



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en
una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado
mesoamericano**

por

Adina Chain Guadarrama

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

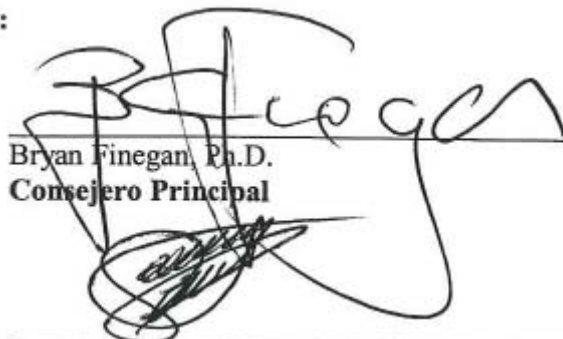
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2009

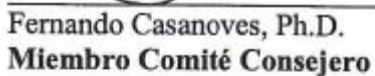
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



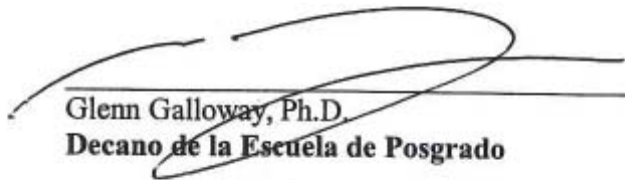
Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



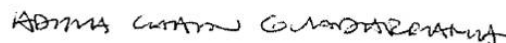
Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Nelson Zamora, Ing.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Adina Chain Guadarrama
Candidata

Nunca las estrellas de la caliente noche tropical me parecieron más brillantes y hermosas...El día vendrá en que aquí podremos mirar el cielo por el placer de contemplar estas estrellas y no para detectar los aviones que traen la muerte”.

Julio Cortázar

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo financiero que me brindó a través del programa de Formación de Científicos y Tecnólogos con una beca para realizar mis estudios de posgrado en el extranjero.

A TNC Costa Rica por el apoyo financiero para la realización de este trabajo.

Bryan Finegan, por las ideas aportadas a lo largo del trabajo y por compartir su entusiasmo en este tema que tanto me llegó a gustar. Por su apoyo y por su amistad. “Don Bryan”, todavía me debe una visita al campo.

A Fernando Casanoves, no sólo por su ayuda con la estadística y su confianza, también por la paciencia, pero sobre todo por su amistad y cariño.

A Diego Delgado, por sus revisiones y aportes, por su disponibilidad y disposición a ayudarme siempre, por sus consejos y asesorías para el trabajo en campo, y también por su amistad.

A Nelson Zamora, quien desde el INBio me ayudó con la identificación de los ejemplares botánicos, su conocimiento de los bosques tropicales merece un gran reconocimiento.

A Hugo Brenes por su ayuda con la revisión de las bases de datos y los análisis de estructura y diversidad, y a Christian Brenes por su asesoría sin citas previas en todo el trabajo de SIG. Sin su ayuda este trabajo hubiera resultado más complicado.

A Vicente Herra, por su gran ayuda en campo, por las Yupi, y su paciencia bajo la lluvia, el calor, el lodo y los mosquitos, su conocimiento en el campo es invaluable. A Leonel Coto por la ágil escalada a los árboles y su experiencia en conducción a campo traviesa que compartió conmigo.

A Alexis y su familia por el hospedaje y ayuda en la reserva indígena. A Don Álvaro y Don Bernardo, allá arriba en Palmira, y a Tin, allá bajo en la Gamba, por su ayuda en campo, su buen humor y el gallo pinto. A ellos y a todos los que durante el trabajo de campo me enseñaron los caminos y la gente de una Costa Rica que no conocía.

A Astrid, peligrosa y audaz copilota. Sin ella el campo no hubiera sido igual.

A mis amigos Sergio, Astrid, Tatiana, Michel, Natalia, Ana, Eleni y Carlita. Por las noches en el pana, en el anexo, Asia, África, y Europa (no cabe duda que somos internacionales), en Turri y más allá por Santa Rosa; por las cenas, las chelas, el baile y la música; por las risas y las frases celebres; por los abrazos, por reconfortarme y por enseñarme que la razón tiene muchas nacionalidades. Pero además por las noches que nos faltan, en Bogotá, en Xalapa, en Lima, en La Paz, en Medellín, en San Cris, en Kavala, en Commo, en Tipitapa, en el DF, y seguro aquí en Macondo, con sus palmeras y su volcán. Los quiero.

A Mildred por su amistad y hospitalidad tica, siempre por sus consejos y por escucharme; a Sidaly mi vecina, por su apoyo y amistad.

A Sergio, por ser así como es. Por enseñarme que la vida no tiene que ser tan complicada y por dejarse enseñar que a veces es rico complicarla. Por los nuevos sabores, viajes y volcanes. Por quererme así enterita.

A Aralisa, por los largos años de amistad y todas las historias. Por echarme porras, cuidarme, escucharme y regañarme siempre que es necesario. Pero sobre todo por toda la risa.

A los xalapeños. A Bodi, Jime, Ursu, Mateo, Pamela y Rodrigo. Que esparcidos por el mundo siempre me alientan a seguir.

Finalmente, con mucho cariño, a mi familia. A Ragueb por ser mi hermano, por enseñarme y cuidarme. A mis papás Ragueb y Maru, siempre por su apoyo y sus consejos. Ejemplo a seguir en el amor y en la academia.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	VI
RESUMEN	IX
SUMMARY	XI
ÍNDICE DE CUADROS	XIII
ÍNDICE DE FIGURAS	XVI
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XIX
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Justificación.....	2
1.2 Objetivos del estudio.....	4
1.3 Preguntas de estudio.....	5
2 MARCO CONCEPTUAL.....	6
2.1 Fragmentación y diversidad biológica	6
2.2 Ecología de paisaje	7
2.2.2 <i>Escala</i>	9
2.3 Corredores biológicos a escala de paisaje	10
2.4 Caracterización bosques	16
2.4.1 <i>Composición, riqueza y diversidad taxonómica</i>	17
2.4.2 <i>Estructura</i>	18
2.4.3 <i>Factores que determinan la composición y diversidad de los bosques tropicales</i>	19
3 BIBLIOGRAFÍA	22
4 ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN	29
ARTÍCULO 1. CLASIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BOSQUES DE LA RED DE CONECTIVIDAD: LAS ESPECIES Y EL AMBIENTE	
1 Introducción.....	30
2 Área de estudio.....	32
3 Metodología.....	34

3.1	Selección de sitios y muestreo de la vegetación	34
3.2	Variables de suelo y variables ambientales.....	35
3.3	Análisis de datos	37
	3.3.1 <i>Composición y clasificación de las comunidades vegetales</i>	37
	3.3.2 <i>Estructura, riqueza y diversidad taxonómica de los bosques</i>	38
	3.3.3 <i>Relación entre los tipos de bosque y las variables de clima, suelo y posición espacial</i>	39
4	Resultados.....	41
4.1	Resultados generales	41
4.2	Clasificación y caracterización de los bosques	42
	4.2.1 <i>Relaciones florísticas entre los bosques muestreados</i>	42
	4.2.2 <i>Tipos de bosque presentes en la red de conectividad</i>	49
4.3	Riqueza, diversidad y estructura de los tipos de bosque.....	50
4.4	Composición florística, ambiente y ubicación espacial	56
	4.4.1 <i>Variables ambientales y su correlación: clima, suelo y elevación</i>	56
	4.4.2 <i>Tipos de bosque y gradientes ambientales</i>	59
	4.4.2.1 Correlación de las variables ambientales y los ejes que explican la diferenciación florística de las parcelas	59
	4.4.2.2 Análisis discriminante lineal entre las variables ambientales y los tipos de bosque.....	60
	4.4.2.3 Comparación de las variables ambientales entre tipos de bosque	62
	4.4.3 <i>Variación florística y gradientes ambientales</i>	64
	4.4.3.1 Autocorrelación espacial: variables ambientales y composición florística.....	64
	4.4.3.2 Relación entre la composición florística y los factores relacionados con el ambiente la distancia geográfica.....	65
5	Discusión	69
5.1	Clasificación y caracterización de la vegetación	69
5.2	Los tipos de bosque y sus especies	70
5.3	Bosques, estructura, riqueza y diversidad	73
5.4	Bosques y ambiente.....	75

5.5	Patrones de ambiente y de especies a escala de paisaje	78
6	Conclusiones.....	83
7	Bibliografía.....	84
	Anexos	93
ARTÍCULO 2. RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD DE BOSQUES Y LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL PAISAJE CIRCUNDANTE A DIFERENTES ESCALAS		
1	Introducción.....	106
2	Área de estudio	110
3	Metodología.....	112
3.1	Caracterización de la vegetación.....	112
3.2	Caracterización del paisaje: composición y estructura	112
3.3	Análisis de datos	116
	3.3.1 <i>Correlación espacial de las variables que caracterizan a la vegetación</i>	116
	3.3.2 <i>Correlación de las variables que caracterizan el paisaje a diferentes escalas</i>	117
	3.3.3 <i>Métricas de paisaje y su relación con la vegetación</i>	117
4	Resultados.....	119
4.1	Riqueza y diversidad de especies de plantas.....	119
4.2	Estructura espacial de la diversidad y estructura de la vegetación en el paisaje..	120
4.3	Descripción general del paisaje.....	121
4.4	Estructura espacial de las variables que caracterizan el paisaje.....	123
4.5	Respuesta de la vegetación a la estructura y composición del paisaje: ¿qué dicen los modelos de regresión?	125
	4.5.1 <i>Respuestas generales</i>	125
	4.5.2 <i>Modelos de regresión múltiple</i>	127
5	Discusión	129
6	Conclusiones.....	133
7	Bibliografía.....	134
	Anexos	140

RESUMEN

Las estrategias de manejo en paisajes fragmentados deben ser construidas a partir del conocimiento de las comunidades naturales que ahí existen y los factores que limitan o favorecen su distribución, esclareciendo el papel del ambiente y la ubicación geográfica en el mantenimiento de la alta diversidad que caracteriza a los bosques tropicales. Así mismo, la planificación para la conservación en paisajes fragmentados debe incluir un mejor entendimiento de la interacción entre los patrones espaciales de paisaje y los procesos y patrones ecológicos necesarios para el mantenimiento de la biodiversidad. Entender las causas y consecuencias del cambio en el uso de la tierra, y sus efectos en los componentes de los ecosistemas, son clave para identificar efectos negativos sobre los recursos biológicos y el bienestar humano. En el área de influencia de una red de conectividad estructural propuesta entre los bosques remanentes de dos áreas prioritarias para la conservación en Costa Rica, el presente trabajo busca contribuir al conocimiento para el manejo del paisaje a través i) del estudio de la composición, estructura y diversidad de los bosques, ii) la evaluación de su respuesta a variables ambientales y de posición geográfica, y iii) la evaluación de su respuesta a parámetros de la estructura y composición del paisaje circundante a diferentes escalas. En 37 parcelas de muestreo (0.25 ha, árboles ≥ 30 cm dap, palmas ≥ 10 cm dap), a lo largo de un gradiente altitudinal (0-1500 msnm), se encontraron más de 200 especies de árboles y palmas arbóreas, agrupadas en tres tipos de bosque, a través de análisis multivariados, caracterizados por un alto recambio de especies, y distribuidos a diferentes elevaciones. Las relaciones significativas entre la composición florística y variables de suelo y clima (pruebas de correlación de Mantel), indican que la primera está determinada principalmente por gradientes edáficos y de temperatura, asociados al gradiente altitudinal. Esto apoya el papel del ambiente y la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies y el mantenimiento de la diversidad beta en este paisaje, dejando un papel secundario a la limitación en la dispersión, por la distancia geográfica entre parcelas, en la explicación de la variación florística. Las estrategias de conservación en este futuro corredor deben proteger muestras representativas de las comunidades encontradas, y la influencia dominante de los factores ambientales debe ser tomada en cuenta durante la evaluación de futuros escenarios de planificación. Los resultados sugieren además que la estructura espacial del paisaje (aislamiento y fragmentación) a diferentes escalas influye más sobre la diversidad y estructura

de la vegetación, que las métricas de composición (riqueza o heterogeneidad o disponibilidad de hábitats). La falta de una escala emergente en la respuesta de la diversidad de la vegetación al paisaje que la circunda, sugiere que existe una variedad de respuestas asociadas a características funcionales diferenciales entre las especies, que el manejo de la biodiversidad en estos paisajes tropicales fragmentados no es una tarea fácil y que la conservación de los bosques debe asentarse sobre la idea de conservación a escalas grandes, como es al caso de las redes de conectividad y corredores biológicos. Este trabajo resalta la importancia de la red al conectar bosques en un gradiente altitudinal; a corto plazo permitirá tener argumentos sólidos para la gestión de un corredor biológico que permita o restablezca la conectividad estructural y funcional entre estas dos áreas de relevancia para la conservación de la biodiversidad en la región Mesoamericana; y a largo plazo representa una línea base para propuestas de monitoreo y de modelación de especies vegetales en escenarios futuros de cambio climático.

Palabras clave: Paisaje fragmentado, bosques neotropicales, estructura y composición, diversidad beta, limitación en la dispersión, factores ambientales, arreglo espacial, escala.

