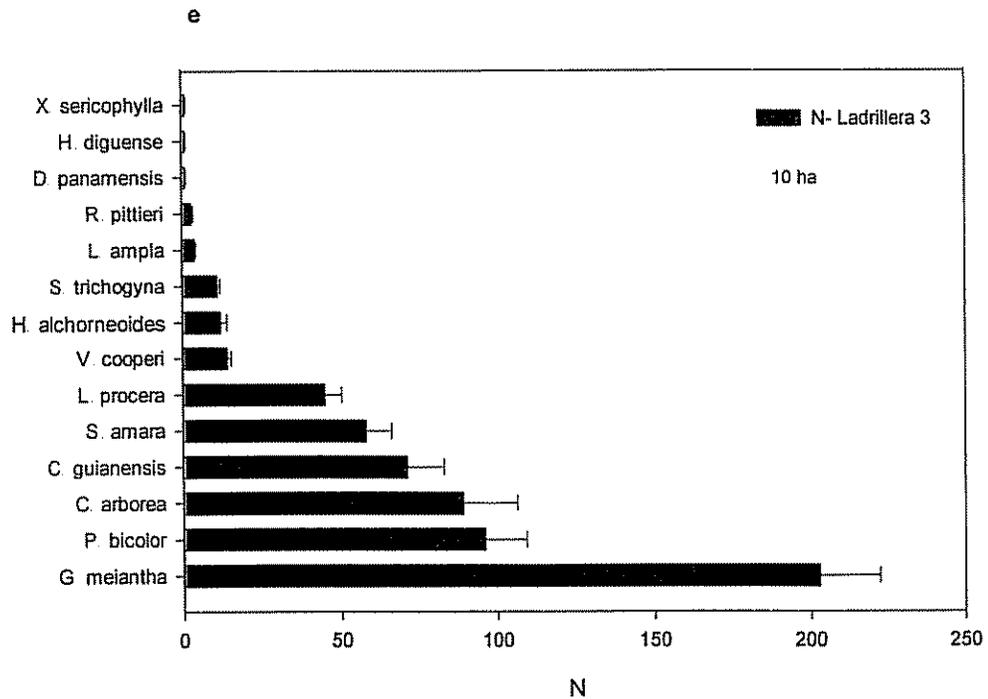
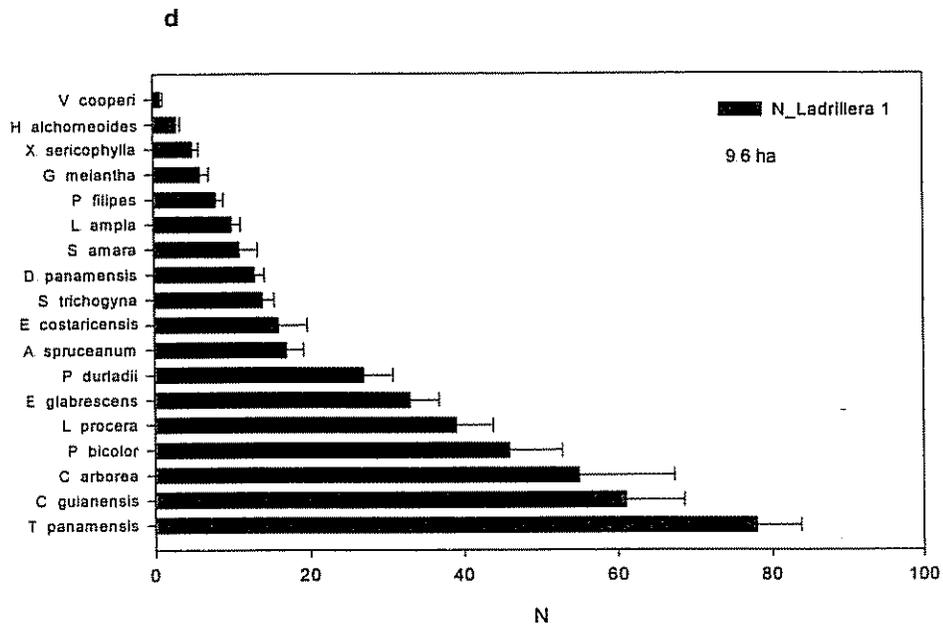
Otra= distribuciones diamétricas que no se ajustaron a las formas anteriores y merecen atención.

4= Respuesta a la perturbación expresado en una abundancia mayor de latizales altos ó juveniles

**Anexo 5.** Tamaño de la población de arboles en fragmentos de bosque humedo tropical. Los fragmentos Paniagua, Rojomaca y Selva Verde se encuentran sobre suelos ultisoles, arcillosos con baja saturación de bases.