SUMMARY

Management strategies for fragmented landscapes must be based on knowledge of natural communities and factors that influence their distributions, clarifying the role of the environment and geographical location in the maintenance of high diversity that characterizes tropical forests. Conservation planning in fragmented landscapes must also include a better understanding of the interaction between spatial patterns and the ecological patterns and processes needed to maintain biodiversity. Understanding the causes and consequences of land use change, and their effects on ecosystem components, are the keys to identifying negative effects on biological resources critical to human well being. On the area of influence of a previous proposed ecological connectivity network between forests of two priority conservation areas in Costa Rica, the present work aims to contribute to landscape management through i) the study of forest composition, structure and diversity, ii) the assessment of their response to environment and geographical location, and iii) the assessment of their response to the surrounding landscape structure and composition parameters at different scales. In 37 0.25 ha vegetation plots (trees ≥ 30 cm dbh, palms ≥ 10 cm dbh), along an altitudinal gradient (0-1500 m), there were > 200 species of trees and canopy palms, grouped by multivariate analysis in three forest types, with a high turnover of species and distributed at differing elevations. Significant relationships between floristic composition and soil and climate variables (Mantel tests), indicate that the former is determined mainly by edaphic and temperature gradients associated to the altitudinal gradient. This lends greater support to a niche-assembly hypothesis than to a major role for dispersal limitation in determining species turnover and diversity maintenance for this landscape. Conservation strategies in this corridor must protect representative samples of these communities, and the dominant influence of environmental factors on their distributions must be taken into account in the evaluation of future planning scenarios. Results also suggest that spatial landscape structure (related to isolation and fragmentation) at different scales has more influence on plant diversity and structure than landscape composition (habitat richness or habitat availability). The lack of an emergent scale in the response of plant communities' diversity and structure to landscape patterns, suggest the existence of a variety of plant responses associated to different species functional traits, and that biodiversity management in

fragmented tropical landscapes is not an easy task, indicating that forests' conservation must be focused on broad scales. This work highlights the importance of this ecology network connecting forest along an altitudinal gradient; in short term will allow to have solid arguments for the future management of a biological corridor between this two priority conservation areas in Mesoamerica, that in turn allow the structural and functional connectivity; and in long term represents a base line to ecological monitoring and species modeling under different climate change scenarios.

Key words: Fragmented landscapes, neotropical forests, structure and composition, beta diversity, dispersal limitation, environmental factors, spatial arrangement, scale

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Algunas métricas de composición y estructura de un paisaje (Turner et á. 2001)..... 9

ARTÍCULO 1. CLASIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BOSQUES DE LA RED DE CONECTIVIDAD: LAS ESPECIES Y EL AMBIENTE

Cuadro 1. Número de parcelas, área total muestreada, rango de elevación en el que se distribuyen y elevación promedio de cada uno de los tipos de bosque determinados a partir del análisis de conglomerados. 44

Cuadro 2. Especies indicadoras ($p < 0.05$) para los tres tipos de bosque, ordenadas por su VI en orden descendente. Resultado de la prueba de Monte Carlo con 1000 permutaciones, realizada con los datos de especies de palmas ($dap > 10$ cm) y árboles ($dap > 30$ cm) de 37 parcelas de 0.25 ha muestreadas..... 48

Cuadro 3. Promedios (\pm error estándar) de riqueza e índices de diversidad y para los tres tipos de bosque y prueba de comparación múltiple LSD de Fisher ($\alpha=0.05$), con datos de vegetación de 37 parcelas de 0.25 ha de árboles ≥ 30 cm de dap y palmas ≥ 10 cm de dap. 50

Cuadro 4. Estadística descriptiva de las características climática s(obtenidas de Worldclim) y de elevación obtenidas de 37 parcelas de muestreo (0.25 ha)..... 57

Cuadro 5. Estadística descriptiva de las propiedades químicas y físicas del suelo de las 37 parcelas (0.25 ha) muestreadas..... 57

Cuadro 6. Matriz de correlación con los coeficientes de Pearson entre las variables de suelo, clima y elevación de de las parcelas muestreadas. 58

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de suelo, clima, elevación y posición geográfica y los ejes de ordenación resultantes del análisis de NMS. Las variables estén separadas según su categoría (suelo, clima, elevación y posición) y en orden descendente según su grado de correlación con el eje 2 que explica la mayor variación entre parcelas. Entre paréntesis se indica el porcentaje explicado por cada eje en la diferenciación de los tres tipos de bosque encontrados en la red de conectividad..... 60

Cuadro 8. Resultados de los análisis de varianza y de las pruebas de comparación de medias de LSD de Fisher entre tipos de bosque (datos de árboles y palmas) y variables ambientales,

separadas por categoría de suelo, clima y elevación. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre bosques.....	63
Cuadro 9. Pruebas de correlación de Mantel simples entre composición florística y variables ambientales, y pruebas de correlación de Mantel parciales controlando la distancia geográfica. Se muestran también las correlaciones simples entre composición florística y distancia geográfica, y controlando factores ambientales significativos (entre parentesis).	68

ARTÍCULO 2. RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD DE BOSQUES Y LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL PAISAJE CIRCUNDANTE A DIFERENTES ESCALAS

Cuadro 1. Métricas calculadas para la clase bosque y a nivel de todo el paisaje en cada una de las escalas determinadas para el estudio, según McGarigal y Marks (1995).	115
Cuadro 2. Estadística descriptiva de las variables que caracterizan la vegetación de 37 parcelas (0.25 ha) de bosque en el paisaje donde esta ubicada la red de conectividad estudiada.	120
Cuadro 3. Características de composición y estructura del paisaje en el que se ubican las parcelas de vegetación y la red de conectividad estudiada.....	122
Cuadro 4. Características de estructura y composición de las clases que conforman el paisaje en el que se ubica la red de conectividad. CA: área de clase, PLAND: porcentaje del paisaje, NP: número de parches, AREA_MN: área promedio \pm desviación Estándar, ENN: Distancia euclídea promedio al vecino más cercano \pm desviación estándar, PLADJ: Porcentaje de adyacencia iguales.	123
Cuadro 5. Resumen de frecuencias de la respuesta de la diversidad y estructura de la vegetación (árboles \geq 30 cm de dap y palmas \geq 10 cm dap) a las variables que caracterizan la estructura y composición del paisaje a diferentes escalas, en el área de influencia de la red de conectividad estudiada (PR: riqueza de parches, PD: densidad de parches, CONT: contagio, BS_PLADJ: número de adyacencias iguales, BS_PD: densidad de parches de bosque, BS_ENN: distancia al vecino más cercano de bosque).	126
Cuadro 6. Modelos de regresión múltiple entre las métricas de paisaje y las medidas de riqueza y diversidad de plantas. Se observan los coeficientes de determinación (ECMP: error cuadrático medio de predicción, AIC: criterio de información de Akaike), y las métricas	

que explican la riqueza y diversidad de plantas (%SC: porcentaje de la suma de cuadrados, p: probabilidad de la variable en el modelo).....	128
Cuadro 7. Modelos de regresión múltiple entre las métricas de paisaje y las medidas de estructura de la vegetación. Se observan los coeficientes de determinación (ECMP: error cuadrático medio de predicción), y las métricas que explican la riqueza y diversidad de plantas (%SC: porcentaje de la suma de cuadrados, p: probabilidad de la variable en el modelo).....	129

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Red ecológica de conservación para la conectividad del Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa (Céspedes et ál. 2007). La red involucra dos áreas de estabilidad diferente al cambio de uso de suelo..... 15
- ARTÍCULO 1. CLASIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BOSQUES DE LA RED DE CONECTIVIDAD: LAS ESPECIES Y EL AMBIENTE
- Figura 1. Ubicación de la red de conectividad entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas de la península de Osa. La red conecta un total de 127 núcleos de bosque prioritarios. 34
- Figura 2. Mapa de ubicación de las 37 parcelas de muestreo (0.25 ha) a lo largo del gradiente altitudinal que cubre la red (0-1500 msnm). Las parcelas se diferencian también según el tipo de bosque en que fueron agrupadas por el resultado del análisis de conglomerados.42
- Figura 3. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward, distancia euclídea) de la vegetación (árboles ≥ 30 cm de dap y palmas ≥ 10 cm de dap) de 37 parcelas de 0.25 ha muestreadas a lo largo del paisaje..... 43
- Figura 4. Diagrama de ordenación que muestra la relación entre las 37 parcelas de 0.25 ha y las especies más importantes en ellas. Composición florística de los bosques: especies de mayor peso ecológico y especies indicadoras. 46
- Figura 5. Diez especies de mayor relevancia ecológica en función del IVI calculado para todo el bosque, para los tres tipos de bosque identificados en la red de conectividad estudiada al sur de Costa Rica. 47
- Figura 6. Curva de rango abundancia graficada entre el rango de las especies y su número de individuos, para cada uno de los tres tipos de bosque identificados en la red de conectividad..... 51
- Figura 7. Curvas de acumulación de especies para los tres tipos de bosque según a) el número de parcelas muestreadas (0.25 ha),y b) el número de individuos con muestras aleatorizadas de 50 individuos. Las barras verticales representan el error estándar. 53
- Figura 8. Distribución promedio por clase diamétrica del número de individuos (N) para los árboles ≥ 30 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivada del ANDEVA y de la prueba de comparación LSD de Fisher, denotan

diferencias significativas entre bosques. Las barras verticales representan el error estándar.....	54
Figura 9. Distribución promedio por clase diamétrica del área basal (G, en m ²) por hectárea, para los árboles ≥ 30 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivada del ANDEVA y de la prueba de comparación LSD de Fisher, denotan diferencias significativas entre bosques. Las barras verticales representan el error estándar.....	54
Figura 10. Distribución promedio por clase diamétrica del número de individuos por hectárea, para las palmas ≥ 10 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivadas de la prueba de Kurskal Wallis, denotan diferencias significativas entre bosque. Las barras verticales representan el error estándar.	55
Figura 11. Distribución promedio por clase diamétrica del área basal (m ² /ha) por hectárea, para las palmas ≥ 10 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivadas de la prueba de Kurskal Wallis, denotan diferencias significativas entre bosques. Las barras verticales representan el error estándar.	56
Figura 12. Gráfico biplot resultado del análisis discriminante lineal de las variables ambientales y la elevación con los tipos de bosque. Los tipos de Bosque 1, 2 y 3 se diferencian en el eje canónico 1. Figuras y colores diferentes representan parcelas pertenecientes a los 3 tipos de bosque: círculos amarillos Bosque 3, cuadrados azules Bosque 2, y triángulos rojos Bosque 1.....	61
Figura 13. Gráfico biplot resultado del análisis discriminante lineal de las variables de suelo con los tipos de bosque. Los tipos de bosque 1 y 3 y se diferencian de 2 en el eje canónico 1. Figuras y colores diferentes representan parcelas pertenecientes a los 3 tipos de bosque: círculos amarillos Bosque 3, cuadrados azules Bosque 2, y triángulos rojos Bosque 1. .	62
Figura 14. Coeficientes de autocorrelación espacial de pares de parcelas de bosque para 21 clases de distancia geográfica. Las comparaciones de Mantel son a partir de matrices de distancia de composición florística (rombos), elevación (cuadrados), clima (tres medidas de temperatura y tres medidas de precipitación, combinadas, triángulos), textura de suelo (suelo T = % de arena, arcillo y limo combinados; en asteriscos) y química de suelo (suelo Q = pH y cantidad de Ca, K, Mg, P combinados; en círculos). Los puntos de tamaño grande en cada serie corresponden a correlaciones significativas ($p < 0.05$), y puntos tamaño pequeño corresponden a correlaciones no significativas.	64

ARTÍCULO 2. RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD DE BOSQUES Y LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL PAISAJE CIRCUNDANTE A DIFERENTES ESCALAS

- Figura 1. Ubicación de la red de conectividad entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa..... 111
- Figura 2. Zona de estudio para la caracterización de la vegetación y del paisaje en el que se encuentra ubicada la red de conectividad. Se observa el área de influencia de la red propuesta inicialmente en dos zonas según su estabilidad al cambio y el área del paisaje para el presente estudio. 113
- Figura 3. Ejemplo de caracterización del paisaje a diferentes escalas (3000 y 1000 m) alrededor de las parcelas de muestreo de la vegetación. Para cada una de las parcelas se hizo una caracterización a 6 escalas diferentes desde los 500 a los 3000 m en intervalos de 500 m. 114
- Figura 4. Coeficientes de correlación de Spearman producto de la correlación del valor de cada una de las variables de composición y estructura del paisaje medidas a una escala de 500 m contra el valor de las mismas variables medidas en distintas escalas (1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m)..... 124
- Figura 5. Coeficientes de correlación de Spearman producto de la correlación del valor de cada una de las variables de composición y estructura del bosque medidas a una escala de 500 m contra el valor de las mismas variables medidas en distintas escalas (1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m)..... 124

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

dap: diámetro a la altura del pecho.

msnm: metros sobre el nivel del mar.

SIG: Sistema de información geográfica.

1 INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas en paisajes naturales han llevado a la fragmentación de los bosques originales, ya sea por la pérdida general de hábitat, la disminución en el tamaño de los parches o el aislamiento de los mismos (Bennett 2004). La conversión de tierras, en su mayor parte debido a la agricultura, es la principal causa de la pérdida de biodiversidad que afecta la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, su interacción con la atmósfera, los sistemas acuáticos y tierras adyacentes, y los ciclos biogeoquímicos globales (Goklany 1998). Quizá el impacto más grande de la destrucción de los bosques tropicales es la pérdida de servicios ecosistémicos naturales; estudios recientes revelan que los bosques tropicales juegan un papel más relevante para mantener nuestro planeta habitable del que se creía anteriormente (Laurance 1999).

En la actualidad los objetivos de conservación han cambiando de un enfoque a nivel de especies y los efectos que los cambios ambientales provocan sobre ellas, a un enfoque de escalas más grandes, en donde el impacto de las condiciones ambientales sobre la conservación de las especies está en función de las prácticas del uso de suelo en una escala mayor (Burke 2000). El futuro de la mayoría de los paisajes está cada día más determinado por las actividades humanas, las cuales de manera directa o indirecta modifican los patrones y los procesos existentes (Hobbs 1997), de manera que la conservación de la biodiversidad y los patrones que la subyacen, deben establecerse bajo un acercamiento de paisaje y el establecimiento de redes de áreas de conservación (Burke 2000).

Los cambios en las comunidades naturales como consecuencia de la destrucción y fragmentación de sus hábitats, han llevado a la formulación de iniciativas para mantener o restaurar la conectividad en paisajes modificados (Bennett 2004). Minimizar los efectos del aislamiento mediante una mejora en la conectividad del paisaje es una forma de contrarrestar los efectos negativos de la fragmentación sobre las comunidades naturales, manteniendo las características de hábitat que permitan a las especies desplazarse (Bennett 2004). Los corredores biológicos han sido ampliamente reconocidos como herramientas potenciales para el mantenimiento de la conectividad entre sitios de importancia para la conservación, enlazando remanentes de bosques y conservando la biodiversidad ahí presente (Bennet 2004,

Laurance 2004, Céspedes et ál. 2007), y surgen como respuesta a la necesidad de conectar áreas protegidas en redes amplias de tierras manejadas, sobre todo ante la creciente necesidad de conservación en las regiones tropicales.

La biodiversidad no sólo está amenazada por el proceso de fragmentación como resultado del cambio de uso del suelo en los bosques naturales. El efecto del cambio climático provocado por las actividades humanas muestra que los hábitats de muchas especies se desplazarán hacia los polos o hacia altitudes mayores respecto a sus localidades actuales, cambiando la composición de las comunidades, según la velocidad de respuesta y la capacidad de adaptación de las distintas especies o grupos de especies (IPCC 2002). El establecimiento de corredores biológicos surge también como una de las estrategias de adaptación al cambio climático que buscan reducir el impacto y fomentar la conservación y el uso sostenible de la biodiversidad, al reducir las demandas de dispersión de las especies generadas por la alteración de la distribución de sus hábitats, derivada de los cambios en la distribución de la temperatura y la precipitación esperados (IPCC 2002, Williams et ál. 2005).

El entendimiento de los patrones y procesos a escala de paisaje es esencial para la planeación y manejo racional del uso de la tierra, tanto para la producción como para la conservación de la biodiversidad (Hobbs 1997). Las estrategias adecuadas de conservación a estas escalas deben construirse sobre una base de conocimiento de las comunidades naturales que ahí ocurren, ya sea a través de herramientas de sensores remotos y SIG, o de la evaluación directa en campo y la identificación de comunidades o asociaciones florísticas (Jennings 2000). Además, los objetivos de estas estrategias de conservación deben ser monitoreados, a través de la evaluación del estado de conservación y las amenazas a las comunidades de flora y fauna en el paisaje, y del modelaje de las respuestas que éstas tendrán ante los cambios en la estructura y composición del paisaje, y a nivel global como repuesta al cambio climático.

1.1 Justificación

Los corredores como concepto para la conservación de la biodiversidad muchas veces han sido aceptados e implementados con poca información que guíe su diseño, ubicación y manejo (Bennett 2004). No siempre existe suficiente información sobre los requisitos de hábitat de las especies y las comunidades, sobre el uso potencial que ellas hacen de estos enlaces de paisaje,

y sobre la escala de sus desplazamientos y los factores que limitan o favorecen el mismo a través de paisajes degradados con predominio humano. Actualmente es todavía menor la comprensión del papel que podrían desempeñar los enlaces en la conservación de especies y comunidades de plantas (Bennett 2004).

Es indispensable buscar la manera en que las áreas silvestres protegidas de los países del neotrópico, puedan conectarse funcionalmente entre ellas, de tal forma que el sistema de áreas silvestres este formado por redes funcionales que aumenten las probabilidades para que los sistemas ecológicos puedan otorgar servicios ecosistémicos y afrontar con resiliencia los efectos del cambio global (SINAC-MINAE 2007). Cuando los modelos de conectividad están basados en el grado de fricción o dificultad de movimiento para la conexión entre áreas silvestres protegidas, es posible obtener lo que se conoce como redes de conectividad, que funcionan como insumos para la planificación territorial y para la definición de corredores biológicos (SINAC-MINAE 2007).

La red ecológica de conservación propuesta entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas de la península de Osa, en Costa Rica (Céspedes et ál. 2007), se estableció evaluando la facilidad que el paisaje otorga al movimiento de especies, a través de un análisis multicriterio espacial, y el análisis de los cambios temporales y espaciales en el uso de la tierra en el área, los cuales permitieron priorizar los tipos de hábitat más apropiados para especies dependientes de bosque y establecer núcleos de bosque prioritarios para conservar (Céspedes et ál. 2007). El área de conservación Osa contiene el principal remanente de bosque lluvioso tropical de la vertiente del Pacífico de América Central, mientras que el Parque Internacional La Amistad, que se extiende entre Costa Rica y Panamá, contiene uno de los bosques lluviosos primarios más extensos en Mesoamérica (Céspedes et ál. 2007). En la superficie intermedia entre estos dos sitios, el porcentaje de área bajo manejo para fines de conservación es escaso, y los ecosistemas del área de amortiguamiento del Parque Internacional La Amistad han sido objeto de una alteración progresiva en los últimos 40 años (Céspedes et ál. 2007); además ambas áreas a conectar han sido seleccionadas como de acción prioritaria por la conservación por Calderón et ál. (2004). Por todo lo anterior es urgente promover iniciativas de conservación que mantengan y/o restablezcan la conectividad entre ambos sitios de interés para la conservación regional.

Es necesaria la realización de estudios sobre las especies de plantas y las comunidades de bosque inmersas dentro del área propuesta para la red, que permitan establecer i) la diversidad de especies que el paisaje está conservando; ii) si éste otorga o no continuidad de hábitat adecuado y, iii) si las comunidades distintas responden de manera diferencial al proceso de fragmentación y pérdida o modificación del hábitat. Los fragmentos de bosque prioritarios incorporados dentro de la red propuesta por Céspedes et ál. (2007) constituyen el resultado de un proceso de revisión y de priorización entre opciones existentes, de manera que es importante evaluar en campo dichos fragmentos y establecer su estado.

1.2 Objetivos del estudio

1.2.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento para el manejo del paisaje a través del estudio de los núcleos de bosque priorizados para mantener la conectividad entre las áreas de conservación Osa y La Amistad Pacífico, Costa Rica, y del estudio de su relación con respecto a variables ambientales, su disposición espacial, y la estructura y composición del paisaje circundante.

1.2.2 Objetivos específicos

Lo anterior se logrará a través de los siguientes objetivos particulares:

- Caracterizar e identificar tipos de bosque a partir del estudio de la composición florística de los núcleos prioritarios propuestos en la red de conectividad
- Caracteriza y comparar la estructura, composición, riqueza y diversidad vegetal, y el ambiente, entre los tipos de bosque identificados
- Evaluar el grado de autocorrelación espacial de los datos florísticos y de las variables ambientales de los sitios muestreados a diferentes distancias geográficas
- Evaluar la relación entre la composición florística y los factores relacionados con el ambiente (suelo y clima) y la distancia geográfica
- Examinar la relación existente entre la diversidad y estructura de la vegetación con la estructura del paisaje a diferentes escalas

1.3 Preguntas de estudio

Un trabajo de esta naturaleza permite responder distintas preguntas relacionadas con la conservación y la ecología de paisaje, en particular:

- ¿Qué y cuánto se está conservando dentro de los tipos de bosque naturales de la red de conectividad propuesta?
- ¿Qué variables determinan las características y las distribuciones espaciales de los tipos de bosque presentes en la región?
- ¿La autocorrelación espacial entre las variables que determinan la composición florística es un factor explicativo adicional a las relaciones observadas?
- ¿Cuál es la relación de la estructura y la diversidad de los bosques remanentes con la estructura y composición del paisaje a diferentes escalas?

Como respuestas a las preguntas planteadas se espera:

- que la composición, estructura y diversidad taxonómica del bosque cambie conforme varíe el gradiente altitudinal, los tipos de suelo y aumente la distancia geográfica (p.e. a mayor elevación, menor diversidad)
- que la composición, estructura y diversidad de la vegetación se vean afectadas por la estructura y diversidad del paisaje (p.e. a mayor diversidad de hábitats, mayor diversidad de especies)
- que las relaciones entre variables de composición, diversidad y estructura de la vegetación, y las variables de paisaje varíen según la escala

Este trabajo se encuentra enmarcado dentro de un esfuerzo de investigación mayor que incluye la investigación con otros grupos indicadores (escarabajos) y con las comunidades humanas que habitan el área. Representa una investigación de línea base para el monitoreo, y un acercamiento al entendimiento de la respuesta de la vegetación al cambio en estructura y composición de los paisajes fragmentados.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Fragmentación y diversidad biológica

La fragmentación del hábitat es uno de los efectos más visibles y extensivos de la presencia humana sobre la biodiversidad en los paisajes naturales; la transformación de los bosques tropicales por las actividades humanas, como la agricultura y la tala excesiva, han dado lugar a paisajes fragmentados, trayendo consigo no sólo alteraciones a nivel local y regional del ambiente físico y el clima, sino también la pérdida de especies por la reducción de la cobertura boscosa, y la consecuente reducción de área total y la diversidad de hábitats disponibles (Kattan 2002, Gascon et ál. 2004).

Debido a la naturaleza dinámica de los paisajes, la fragmentación altera el comportamiento de las interacciones naturales que ahí ocurren y el funcionamiento del paisaje completo, y si una parte substancial de un paisaje tropical es deforestada, la función ecológica del paisaje fragmentado puede ser permanentemente alterada de su estado natural (Gascon et ál. 2004). La deforestación no es aleatoria, se concentra en zonas con ciertas características topográficas (zonas aptas para la agricultura) extirpando los hábitats y las especies asociadas a esas condiciones, y cuando se reduce el área total disponible en el paisaje también se afecta a aquellas especies que necesitan un hábitat continuo de gran tamaño para poder mantener poblaciones viables (Kattan 2002).

Los paisajes fragmentados están conformados por remanentes del bosque original, de tamaños y formas variables, inmersos en una matriz de hábitats transformados (Kattan 2002). Las poblaciones pueden quedar aisladas en los parches remanentes, y pueden disminuir su tamaño incrementando el riesgo de extinción, dependiendo, entre otros factores, de su capacidad de dispersión entre parches de bosque y la utilización que hagan del paisaje modificado para encontrar recursos para su sobrevivencia (Kattan 2002, Gascon et ál. 2004).

Al estudiar los posibles efectos de la fragmentación ha existido un sesgo hacia la extinción de especies animales, y se conoce relativamente menos acerca de los efectos que ésta tiene sobre la supervivencia de las plantas (Kattan 2002). Sin embargo, se sabe que las comunidades vegetales, al igual que las animales, sufren cambios en su composición y estructura, y que las especies que las componen son susceptibles a extinguirse una vez ocurrida la fragmentación

del bosque; ya sea primero por la reducción del tamaño del fragmento y por el efecto de borde, en donde los cambios en las condiciones abióticas (mayor luz, más viento y menos humedad) causan la mortalidad de muchas especies de plantas, inhiben la regeneración de las especies tolerantes a la sombra típicas del bosque primario y estimulan la proliferación de lianas, y a veces, de especies exóticas; o en segundo, por el grado de aislamiento del fragmento que impide el arribo de nuevos individuos o que provoca la extinción local de ciertas especies de árboles (Saunders et ál. 1991, Primack 1993, Meffe y Carroll 1994, Laurance et ál. 1998, García 2002, Brokaw 2002, Laurance 2002).

2.2 Ecología de paisaje

La ecología de paisaje estudia la interacción entre los patrones espaciales y los procesos ecológicos; es decir, las causas y consecuencias de la heterogeneidad espacial a lo largo de un rango de escalas, ya sea estudiando las relaciones espaciales entre los elementos del paisaje o ecosistemas, los flujos de energía, nutrientes minerales, y especies, o la dinámica ecológica del mosaico del paisaje a través del tiempo (Turner et ál. 2001). La ecología de paisaje está basada en dos aspectos principales; primero, la importancia de la configuración espacial para los procesos ecológicos y, segundo, las áreas espaciales en las que trabaja, que son mucho más grandes que las tradicionalmente estudiadas en la ecología (Turner et ál. 2001). En este sentido un paisaje se define como un área, de kilómetros de extensión, espacialmente heterogénea, compuesta de una matriz (el tipo de cobertura mejor representada y de alta conectividad) en la cual se encuentran inmersos parches de diferentes coberturas (Turner et ál. 2001). La biodiversidad existente en un paisaje interactúa dinámicamente entre parches, y está dada por la composición de cada uno de estos parches y las interacciones dinámicas entre los elementos del paisaje (Gascon et ál. 2004).

En muchas regiones es necesario ampliar el enfoque de conservación basado en reservas y encontrar formas de mejorar la conservación de la naturaleza por medio del manejo del paisaje (Bennett 2004). La escala de conservación a nivel de paisajes ayuda a entender cambios en los ecosistemas causados por factores ambientales y antropogénicos como el incremento poblacional y el cambio climático (Gascon et ál. 2004).