Anexo 6. Número de individuos en una población de arboles en fragmentos de bosque humedo tropical de tierras bajas. El fragmento Ladrillera 1 se encuentra en suelo ultisol derivado de actividad volcánica, arcillosos y pH ácido Ladrillera 3 se encuentra sobre suelos Inceptisoles de terraza aluvial relativamente fértiles y arcillosos.



Anexo 7. Caracterización de las especies arborea, zona Nor-Este de CR.

Especies	Limitación/ área.			Limitación por recursos			Limitación por procesos				Tasa de crecimiento	
	Densidad Arbol / ha **	Distribuc.* Geográfica	SI / No	Gremio (luz)	Suelos	Tipo dispersor (aves, mamif, etc)	TasaRegenerac. (% Latizal alto) ***	Nivel de aprovech. forestal				
<i>Focales</i>												
<i>Carapa guianensis</i>	5.3	1	No	Gen	Humedad/ DB	Mamif. grandes	(43.3%) Baja	Alta		Muy lenta		
<i>Lecythis ampla</i>	0.9	1	Si	Gen	DB, drenaje	Mamif. grandes, aves	(19%) Baja	Alta		Lenta		
<i>Eschweilera costaricensis</i>	4.5	3	No	Gen	DB	Mamif grandes y pequeños	(67.6%) Alta	Ninguna		Lenta		
<i>Pouteria durilandii</i>	2.8	1	No	Gen	Buen drenaje	Mamiferos	(30.6%) Baja	Ninguno		Muy lenta		
<i>Pouteria filipes</i>	1.5	1	Si	Gen	Buen drenaje	Mamiferos	(32.4%) Baja	Ninguno		Muy Lenta		
<i>Elaeolima glabrescens</i>	1.9	1	No	Gen	DB	Mamiferos	(30.1%) Baja	Alta		My lenta		
<i>Sacoglottis inchiogyna</i>	1.1	2	Si	Gen	DB	Mamiferos	(32.7%) Baja	Alta				
<i>Diplerix panamensis</i>	1.7	1	No	HD (SI)	Buen drenaje	Aves, Mamif. grandes.	(13.6%) Baja	Alta		Media		
<i>Tetragastris panamensis</i>	6.4	1	No	Gen	Buen drenaje	Vertebrados	(16.3%) Baja	Acceptable		Lenta		
<i>Licania affinis</i>	0.9	2	Si	Gen	Buen drenaje	Mamiferos	(14%) Baja	No comercial		Lenta		
<i>Humiriastrum diguense</i>	0.3	1	Si	Gen	Buen drenaje	Vertebrados	(21.4%) Baja	Alta		Lenta		
<i>Hyperanima alchomeoides</i>	0.4	1	Si	HD	Buen drenaje	Vertebrados	(23.8%) Baja	Alta		Lenta		
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	0.7	1	No	HD	Buen drenaje		(12%) Baja	Alta		Muy lenta		
<i>Sclerobium costaricense</i>	0.1	3	Si	Gen	Buen drenaje		(0%) Muy Baja	Alta (ilegal)		Lenta		
<i>Vitex cooperi</i>	0.4	2	Si	HD	Suelos fértiles	Vertebrados	(16.7%) Baja	Alta		Lenta		
<b>Testigo</b>												
<i>Casearia arborea</i>	15.5	1	No	HD	Buen drenaje	Vertebrados	(50.1%) Interm	No comercial		Lenta		
<i>Goatalsia meliantha</i>	5.5	1	No	HD	Suelo fértil.	Viento/Vertebr	(16.5%) Baja	Acceptable		Alta		
<i>Lacelia procera</i>	6.3	1	No	HD	Buen drenaje	Vertebrados	(42%) Baja	Acceptable		Lenta		
<i>Simarouba amara</i>	2.9	1	No	HD	Buen drenaje	Vertebrados	(41.1%) Baja	Acceptable		Muy rápida		
<i>Vochysia terruginea</i>	2.9	1	No	HD	Buen drenaje	Viento	(13.5%) Baja	Alta		Muy rápida		
<i>Xylopia sencophylla</i>	1.6	3	No	HD	Buen drenaje	Vertebrados	(31.6%) Baja	No comercial		Rápida		
<i>Pourouma bicolor</i>	8.2	1	No	Int		Vertebrados	(38.2%) Baja	No comercial		Lenta		
<i>Rollinia pittieri</i>	0.1	1	Si	HD		Vertebrados	(20%) Baja	Acceptable		Lenta		

\* Distribución geográfica. 1= Amplia; Distribución en Meso y Sur America; 2= Mesoamerica; 3= Endémica; Costa Rica y Zona Sur este de Nicaragua.

\*\* Densidad: >0.1 (alta); Densidad: <0.1 (Baja).

\*\*\*Tasa de regeneración: Alta, Baja (con base en 100% de la población).