2.2.1 Descripción y cuantificación del paisaje

Para entender las interacciones entre los patrones espaciales y los procesos ecológicos, es necesario contar con métodos para describir y cuantificar los patrones espaciales, y definir la escala a la que éstos serán medidos (Turner et al 2001). El paisaje puede ser descrito en términos de su composición y estructura a través de distintas métricas. Las métricas que cuantifican la composición miden lo que está presente y su cantidad relativa (proporción), sin hacer referencia a su localización dentro del paisaje (Cuadro 1); mientras que las métricas de estructura hablan del arreglo espacial de los tipos de hábitat (Turner et al. 2001, Farina 2006). Las métricas pueden ser obtenidas para distintos niveles del paisaje, ya sea a nivel de parche, clase o el paisaje completo; los índices de clase por ejemplo representan la distribución espacial y el patrón dentro del paisaje para un solo tipo de uso de suelo, mientras que los índices de paisaje representan el patrón espacial del paisaje completo al considerar a todos los tipos de parches simultáneamente; en este sentido los índices que describen el paisaje suelen tener un grado de interpretación diferente, según el nivel al que se hayan obtenido, de manera que el investigador debe resaltar que característica del paisaje el índice describe mejor, *p.e.*, ejemplo fragmentación o heterogeneidad (McGarigal y Marks 1995).

La composición y estructura del paisaje pueden explicar los procesos y patrones ecológicos a través de distintas escalas, y por ello la cuantificación y descripción del paisaje es útil y necesaria para entender los efectos que tienen los patrones (paisajes muy o poco fragmentados, conectados, o diversos) sobre los procesos ecológicos (*p.e.*, diversidad, estructura) y para documentar ya sea cambios en escala y tiempo, o diferencias entre dos o más paisajes (Turner et al. 2001). El tamaño, forma y diversidad de parches de hábitat y su grado de aislamiento, son factores importantes que se sabe determinan la diversidad y abundancia de especies en los paisajes (Turner 1989, Metzger 1997, Metzger y Décamps 1997, Metzger 2000).

Cuadro 1. Algunas métricas de composición y estructura de un paisaje (Turner et ál. 2001)

	Métrica	Descripción
Composición del paisaje	Fracción o proporción	Proporción del paisaje ocupada por cada tipo de cobertura presente.
	Riqueza relativa	Número de tipos de cobertura presente.
	Diversidad y dominancia	Diversidad: se refiere a qué tan equitativamente están distribuidas las proporciones relativas de tipos de cobertura. Un alto valor de diversidad indica mayor equitatividad, y viceversa. Dominancia: es la desviación de la máxima diversidad posible; valores altos indican dominancia de unos pocos tipos de cobertura.
Configuración espacial (estructura) a nivel de paisaje	Probabilidad de adyacencia	La probabilidad de que una celda de un tipo de cobertura i esté adyacente a un tipo de cobertura j . Es una métrica sensible a la distribución espacial a escalas finas de los tipos de cobertura.
	Contagio	Distingue en el paisaje los patrones que están agrupados o esparcidos. Valores altos indican patrones agregados a lo largo del paisaje.
	Conectividad	Si un patrón en el paisaje puede ser representado como una serie de nodos y uniones, la conectividad está dada por el número de uniones entre el número de nodos en la red.
Estructura o configuración espacial a nivel de parche	Área y perímetro del parche	Pueden ser resumidos para el paisaje total o por tipo de cobertura, y permiten obtener cocientes perímetro/área que son índices de complejidad de forma, donde valores altos indican parches con una forma de borde compleja o alargada.
	Conectividad	Para un tipo de cobertura i . Se mide calculando la distancia promedio entre parches de ese tipo de cobertura. Está dada por la proporción del hábitat i en el paisaje.
	Índice de proximidad	El grado en que los parches en el paisaje están aislados de otros parches del mismo tipo de cobertura.

2.2.2 Escala

La escala es un concepto fundamental en la ecología, pues la mayoría de los fenómenos ecológicos son dependientes de ella; los patrones que observamos pueden estar determinados por el comportamiento colectivo de muchos procesos pequeños que se mueven a diferentes escalas, o bien inducidos por procesos que actúan a escalas más grandes (Turner et ál. 2001, Farina 2006). Particularmente, en la ecología de paisaje la escala se refiere a las dimensiones espaciales o temporales en las cuales un organismo o un patrón o proceso es reconocido (Turner et ál. 2001, Farina 2006).

En el análisis de un mosaico terrestre el cambio de escala se puede dar cambiando la resolución (precisión de medición determinada por el tamaño del grano o la unidad espacial mínima) o el área o extensión de estudio (Farina 2006). La escala de observación, es decir aquella que se utiliza para medir un proceso, permite entender la escala exhibida por un fenómeno natural que es independiente del control del observador; por ejemplo, es posible estudiar la escala a la cual la heterogeneidad del paisaje se correlaciona con las asociaciones

de organismos (*p.e.*, plantas, escarabajos), y conocer qué información se preserva y cuál se pierde cuando nos movemos de una escala a otra (Farina 2006).

Los conceptos de jerarquía y escala están inevitablemente unidos. La teoría de la jerarquía, ampliamente aceptada dentro de la ecología de paisaje, toma en cuenta a la escala como determinante de patrones y procesos, y la necesidad de rastrear fenómenos a diferentes niveles de escalas espacio-temporales (Farina 2006). Esta teoría considera la complejidad como un atributo intrínseco del paisaje, y explica cómo los diferentes componentes del paisaje, localizados a cierta escala, están en contacto con otros componentes visibles a diferente escala de resolución; la teoría considera a un sistema como un componente de un sistema más grande, el cual a su vez está compuesto de subsistemas, y cuyas características cambien de un nivel a otro (Turner et ál. 2001, Farina 2006). De esta manera es posible escalar, como ya se planteó, la distribución espacial de comunidades de plantas o el comportamiento de los animales, y mirar como el moverse de una escala a otra modifica sus propiedades ecológicas.

La resolución y el área total a estudiar, también influyen las métricas de paisaje, y la relación que éstas puedan tener con la diversidad presente en las diferentes escalas, pues a distintas escalas los tipos de cobertura existentes en el paisaje pueden ser sub o sobre representados, y las relaciones entre éstos cambian al modificarse su tamaño, forma y complejidad (Turner et ál. 2001). En la actualidad, el uso de tecnologías de sensores remotos y SIG permite investigar procesos a lo largo de un amplio rango de escalas, permitiendo encontrar la mejor resolución para captar el proceso que estamos estudiando (Farina 2006).

2.3 Corredores biológicos a escala de paisaje

El establecimiento y el manejo de áreas protegidas ha sido durante mucho tiempo la principal forma de conservación, y sin duda en la actualidad éstas siguen siendo los elementos individuales más importantes de las regiones donde existe un objetivo de conservación (SINAC-MINAE 2007). Sin embargo, el establecimiento y diseño de las reservas no siempre se realiza tomando en cuenta el tamaño y la forma adecuada, y muchas veces no son capaces de lograr sus objetivos de conservación a largo plazo (SINAC-MINAE 2007, Primack 1993). En este sentido, resulta prioritario el desarrollo y la implementación de redes interconectadas de territorios que unan las áreas protegidas de una región a través de corredores en una sola

área funcional a una escala mayor, que permitan no sólo la protección de ecosistemas y especies focales, sino que apoyen los procesos ecológicos dentro de sus rangos naturales de variabilidad (Poiani et ál. 2001, SINAC-MINAE 2007). En particular los cambios en la biodiversidad e integridad de los paisajes fragmentados apuntan a favor de la construcción de corredores de conservación, donde usos de tierra amigables con la biodiversidad puedan ser integrados con fragmentos de hábitat natural en redes interconectadas que ayudan a restaurar los aspectos funcionales del paisaje (Gascon et ál. 2004).

Los corredores conectan parches de hábitat y permiten incrementar el movimiento de animales y plantas entre parches, lo cual tiene impactos positivos sobre las poblaciones de plantas y las interacciones de comunidades en paisajes fragmentados (Tewksbury et ál. 2002). Los corredores difieren según los objetivos de conservación, pero también lo hacen en función de la escala en la que se desempeñan; los enlaces a escala de paisaje, son los que unen reservas de conservación y suelen tener como propósito mantener la conectividad para agrupaciones enteras más que para especies individuales (Bennett 2004). Los enlaces de paisaje, a través de corredores de hábitat a escala más pequeña, incrementan la conectividad a escalas grandes, proporcionando un enlace continuo, o casi continuo, de hábitat adecuados para la vida silvestre, promoviendo la conectividad en paisajes enteros compuestos por mosaicos de diferentes tipos de hábitat y reduciendo los efectos nocivos del aislamiento causado por la fragmentación (Bennett 2004, SINAC-MINAE 2007).

Los enlaces de paisaje suelen ser áreas importantes de hábitat cuyas dimensiones se miden en kilómetros o más; pueden ser tramos anchos de hábitat natural entre reservas de conservación, sistemas de ríos importantes y vegetación ribereña relacionada, tramos de bosques o mosaicos de bosques diseñados para minimizar los impactos de la tala en bosques bajo manejo, y hábitat que proporcionan alimento y refugio a especies a lo largo de sendas de migración (Bennett 2004). Los enlaces no sólo sirven como sendas para el desplazamiento de animales y plantas, sino que éstos juegan un papel ecológico más amplio en el paisaje, otorgando beneficios para la conservación y la provisión de servicios ecosistémicos (protección de fuentes de agua, dispersión, etc.), puesto que en muchas situaciones sustentan comunidades enteras de plantas y animales, incluyendo aquellos característicos del hábitat interior (Bennett 2004, Laurance 2004). También pueden contribuir a la conservación de especies prioritarias o aumentar la representatividad de ciertos tipos de comunidades naturales dentro del sistema nacional de

tierras sujetas a conservación (SINAC-MINAE 2007), a través de la conservación de hábitat similares en términos de estructura y composición florística a los bosques que conectan (Laurance 2004).

Los corredores biológicos son un concepto relativamente nuevo, representan un desafío en su establecimiento pues en gran medida atraviesan tierras privadas y su gestión es incipiente (SINAC-MINAE 2007), sin embargo, queda claro que son una herramienta que debe ser tomada en cuenta en las estrategias de conservación a escalas de paisaje grandes. En la actualidad, los corredores deben entenderse como un mecanismo que busca unir los objetivos de conservación con la implementación de alternativas sostenibles de uso de la tierra, de manera que para lograr la conservación es necesario llegar a un equilibrio entre las necesidades de las comunidades y el potencial de los recursos naturales (Bennet 2004, Céspedes et ál. 2007).

La supervivencia de las especies ante el cambio climático dependerá de su capacidad para adaptarse a nuevas condiciones climáticas, o a su capacidad de modificar su distribución geográfica para ubicarse en climas adecuados (Bennett 2004). Los enlaces pueden ayudar a que especies de plantas y animales amplíen su ámbito geográfico para encontrar condiciones climáticas favorables, maximizando la capacidad de las especies para continuar dentro de aquellas partes de su terreno de recorrido donde las condiciones climáticas pueden seguir siendo favorables. En particular, los enlaces a través de gradientes de elevación son los que con mayor probabilidad facilitarían los cambios efectivos de terreno.

El manejo para la conectividad de paisaje y la matriz que rodea a los fragmentos de bosque remanentes es esencial para la conservación de la biodiversidad en un clima cambiante. Además, ante la incertidumbre actual en cuanto a la naturaleza y magnitud del cambio climático, y de sus impactos potenciales, mantener y restaurar enlaces parecen ser medidas prudentes que generan beneficios de conservación (Bennett 2004). Sin embargo, hace falta tener mucho cuidado antes de sacar conclusiones en cuanto al desempeño que los enlaces pueden tener en este papel, puesto que para muchas especies la tasa de expansión de terreno requerida para responder al cambio es muy alta, y ésta puede verse limitada por factores ecológicos o antropogénicos; además la ubicación geográfica y dimensiones necesarias de los

enlaces para esos cambio de distribución geográfica no se conocen, y es probable que se requieran amplios tramos de hábitat natural continuo (Bennet 2004).

2.3.1 Una red de conectividad entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, en Costa Rica

La red ecológica de conservación propuesta entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica, pretende complementar las iniciativas de corredores existentes en la zona con un enfoque a nivel de paisaje desde el punto de vista biofísico (Céspedes et ál. 2007).

En el diseño de esta propuesta se integraron la estimación de la conectividad estructural de diferentes tipos de uso de la tierra y la influencia que los cambios temporales y espaciales generaban sobre ella. Primero se identificaron los ejes lineales de conectividad estructural y de las áreas prioritarias que servirían como núcleos de hábitat para la conservación, con base en la ponderación variables como: tamaño del área del fragmento de bosque, forma, elevación, cobertura, distancia a ríos, distancia a carreteras y densidad de poblados; para después conformar la propuesta de red de conservación en unidades de análisis con límites naturales de las subcuencas y microcuencas que eran atravesadas por la red de conectividad; y, por último, se realizó un análisis de los cambios de uso de la tierra en el marco de esas unidades de análisis, con el fin de seleccionar aquellas en las que se presenten las condiciones más favorables para la conservación (Céspedes 2006, Céspedes et ál. 2007).

A partir del análisis de cambio de uso de la tierra realizado se concluyó que el paisaje de la zona de estudio está cambiando de una estructura dominada por pastos (36% en el año de 1987) a una estructura en la que el bosque es el tipo de cobertura de mayor extensión (28%), y en donde los otros usos de tierra cada vez más intensivos, como el cultivo de palma africana y piña, se encuentran en crecimiento desplazando al cultivo de arroz y banano, mientras que el café como cultivo tradicional se mantiene estable. Aunque en el periodo 1987-2003 hubo un incremento del 18% en la superficie boscosa, se observa un incremento en el número de parches y una disminución en el tamaño promedio de éstos, lo cual se interpreta en términos de fragmentación del hábitat original y la regeneración de bosque secundario (Céspedes et ál. 2007).

La propuesta final de la red (Figura 1) conecta seis áreas protegidas (229,350 ha), cuatro en el exterior del área de la red: el Parque Internacional La Amistad y la Zona Protectora Las Tablas, pertenecientes al Área de Conservación La Amistad-Pacífico, y el Refugio de Vida Silvestre Golfito y Parque Nacional Piedras Blancas, pertenecientes al Área de Conservación Osa; así como tres al interior del área de estudio: el Refugio de Vida Silvestre Donald Peter Hayes y el Humedal Palustrino Laguna del Paraguas, del Área de Conservación Osa, y La Reserva Indígena Guaymí de Coto Brus la cual se identificó como un núcleo importante para la conectividad por la extensión del parche de bosque que mantiene (Céspedes 2006).

Los tres núcleos de bosque mayores a 1,000 ha propuestos para integrar la red ecológica de conservación (34,479 ha) junto a los parches de bosque más pequeños y los parches de los demás usos de suelo conforman un total de 65,465 ha (Céspedes 2007). El primero se encuentra ubicado en el límite sur de la Zona Protectora Las Tablas sobre la Finca Las Alturas Cotón y otros parches de bosque adyacentes; el segundo sobre la reserva Indígena Guaymí de Coto Crus y la Fila Cruces; y el tercero limita con el norte del Refugio de Vida Silvestre Golfito. Ninguno de estos parches se encuentra estrictamente protegido y están amenazados por actividades de cacería y extracción de madera, pero para el periodo analizado, pueden ser catalogados como de hábitat intacto al mantener más del 90% de su cobertura natural, sobre todo el que se encuentra en la Finca Las Alturas (Finca Cotón), que es resguardado en forma similar que un área protegida privada (Céspedes 2006).

El ramal de la red de conectividad propuesta obtuvo el menor promedio de tamaño de segmentos entre núcleos prioritarios, de la totalidad de ramales propuestos para unir las dos áreas, y presentó la mayor cantidad de núcleos prioritarios conectados; el tamaño del segmento es una aproximación de cuánto distan en promedio los núcleos de hábitat al interior de la red. El ramal pasa por los parches de bosque correspondientes al macrotipo de vegetación bosque tropical lluvioso de bajura, el cual no tiene representación en el sistema de áreas protegidas de Costa Rica y sobresale por su importancia para ser considerado en planes de conservación, además de que es considerado el macrotipo de vegetación que tiene mejores condiciones para su conservación a través de esta propuesta de red al presentar los mayores tamaños de parches promedio y la mayor cantidad de área total disponible (Céspedes 2006).

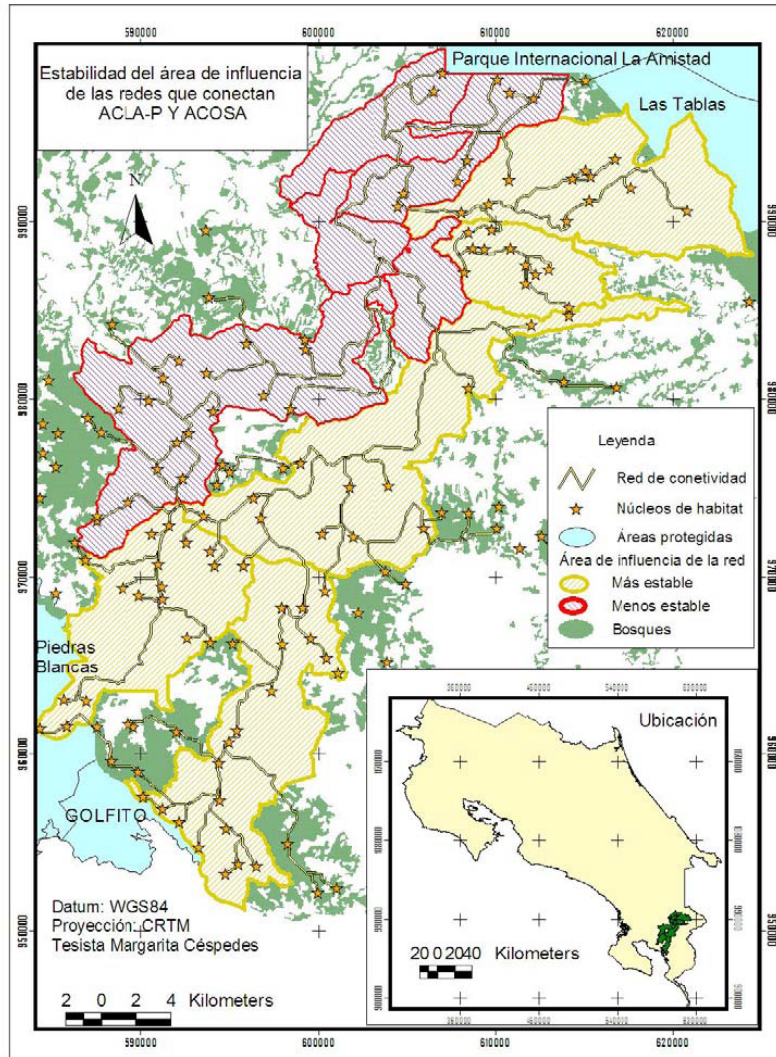


Figura 1. Red ecológica de conservación para la conectividad del Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa (Céspedes et ál. 2007). La red involucra dos áreas de estabilidad diferente al cambio de uso de suelo.

La red de conectividad propuesta es de carácter estructural con base en la idea que para las especies dependientes de bosque es favorable priorizar la mayor proporción de bosques en el paisaje y su estabilidad en el tiempo; también porque existen muchos vacíos de información en cuanto a especies prioritarias en las cuales basarse para proponer una red de conectividad funcional y sus requerimientos específicos en el área de estudio, además de que se discute el hecho de que los requerimientos de un grupo de especies en particular correspondan al grueso de especies cuyos procesos se favorecen a través de la conectividad estructural (Céspedes et ál. 2007).

2.4 Caracterización bosques

El proceso de fragmentación y la pérdida de área de bosque primario en las regiones tropicales, así como la pérdida de biodiversidad aunada a ello, hace surgir la necesidad de evaluar y monitorear los remanentes de bosque en áreas prioritarias para la conservación, a distintas escalas temporales y espaciales (Noss 1987, Noss 1990); lo anterior no sólo para comprender la estructura y función de los ecosistemas, sino para monitorear el impacto de las intervenciones de manejo de la tierra y los cambios ambientales naturales y antropogénicos sobre la biodiversidad (Burley y Gauld 1995).

En la actualidad, a pesar de los esfuerzos de muestreo y clasificación de comunidades vegetales, existen aún grandes vacíos de información sobre la composición florística de los bosques neotropicales (Bermúdez y Sánchez 2000, Berry 2002), lo que dificulta la definición de estrategias y políticas para la conservación y manejo de estas regiones. Entender y conocer las comunidades vegetales, sobre todo de aquellas regiones tropicales con una gran riqueza de plantas, muchas veces repartida en una gran variedad de ambientes presentes en una superficie relativamente pequeña, como el caso del istmo centroamericano, permite enfocar de manera más efectiva los esfuerzos de conservación (Bermúdez y Sánchez 2000).

En este sentido, la clasificación y caracterización de bosques, a través de la evaluación de su estructura y composición, permite conocer su estado y distribución actual, obteniendo información base para modelar cambios futuros y encontrar relaciones con las configuraciones presentes y futuras de los paisajes en los que se encuentran inmersos, otorgando además herramientas para tomar decisiones sobre su manejo y conservación en el futuro (Matteucci y Colma 1982, Louman et ál. 2001).

La gran riqueza florística de los bosques neotropicales, la diversidad de formas presentes, y su compleja estructura, caracterizada por pocas especies de carácter dominante y muchas especies medianamente abundantes o raras, aunado generalmente a la ausencia de suficiente conocimiento florístico, dificultan su clasificación (Berry 2002, Hartshorn 2002); sin embargo, los diferentes tipos de bosque pueden ser potencialmente delimitados con base en aspectos florísticos (composición, riqueza y diversidad), fisionómicos (estructura), funcionales (gremios o tipos funcionales) y bioclimáticos, los cuales permiten determinar las especies

comunes o dominantes en cada uno de los tipos de vegetación (Lamprecht 1990, Nos 1990, Finegan et ál. 2001, Ramos 2004, Louman et ál. 2001, Hartshorn 2002).

2.4.1 Composición, riqueza y diversidad taxonómica

La composición tiene que ver con la identidad y variedad de elementos en una colección (Noss 1990), y se encuentra definida por las especies presentes en el bosque (Louman 2001). En general, los trabajos de composición florística se enfocan en árboles, ya que además de constituir la mayor parte de la biomasa del bosque, determinan en gran parte su estructura y funcionamiento (Berry 2002).

Las variables de riqueza y diversidad permiten comparar las comunidades vegetales con relación a la cantidad de especies que las componen y a la proporción en las que éstas se encuentran distribuidas. La riqueza es considerada la medida o índice más simple de diversidad y se refiere al número de especies en la comunidad o ecosistema estudiado, pero no considera ninguna especie de rareza o endemismo de las especies (Pielou 1995, Moreno 2001, Begon et ál. 2006). La diversidad puede ser medida a través de distintos índices basados en medidas o estimados de las cantidades de las diferentes especies observadas en una muestra (Pielou 1995); éstos son generalmente calculados con base en la riqueza de especies y en la equidad de la contribución de las diferentes especies a la comunidad (abundancia o biomasa), es decir su abundancia relativa (Pielou 1995, Finegan et ál. 2001, Moreno 2001, Smith y Smith 2001, Begon et ál. 2006).

Entre los distintos índices comúnmente utilizados para medir la diversidad de las comunidades naturales se encuentra el índice de Shannon, el cual arroja valores de diversidad con base en el número de especies o la proporción de individuos en el total de la muestra de cada una de las especies encontradas; este índice mide el grado de incertidumbre, es decir si la diversidad es baja entonces la seguridad de tomar una determinada especie por azar es alta, y si la diversidad es alta entonces es difícil predecir a que especie pertenecerá un individuo tomado al azar (Smith y Smith 2001). Es un índice popular para medir la equidad y su relación con la riqueza de especies (Moreno 2001). Otro índice habitual es el índice de Simpson, el cual considera el número de parejas de individuos escogidos al azar que deberían tomarse en cuenta hasta conseguir una pareja de la misma especie, este índice es el inverso del índice de dominancia

de Simpson, en donde alta dominancia significa escasa diversidad (Smith y Smith 2001). Es de uso común para medir el grado de dominancia de unas cuantas especies en la comunidad y su inverso representa por lo tanto la equidad (Moreno 2001). El índice α Fisher también es una medida de diversidad que permite hacer comparaciones relativamente fieles del nivel de diversidad de especies entre sitios, que dada una misma área, varían en términos de abundancia (Berry 2002). El índice α Fisher establece que la riqueza de especies depende del número de individuos muestreados y, por lo tanto, controla y elimina a través del tamaño de la muestra el efecto positivo que tiene la abundancia sobre la diversidad, permitiendo determinar si una parcela de bosque es realmente más diversa que otra (Berry 2002).

Existen además un conjunto de estimadores no-paramétricos (que no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan un modelo determinado) que requieren solamente datos de presencia-ausencia. Otra herramienta para el análisis de la riqueza específica, de muestras de diferente tamaño, son las funciones de acumulación de especies. Estas funciones de basan en diferentes modelos permiten la predicción de la riqueza específica (máxima o para un esfuerzo de muestreo definido). Permiten conocer el esfuerzo de captura requeridos para añadir un determinado número o porcentaje de especies a la muestra (Moreno 2001). Para eliminar el sesgo del tamaño de la muestra a la hora de comparar la riqueza de especies entre comunidades, es recomendable utilizar, de forma conjunta con la riqueza específica, funciones de acumulación de especies o métodos no paramétricos que permiten extrapolar tamaños de muestra para observar la tendencia de la riqueza específica.

2.4.2 Estructura

Las comunidades pueden ser caracterizadas también con base en atributos de su estructura. La estructura es la organización física o patrón de un sistema, desde la complejidad de hábitat medida dentro de las comunidades, hasta el patrón de parches y otros elementos a nivel de paisaje (Noss 1990). La estructura de la comunidad incluye no solo la cantidad de objetos (número de árboles, altura, área basal) y su distribución espacial (Lamprecht 1990, Delgado y Finegan 1999) sino también el arreglo espacial de todas las partes vegetales de un rodal (ramas, tallos, hojas, y brotes) siendo determinada por el conjunto de las arquitecturas, tamaños y la posición de cada individuo en el rodal (Fahey 2001).

La estructura tiene un componente vertical (distribución de biomasa en el plano vertical) y un componente horizontal (dap y su frecuencia, Louman et ál. 2001), y el análisis estructural se puede realizar a través de distintas variables o indicadores de la estructura del bosque y de la situación de la comunidad vegetal como son, el área basal, el dap, la presencia de árboles grandes, la distribución diamétrica, la altura máxima (Koop et ál. 1995, Murrieta 2006). Los criterios estructurales son informativos y relativamente fáciles de medir, pero no deben de ser el único criterio para diferenciar los tipos de bosque (Finegan et ál. 2001).

2.4.3 Factores que determinan la composición y diversidad de los bosques tropicales

Tradicionalmente los ecólogos no sólo utilizan criterios de composición y estructura para describir los tipos de bosque, sino también condiciones ambientales bajo las cuales ciertas características estructurales y florística tienden a ocurrir (Finegan et ál. 2001, Montagnini y Jordan 2005). La vegetación es el resultado de la acción de los factores ambientales sobre el conjunto de especies que interactúan y habitan en un espacio continuo, de manera que la composición y la diversidad de especies de un sitio reflejan el tipo de clima, la naturaleza del suelo, la disponibilidad de agua y nutrientes, y la elevación (Matteucci y Colma 1982, Montagnini y Jordan 2005).

El suelo presenta condiciones más favorables para algunas especies que para otras, de tal forma que la composición de un bosque puede variar dentro de una misma zona climática con relación al tipo de suelo (Clark et ál. 1998, Finegan et ál. 2001, Ramos 2004; Montagnini y Jordan 2005). Se sabe que la distribución de especies en los bosques tropicales húmedos se da de manera no aleatoria a lo largo de gradientes edáficos, y que el cambio abrupto en las condiciones de suelo da lugar a variaciones en la composición florística (Clark et ál. 1999, 1998, Sesnie 2006).

La elevación representa una compleja combinación de variables climáticas (Lomolino 2001) a las cuales las especies se tienen que ajustar, y ha sido considerada un factor medioambiental importante que afecta la estructura, composición y riqueza de las comunidades vegetales (Gentry 1995, Lieberman et ál. 1996, Vázquez y Givnish 1998, Montagnini y Jordan 2005). Patrones complejos de interacciones entre elevación, temperatura y precipitación resultan en

un correspondiente complejo mosaico de comunidades de plantas (Kattan y Alvarez-López 1996), de manera que los cambios en variables ambientales (humedad, temperatura, etc.) a lo largo de gradientes altitudinales resultan en una alta diversidad de especies (Guindon 1996); las especies pueden existir dentro de secciones limitadas a lo largo del gradiente altitudinal o depender del seguimiento de los recursos o condiciones estacionales a lo largo del mismo (Guindon 1996). En general se sostiene que la riqueza de especies declina con la elevación, pero no que ésta sea necesariamente monótona, sino que hay variación en la forma de la relación entre la riqueza de especies y la elevación para diferentes taxa y áreas zoogeográficas (Rahbek 1995). En general, hay tres patrones principales en el comportamiento de la riqueza de especies a lo largo de un gradiente altitudinal: uno donde la riqueza declina de manera continua de elevaciones bajas a altas, un patrón con forma de campana con una riqueza máxima a elevaciones medias, o una constante de las tierras bajas a las elevaciones medias, seguida de una fuerte declinación más arriba (Rahbek 1995).

El alto recambio de especies (diversidad beta), que caracteriza a los bosques tropicales y que influencia la diversidad a escala grandes, puede ser reflejo de procesos determinantes, como la adaptación de las especies a diferencias en clima o substrato, o puede resultar de la limitación en la dispersión combinada con procesos de especiación, o atraso en la respuesta al cambio climático y otros efectos históricos (Condit et ál. 2002). En el debate sobre los determinantes de la distribución regional de especies existen dos líneas generales que explicarían el recambio en la composición florística de los bosques tropicales. Por un lado se propone que la limitación en la dispersión o factores aleatorios de disturbio estarían explicando el recambio de especies, y por otro lado que son las condiciones ambientales las que determinan la variación florística (Hubbell 1997, Condit et ál. 2002, Tuomisto et ál. 2003, Chust et ál. 2006, Jones et ál. 2006).

Hubbell (1997) establece que en una comunidad neutral, donde se asume que todos los individuos tienen las mismas probabilidades de reproducción y muerte, y donde existe limitación en la dispersión, la similaridad florística entre parcelas se espera que decrezca logaritmicamente conforme se incrementa la distancia geográfica. Así la distancia geográfica puede ser un factor importante relacionado a la composición de los bosques que explicaría variables no medidas o barreras a la dispersión de semillas (Tuomisto et ál. 2003, Chust et ál. 2006). Sin embargo parece que la explicación de la distribución y composición de los bosques no puede ser únicamente atribuida a la limitación en la dispersión y que los factores

ambientales, edáficos o climáticos, juegan un papel importante en la misma (Condit et ál. 2002, Tuomisto et ál. 2003, Chust et ál. 2006, Jones et ál.2006). La teoría de la heterogeneidad espacial asume que hay un incremento general en la complejidad ambiental conforme se avanza hacia los trópicos; entre más heterogéneo y complejo es el ambiente físico, más complejas y diversas tienden a ser las comunidades de plantas y animales sostenidas por ese ambiente (Montagnini y Jordan 2005). De esta manera la variación ambiental entre sitios, además de la distancia geográfica existente entre ellos, arrojaría una explicación más exacta sobre el recambio de especies en los bosques tropicales.

Cuando la composición florística parece estar relacionada con múltiples factores, la autocorrelación espacial en las variables, representada por la carencia de aleatoriedad de los valores de estas variables debido a la estructura espacial, puede aportar información a las relaciones ya observadas. Las condiciones ambientales usualmente presentan alta correlación espacial (Tuomisto et ál. 2003); se dice que los datos están espacialmente autocorrelacionados si el valor de una variable en un punto en el espacio está asociado con el valor de la misma variable en puntos vecinos (McCune y Grace 2002). Para una autocorrelación espacial positiva, las localidades cercanas tienden a tener valores similares; para una correlación espacial negativa, las localidades cercanas tienden a tener valores muy distintos (McCune y Grace 2002). De esta manera se puede entender la distribución espacial de variables que muestran relaciones importantes con la composición y entender la presencia o ausencia de similitud florística entre sitios ubicados a distintas distancias geográficas.

3 BIBLIOGRAFÍA

- Begon, M; Townsend, CR; Harper, JL. 2006. Ecology : from individuals to ecosystems. 4a ed. Blackwell Science, Oxford.
- Bennett, AG. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. UICN, San José, CR. 276 p.
- Bermúdez, MM; Sánchez, GJ. 2000. Identificación de vacíos de información botánica en Centroamérica. Serie Técnica - WWF (Costa Rica) No. 4. Turrialba, CR. 99 p.
- Berry, P. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds.). Ecología y Conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. 83-96.
- Brokaw, N. 2002. La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical. En Guariguata, MR; Kattan, GH. (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR, Cartago, CR. Pp. 564-565.
- Burke, VJ. 2000. Landscape ecology and species conservation. Landscape Ecology 15: 1-3.
- Burley, J; Gauld, I. 1995. Measuring and monitoring forest biodiversity. In: Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests, IUFRO Symposium (1994, Chiang Mai, Thailand) Proceedings. Malaysia. P 19-46.
- Calderón, R; Boucher, T; Bryer, M; Sotomayor, L; Kappelle, M. 2004. Setting biodiversity conservation priorities in Central America: Action site selection for the development of a first portfolio. The Nature Conservancy, San José, CR. 32 p.
- Céspedes, M. 2006. Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 164 p.
- Céspedes, M; Finegan, B; Herrera, B. 2007. Propuesta de una red de ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas de la Península de Osa, Costa Rica. Edición 1. Boletín Técnico TNC-CATIE.

- Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 83-92.
- Clark, DB; Palmer, MW; Clark, DA. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.
- Clark, DB; Clark, DA; Read, JM. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* (86) 1: 101-112.
- Condit, R; Pitman, N; Leigh, EG; Chave, J; Terborgh, J; Foster, RB; Núñez, P; Aguilar, S; Valencia, R; Villa, G; Muller-Landau, HC; Losos, E; Hubbell, SP. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science, New Series*, 295 (5555): 666-669.
- Delgado, D; Finegan, B. 1999. Biodiversidad vegetal en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana* 25 (enero-marzo): 14-20.
- Fahey, TJ. 2001. Forest ecology. En: S. Levin (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 3. Academic Press, San Diego, pp. 41-51.
- Farina, A. 2006. *Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape*. Springer. The Netherlands. 412 p.
- Finegan, B; Palacios, W; Zamora, N; Delgado, D. 2001. Ecosystem-level forest biodiversity and sustainability assessments for forest management. En Raison RJ; Brown, AG; Flinn, DW (eds.). *Criteria and indicators for sustainable forest management*. CABI Publishing/IUFRO, Viena, Austria. Pp. 341-378.
- García, R. 2002. *Biología de la conservación: conceptos y prácticas*. 1ª ed. Santo Domingo de Heredia, CR. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO). 168 p.
- Gascon, C; da Fonseca, GAB; Sechrest, W; Billmark, KA; Sanderson, J. 2004. Biodiversity conservation on deforested and fragmented tropical landscapes: an overview. En Schroth, G; da Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, H. L; Izac, A-N N. (eds). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Pp. 15-32.

- Gentry, AH. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: Churchill, S.P. et al. (eds). Biodiversity and Conservation of neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden. P.127-133.
- Goklany, IM. 1998. Saving habitat and conserving biodiversity on a crowded planet. *BioScience* 48 (11): 941-953.
- Guidon, CF. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. In: Schelhas, J y R. Grennberg (eds). Forest patches in tropical Landscapes. Island Press, Washington, DC. P 168-186.
- Hartshorn, GS. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds.). Ecología y Conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. 59-81.
- Hobbs, R. 1997. Future landscapes and the future of landscape ecology. *Landscape and Urban Planning* 37: 1-9.
- Hubbell, S. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16, Suppl.: s9-s21.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2002. Cambio climático y biodiversidad (Documento técnico V del IPCC). 85 p.
- Jennings, M. D. 2000. Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology* 15: 5–20.
- Jones, MM; Tuomisto, H; Clark, DB; Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94: 181-195.
- Kattan, GH. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En Guariguata, MR; Kattan, GH. (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR, Cartago, CR. pp.561-590.

- Kattan, G, Álvarez-López, H. 1996. Presevation and Management of biodiversity in fragmented landscapes in the colombian andes. In:Schelhas, J y R. Grennberg (eds). Forest patches in tropical Landscapes. Island Press, Washington, DC. P 3-18.
- Koop, H; Rijksen, D; Wind, J. 1995. Tools to diagnose forest integrity; an appraisal methos substantiated by silvi-star assessment of diversity and forest structure. In: boyle, T. J. B. y B. Boontawee (eds).Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests. Proceeding of a IUFRO symposium held at Chiang Mai, Thayland. CIFOR. Malaysia. P. 309-333.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los tropicos. GTZ. RFA. 335 p.
- Laurance, WF. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91:109-117.
- Laurance, WF. 2002. Nuevas perspectivas sobre la fragmentación de los bosques amazónicos. En Guariguata, MR; Kattan, GH. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, CR. Pp. 566-567.
- Laurance, SG. 2004. Landscape connectivity and biological corridors. En Schroth, G; da Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Izac, A-N. (eds). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Pp 50-63.
- Laurance, WF; Ferreira, LV; Rankin de Merona, JM; Laurance, SG. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communitis. *Ecology* 79:2032-2040.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.
- Lomolino, MV. 2001. Elevation gradients of species -density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.
- Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos conénfasis en América Central. Serie Técnica, Manual Técnico No. 46. CATIE. Turrialba, Costa Rica.265 p.

- Matteucci, SD; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. USA, OEA. 163 p.
- McCune, B; Grace, JB. 2002. Análisis of Ecological Communities. Software design, Glenden Beach, Oregon, USA. 300p.
- MCGarigal, K; Marks, BJ. 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA For.Serv.Gen.Tech.Rep. PNW-351.
- Meffe, GK; Carroll, CR. 1994. Principles of conservation biology. US. Sinauer Associates. 600 p.
- Metzger, JP. 1997. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil. *Landscape and Urban Planning* 37:29-35.
- Metzger, JP. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10(4): 1147-1 161.
- Metzger, JP; Décamps, H. 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Ecologica* 18(1):1-12.
- Montagnini, F; Jordan, CF. 2005. Tropical forest ecology: the basis for conservation and management. Springer, Berlin. 295 p.
- Moreno, CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza. 84 p.
- Murrieta, E. 2006. Caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el corredor biológico Volcánica Central - Talamanca, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 125 p.
- Noss, RF. 1987. From plant communities to landscaes in conservation inventories: a look at The Nature Conservacy (USA). *Biological Conservation* 41:11-37.
- Noss, RF. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4(4): 355-364.

- Pielou, EC. 1995. Biodiversity versus old-style diversity: measuring biodiversity for conservation. En Pielou, EC; Boyle, TJB; Boontawew, B (eds.). Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests, proceedings, IUFRO Symposium (1994, Chiang Mai, Thailand) Proceedings. Malaysia.
- Poiani, K; Richter, B. 2001. Paisajes funcionales y la conservación de la biodiversidad (en línea). The Nature Conservancy. 12 p. Consultado 20 noviembre 2007. Disponible en www.conserveonline.org/docs/2000/11/PAISAJES.pdf
- Primack, RB. 1993. Essentials of conservation biology. US. Sinauer Associates. 564 p.
- Rahbek C. 1995. The elevation al gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Ramos, Z. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 114 p.
- Saunders, DA; Hobbs, RJ; MARGULES, CR. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- Sesnie, SE. 2006. A geospatial data integration framework for mapping and monitoring tropical landscape diversity in Costa Rica's San Juan – La Selva biological corridor. Tesis Ph.D. University of Idaho. 154 p.
- SINAC-MINAE (Sistema Nacional de Áreas de Conservación-Ministerio de Ambiente y Energía). 2007. GRUAS II: propuesta de ordenamiento territorial para la conservación de la biodiversidad de Costa Rica. Volumen 1: análisis de vacíos en la representatividad e integridad de la biodiversidad terrestre. San José, C.R. 100 pp.
- Smith, RL; Smith, TM. 2001. *Ecología*. Ed. Addison-Wesley. Madrid. 629 pp.
- Tewksbury, JJ; Levey, DJ; Haddad, NM; Sargent, S; Orrock, JL; Weldon, A; Danielson, BJ; Brinkerhoff, J; Damschen, EI; Townsend, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99 (20): 12923-12926.

- Tuomisto, H; Ruokolainen, K; Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- Turner, MG. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20: 171-197.
- Turner, MG; Gardner, RH; O'Neil, RV. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer. USA. 400 p.
- Vázquez, JA; Givnish, TJ. 1998. Altitude gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Williams, P; Hannah, L; Andelman, S; Midgley, G; Araújo, M; Hughes, G; Manne, L; Martínez-Meyer, E; Pearson, R. 2005. Planning for climate change: identifying minimum-dispersal corridors for the Cape Proteaceae. *Conservation Biology* 19 (4): 1063–1074.

4 ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

ARTÍCULO 1. CLASIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BOSQUES DE LA RED DE CONECTIVIDAD: LAS ESPECIES Y EL AMBIENTE

Resumen

El estado actual de los bosques tropicales y la necesidad de implementar estrategias de manejo a escalas grandes en paisajes fragmentados hace necesario disponer de información florística y estructural de las comunidades vegetales y de los factores ambientales y geográficos que limitan o favorecen su distribución, que a su vez permitan evaluar su importancia biológica, identificar posibles niveles de amenaza y desarrollar alternativas de conservación que mantenga o mejoren la conectividad estructural y funcional de los bosques remanentes. En una región delimitada por el área de influencia de una red de conectividad ecológica entre dos áreas de importancia para la conservación al sur de Costa Rica, el presente trabajo busca i) evaluar el estado de los bosques a través del estudio de su composición florística, estructura y diversidad, y ii) evaluar su respuesta a variables ambientales (climáticas y edáficas) y de ubicación geográfica. El muestreo realizado en 37 parcelas (0.25 ha) a lo largo de un gradiente de elevación (0-1500 msnm), mostró la existencia de un alto recambio de especies al registrar más de 200 especies de árboles (≥ 30 cm dap) y palmas (≥ 10 cm dap) agrupadas, mediante análisis multivariados, en tres tipos de bosque distribuidos en diferentes elevaciones. Las correlaciones significativas (prueba de Mantel) encontradas entre la composición florística y las variables ambientales indican que la primera está determinada principalmente por gradientes edáficos y de temperatura, asociados al gradiente altitudinal. Se apoya así el papel del ambiente (teoría de ensamblaje de nicho) como el principal mecanismo del recambio de especies y el mantenimiento de la diversidad beta en el paisaje estudiado. La proporción de variación florística no explicada por el ambiente se asocia a la limitación en la dispersión (distancia geográfica) correlacionada en menor grado con la composición de los bosques, o quizás a factores históricos de perturbación no evaluados. El mantenimiento de la diversidad beta que caracteriza a este paisaje fragmentado se logrará mediante la protección de muestras

representativas de las comunidades vegetales identificadas, y la influencia dominante de los gradientes ambientales debe ser tomada en cuenta en futuros escenarios planificación.

Palabras clave: Paisajes fragmentados, bosques neotropicales, estructura y composición, diversidad beta, limitación en la dispersión, factores ambientales.

1 Introducción

La fragmentación de los bosques tropicales lleva consigo cambios ambientales, el aislamiento de comunidades naturales, y la pérdida o reacomodo de las especies que ahí habitan (Laurance 2002, Laurance et ál. 2000, Kattan 2002, Gascon et ál. 2004). Los esfuerzos de conservación para mitigar los impactos de la fragmentación deben centrarse en mantener la continuidad espacio-temporal de las poblaciones silvestres y de los procesos ecológicos en estos paisajes modificados, dando lugar a que las unidades de estudio y manejo más apropiadas cambien de escalas pequeñas a escalas más grandes como es la escala de paisaje (Hobbs 1997, Burke 2000, Bennet 2004).

El estado de los bosques tropicales, inmersos en estos paisajes predominantemente humanos, hace crucial disponer de una tipificación de las comunidades naturales a escalas regionales o de paisaje. La caracterización florística y estructural de los bosques permite obtener información de su importancia biológica, identificar niveles de amenaza y desarrollar estrategias de manejo y conservación que mantengan o mejoren la conectividad de los hábitats, permitiendo así proteger muestras representativas de todos los ecosistemas y la biodiversidad inmersa en ellos (Matteucci y Colma 1982, Fearnside y Ferraz 1995, Jennings 2000, Finegan et ál. 2001, Hartshorn 2002).

La gran riqueza y diversidad de los bosques tropicales está asociada a variaciones en las condiciones edáficas, climáticas, topográficas, altitudinales, a los patrones de perturbaciones naturales y antropogénicas, y a los patrones de regeneración de especies (Matteucci y Colma 1982, Clark et ál. 1995, Lieberman et ál. 1996, Clark et ál. 1998, Phillips et ál. 2003, Montagnini y Jordan 2005, Sennie et ál. 2009). Lo anterior, aunado al escaso conocimiento sobre su composición, ha dificultado su clasificación florística y limitado la comprensión de su funcionamiento, así como la posibilidad de plantear estrategias de manejo adecuadas para su

conservación (Berry 2002, Hartshorn 2002, Finegan et ál. 2001, Phillips et ál. 2003), sobre todo a nivel de escalas territoriales grandes (Hartshorn 2002).

La caracterización de los bosques y el entendimiento de los factores ambientales y geográficos que determinan su composición y el recambio de especies, permite además generar la información sobre patrones de diversidad y distribución geográfica de las especies, y aumentar la capacidad predictiva de sistemas prioritarios para la conservación, lo cual debe ser usado en la planeación para la conservación (Matteucci y Colma 1982, Theobald et ál. 2000). En particular, el estudio de los determinantes de la distribución y el recambio de especies en escalas amplias, como es la escala de paisaje, es de interés en la biología de la conservación, ya que comúnmente los esfuerzos de conservación se han centrado en áreas con altos valores de diversidad local (diversidad alfa) y se ha dejado de lado la selección de áreas donde el recambio de especies (diversidad beta) es máximo (Plotkin y Muller-Landau 2002).

Para explicar el alto recambio de especies que caracteriza a los bosques tropicales, es necesario explorar, entre otros, los efectos del hábitat y de la distancia geográfica sobre las comunidades vegetales que ahí habitan (Potts et ál. 2002). El esclarecimiento de los efectos de la heterogeneidad ambiental, resumidos en la teoría de ensamblaje de nicho, y de los efectos de la distancia geográfica, explicados en la teoría de ensamblaje de comunidades por la limitación en la dispersión (Hubbell 1997), es esencial para entender el mantenimiento de la alta diversidad de especies de árboles tropicales a escalas relevantes para la conservación (Condit et ál. 2002, Potts et ál. 2002).

Entre las alternativas de conservación a escalas de paisaje que permiten proteger la alta diversidad beta característica de los bosques tropicales, los corredores biológicos buscan mantener el movimiento de especies (flujo de genes y colonización de sitios adecuados) entre fragmentos de hábitat o áreas protegidas prioritarias para la conservación (Beier y Noss 1998; Primack et ál. 2001, García 2002). Los corredores biológicos representan además áreas delimitadas para estudiar y entender mejor la ecología y función de los bosques tropicales, que permita después realizar recomendaciones de manejo y conservación y una mejor gestión de las áreas a proteger bajo este esquema. Sin embargo, los enlaces de conservación no deben aceptarse e implementarse sin suficiente información que guíe su diseño, ubicación y manejo, por lo que es necesario generar conocimiento sobre las comunidades naturales ahí presentes,

sus requisitos de hábitat, el uso potencial de los enlaces, y la escala y factores que limitan o favorecen su distribución en paisajes fragmentados (Bennet 2004).

Los vacíos de información existentes sobre la diversidad, composición y estructura de los bosques presentes en estos paisajes de importancia para la conservación en el neotrópico, y la falta de información sobre los factores que determinan su diversidad y recambio de especies, ha llevado a la formulación de los objetivos del presente trabajo, el cual se desarrolla dentro de la zona de influencia de una red de conectividad estructural propuesta (Céspedes 2007) entre las áreas protegidas de la Península de Osa y el Parque Internacional La Amistad, de alto valor reconocido para la conservación (Calderón et ál. 2004), que busca mantener y/o restablecer la conectividad, a nivel estructural y funcional de los ecosistemas ahí presentes.

Los objetivos de este estudio son: i) caracterizar y clasificar los bosques del corredor según su composición florística; ii) cuantificar las diferencias florísticas (composición, riqueza y diversidad), estructurales y ambientales entre los tipos de bosque identificados, y iii) evaluar las relaciones entre la composición de especies y los factores relacionados con el ambiente y la distancia geográfica, buscando resolver el papel de la teoría de ensamblaje de nicho y de la teoría de ensamblaje de comunidades por la limitación en la dispersión.

Este estudio como otros realizados a escalas locales o de paisaje (Gallo 1999, Perdomo 2002, Pérez et ál. 2001, Bonifaz 2003, Serrano 2003, Murrieta et ál. 2006 a,b; Ramos y Finegan 2006, Sánchez 2006, Sánchez et ál. 2007) se suma a los esfuerzos para caracterizar tipos de bosque neotropicales en función de su composición, riqueza, diversidad y estructura. Estos estudios, a su vez buscan encontrar patrones de distribución relacionando la composición con variables edáficas y ambientales, identificar sus aportes en el mantenimiento de la biodiversidad, identificar zonas prioritarias para conservar, y -en algunos de ellos- proponer redes de conectividad y estrategias de conservación, contribuyendo al trabajo en conservación de la biodiversidad, la planeación y el manejo del uso de la tierra a largo plazo.

2 Área de estudio

El presente estudio está basado en la propuesta de una red ecológica de conservación para la conectividad que realizó Céspedes (2007) en el área ubicada entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas de la Península de Osa, en el pacífico sur de Costa Rica. La red

agrupa ecosistemas presentes a lo largo de un gradiente altitudinal (0-1800 msnm), tomando dicha característica como un criterio de diseño con relación a la vulnerabilidad de los ecosistemas al cambio climático (Céspedes 2007). La red ecológica parte de Zona Protectora de las Tablas y se extiende hacia el Parque Nacional Piedras Blancas y el Refugio de Vida Silvestre Golfito, abarcando un total de 65,465 ha (Figura 1), y está constituida por tres núcleos de bosque grandes (> 1,000 ha) con una baja probabilidad de cambio de uso de suelo (Céspedes 2007).

En el área de influencia de la red la precipitación promedio anual oscila entre los 3,000 y los 5,500 mm (ITCR 2004). De acuerdo al Instituto Meteorológico de Costa Rica (IMN 2005) en la región del Pacífico Sur hay dos estaciones climáticas bastante definidas, la seca y la lluviosa; la estación seca inicia a finales de diciembre y termina alrededor de abril, mientras que la estación lluviosa abarca los meses restantes del año; el mes más lluvioso suele ser octubre y el más seco, febrero. Las temperaturas medias anuales se encuentran alrededor del los 26° C en los lugares próximos a la costa, y 10 °C en las zonas más elevadas. El rango altitudinal va del nivel del mar hasta aproximadamente los 1800 msnm; los tipos de suelo más comunes son los entisoles y utisoles, así como inceptisoles en menor grado (ITCR 2004). En el área de estudio se encuentran representadas ocho zonas de vida que corresponden a Bosque muy húmedo tropical, Bosque muy húmedo premontano transición a basal, Bosque muy húmedo tropical transición a premontano, Bosque muy húmedo premontano, Bosque muy húmedo premontano transición a pluvial, Bosque muy húmedo montano bajo, Bosque pluvial premontano, Bosque pluvial montano bajo (ITCR 2004).

La red conecta dos áreas de acción prioritaria para la conservación, que contienen el principal remanente de bosque lluvioso tropical en toda la vertiente del pacífico de América Central (en la península de Osa y sectores adyacentes) y uno de los bosques lluviosos primarios más extensos en Mesoamérica en el Parque Internacional La Amistad (Calderón et ál. 2004, Palmintieri et ál. 1999).

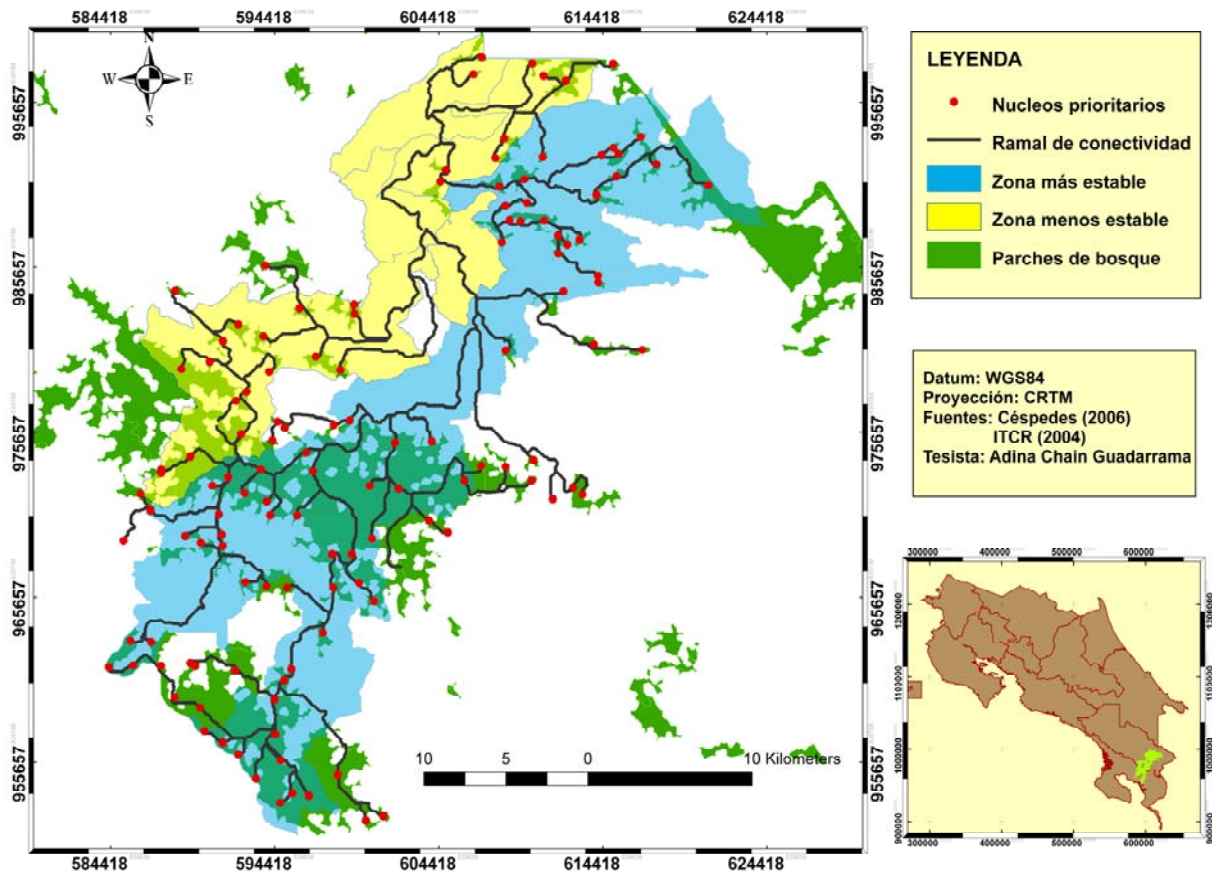


Figura 1. Ubicación de la red de conectividad entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas de la península de Osa. La red conecta un total de 127 núcleos de bosque prioritarios.

3 Metodología

3.1 Selección de sitios y muestreo de la vegetación

El muestreo de la vegetación se realizó a través del establecimiento de parcelas temporales en distintos parches de bosque dentro de la red de conectividad propuesta. Las parcelas se distribuyeron a lo largo de un gradiente altitudinal. Para ello, el área de la red fue estratificada, a través de un SIG, en seis pisos altitudinales (cada 250 m) entre los 0 y los 1500 msn, con base en la capa de elevación proporcionada por el Atlas de Costa Rica (ITCR 2004), seleccionando 6 sitios de muestreo por piso altitudinal, excepto para el piso altitudinal más

alto (1250-1500msnm) en donde se muestrearon siete parcelas, para un total de 37 parcelas temporales de muestreo.

Se realizó una selección preliminar de los sitios de bosque con base en las coordenadas de los centroides de los núcleos de bosque que conecta la red. La selección final se realizó en campo tomando en cuenta las condiciones naturales del bosque y la accesibilidad a los sitios, seleccionando los menos alterados y de fácil acceso, dentro de parches de bosque mayores a 5 ha. De esta manera la selección incluyó sitios de bosque en parches que aunque no estaban estrictamente conectados por el ramal sí se encontraban dentro del área de influencia de la red y presentaban características de tamaño, cobertura y accesibilidad adecuadas. Cuando por la dificultad del terreno y la baja disponibilidad de sitios adecuados para el muestreo (reducido tamaño de parches o estado de sucesión secundaria), y si el parche de bosque era lo suficientemente grande, se estableció más de una parcela por parche.

En cada uno de los sitios de bosque seleccionados se ubicó una parcela (50 m x 50 m, 0.25 ha), en donde se midieron todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (dap) ≥ 30 cm, así como todas las palmas ≥ 10 cm dap. Para el estudio se consideraron únicamente individuos vivos, y con la ayuda de Vicente Herra, parataxónomo calificado del CATIE, fueron identificados en nivel de especie o morfoespecie directamente en el campo. De las especies no identificadas en campo se tomaron muestras botánicas para enviar y analizar por Nelson Zamora botánico del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica.

Las parcelas fueron ubicadas de manera que todas sus esquinas estuvieran a una distancia mínima de 100 m con respecto al borde del bosque, en lugares que no presentaban condiciones atípicas al resto del bosque como áreas anegadas o perturbadas por aprovechamiento de madera, y que, en el caso de parcelas establecidas dentro de un mismo parche de bosque, éstas se encontraran lo más alejadas posible, con una distancia mínima de 300 m. Los métodos de muestreo se basa en la metodología propuesta por Ramos (2004) para el análisis de vegetación arbórea de bosque, utilizada también en el trabajo de trabajo de Sesnie et ál. (2009).

3.2 Variables de suelo y variables ambientales

Dentro de cada parcela, se colectaron muestras de suelo para su posterior análisis de laboratorio. El muestreo se hizo con base en la metodología propuesta por Ramos y Finegan

(2006), tomando cinco muestras dentro de cada parcela de 50 m x 50 m, entremezclándolas para homogeneizarlas y obtener una muestra compuesta por parcela. Además, se midió la profundidad del suelo con una varilla metálica graduada de 1.10 de largo, en cada uno de los cinco sitios de muestreo, y se registró la profundidad en 4 categorías como sigue: 1) profundo > 90 cm, 2) moderadamente profundo 50 a 90 cm, 3) superficial 25 a 50 cm, y 4) muy superficial < 25 cm (Ramos y Finegan 2006).

En el laboratorio de suelos del CATIE se realizaron los análisis de textura, obtenida por granulometría por el método de Bouyucos, y de química sencilla, el cual arroja datos de pH, acidez extraíble, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K) y Fósforo (P); el K y P se obtuvieron por extracción en Olsen Modificado pH 8.5; el Ca, Mg y la acidez extraíble a través de la extracción en Cloruro de Potasio 1N; y el pH en agua.

Las variables climáticas de temperatura y precipitación, se tomaron de capas digitales provenientes de Worldclim, un grupo de capas de clima global promedio para el periodo 1950-2000, con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado (30 arc-segundos), las cuales pueden ser usadas para mapear y modelar espacialmente en SIG (Hijmans et ál. 2005). Para el caso de la temperatura se obtuvieron los datos de temperatura promedio anual, así como dos medidas de variación estacional de la temperatura que son el promedio de la temperatura del mes más frío y la desviación estándar mensual de temperatura x 100. En el caso de la precipitación, las variables obtenidas fueron la precipitación anual, y el coeficiente de variación (CV) y los valores de la precipitación mínima mensual, como índices de estacionalidad pluvial.

Para cada parcela se obtuvieron los valores de las variables climáticas obteniendo el valor del pixel correspondiente a las coordenadas centrales de la parcela, para cada capa de clima. Todo el manejo de las capas de información climática se realizó a través de los programas ArcView 3.2 y ArcGis 9.2.

3.3 Análisis de datos

3.3.1 Composición y clasificación de las comunidades vegetales

Para agrupar a las parcelas según su similaridad y definir los tipos de bosque, se calculó el Índice del Valor de Importancia (IVI) a partir de la suma de la abundancia (número de individuos por parcela), frecuencia (parcelas en las que las especies estuvieron presentes) y dominancia (área basal), relativas (McIntosh 1950, citado por Lamprecht 1990), para cada especie en cada parcela y se creó una matriz con los valores de IVI de las especies presentes en dos o más parcelas. Con estos datos se realizó un análisis de conglomerados, usando el método de Ward y distancia euclídea; este análisis de agrupación se realizó con el programa InfoStat (2007).

Así mismo, se realizó un análisis de especies indicadoras, el cual afirma la tendencia de las agrupaciones mediante la caracterización específica de los grupos, otorgando valores indicadores para cada especie en cada grupo (McCune y Mefford 1999). Este análisis no sólo permite identificar cuáles especies aportan a la diferenciación de los tipos de bosque encontrados, y nombrarlos a partir de ellas, sino que a través del número total de especies indicadoras y su valor de significancia (p) promedio, obtenido de la prueba de Monte Carlo para diferentes número de grupos, permite obtener el número óptimo de grupos a definir (valor de p promedio más bajo y mayor número de especies indicadoras). El VI ocurre entre 0 y 100, dando un valor de 0 (no indicación) hasta 100 (perfecta indicación) cuando se determina la presencia de una especie en un grupo particular sin error (McCune y Grace 2002). Este análisis se realizó con el programa PC-ORD v 4.25 (McCune y Mefford 1999).

Para visualizar la interrelación entre las parcelas y las especies más importantes en ellas, se realizó un análisis de ordenación indirecto con el método NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling), el cual permite observar la distribución de las especies y las parcelas en las que estas fueron registradas. Este análisis se realizó con el programa PC-ORD v 4.25 (McCune y Mefford 1999) seleccionando la opción “autopiloto” y el coeficiente de similitud de Sørensen como medida de distancia. La opción autopiloto realiza varias corridas y selecciona el número de dimensiones de ordenación, a partir de un número determinado de iteraciones, donde la medida de estrés e inestabilidad son mínimos. La opción autopiloto emplea 40 corridas para

los datos reales y 50 corridas para datos aleatorios en la prueba de Monte Carlo, con un $\alpha = 0.05$. El proceso parte de 6 dimensiones, selecciona un número máximo de iteraciones igual a 400 y selecciona un criterio de inestabilidad de 0.00001 (McCune y Mefford 1999). Los resultados de este análisis se presentan en un gráfico de la relación entre las parcelas en un espacio de ordenación dado por las especies, en este caso según los valores de IVI por parcela, y en donde las parcelas más similares y las especies más importantes en ellas tienden a agruparse. Para interpretar los factores que determinan la distribución de los tipos de bosque a lo largo de los ejes del NMS se usaron los coeficientes de correlación de *Pearson* entre los IVIs de las especies y el valor de sus coordenadas en dichos ejes.

3.3.2 Estructura, riqueza y diversidad taxonómica de los bosques

Para cada una de las parcelas se calcularon los siguientes parámetros estructurales: abundancia (número de individuos/ha), área basal (m^2/ha), distribución por clase diamétrica del número de individuos y el área basal, para el total de especies y para árboles y palmas por separado. En cada parcela se calculó también la riqueza total (número de especies) y tres índices de diversidad: Shannon, Simpson y α de Fisher, así como un estimador de riqueza total Chao1, obtenidos a través del programa EstimateS v 5.0.1 (Colwell 2007)

La comparación de los bosques a través de estas variables estructurales y de diversidad se realizó mediante un análisis de varianza univariado (ANDEVA), teniendo como réplicas las parcelas identificadas dentro de un grupo, y probando los supuestos de homogeneidad de varianzas y de normalidad para cada uno de los datos. Los análisis de la composición y diversidad se realizaron para el total de especies, mientras que aquellos relacionados con la estructura se realizaron para árboles y palmas por separado. El análisis de la estructura se realizó con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallace, al no cumplirse los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad de los datos. Estas pruebas se realizaron con el programa InfoStat 2007.

El modelo general para la comparación de los bosques puede escribirse de la siguiente manera:

$$Y_{ij} = \mu + B_i + \varepsilon_{ij},$$

donde: Y_{ij} = variable dependiente o respuesta (variable de diversidad o estructura)

μ = media general.

B_i = efecto del i -ésimo tipo de bosque.

e_{ij} = error experimental que se supone $N(0, \sigma^2)$.

Así mismo, se realizaron curvas de rarefacción de especies basada en muestras e individuos, a través del programa EstimateS v 5.0.1, que permiten obtener el número de especies esperadas por esfuerzo de muestreo; así como curvas de rango abundancia para evaluar la estructura de las comunidades y determinar la presencia de especies dominantes. La curva basada en individuos se realizó con muestras aleatorizadas de 10 individuos.

3.3.3 Relación entre los tipos de bosque y las variables de clima, suelo y posición espacial

Para determinar relaciones entre las variables de suelo, clima y elevación se realizaron pruebas de correlaciones *Pearson* (r de *Pearson*) ($p < 0.05$), con el programa InfoStat (2007).

A partir del análisis de ordenación, se obtuvieron los coeficientes de correlación de *Pearson* entre los factores ambientales tomados en cada parcela y los valores de las parcelas en los ejes de ordenación, para identificar qué variables ambientales están ayudando a separar los tipos de bosque (PC-ORD v 4.25, McCune y Mefford 1999).

Con los tipos de bosque obtenidos se realizó un análisis discriminante lineal para conocer qué variables ambientales o de suelo discriminan más los grupos formados. El análisis se realizó por separado para las variables de suelo y clima juntas, y las variables de suelo por separado, con el programa InfoStat 2007.

Para encontrar si existen diferencias ambientales claras entre los tipos de bosque obtenidos, se compararon las variables de suelo y clima entre ellos mediante un ANDEVA, bajo el siguiente modelo general.

$$Y_{ij} = \mu + B_i + \varepsilon_{ij},$$

donde: Y_{ij} = variable dependiente o respuesta (variable de suelo, ambiental, elevación)

μ = media general.

B_i = efecto del i -ésimo tipo de bosque.

e_{ij} = error experimental que se supone $N(0, \sigma^2)$.

La relación entre la composición de los bosques y los factores ambientales se evaluó a través de la correlación de matrices de distancia. Para ello se obtuvieron tres matrices de distancia de composición a través del IVI de las especies: una matriz para el total de especies de árboles y palmas, y dos matrices para árboles y palmas por separado, todas utilizando la distancia de Sorensen (Bray-Curtis). Se obtuvieron además matrices de distancia euclídea ambientales, una para cada una de las variables de suelo y clima obtenidas, y una matriz de distancia con los datos de posición espacial de las parcelas, denominada matriz de distancia geográfica, a partir de las coordenadas de las parcelas. Todas las matrices se calcularon a través del programa InfoStat 2007. En el caso de las variables ambientales además de obtener matrices de distancia para cada variable, se obtuvieron matrices de distancia para i) el grupo de variables de suelo, ii) el grupo de variables de química de suelos, iii) el grupo de variables de textura de suelo, y vi) el grupo de variables de clima.

A través del programa PASSAGE v. 2 (Rosenberg 2009), se llevaron a cabo pruebas de correlación de Mantel (r de Mantel) entre matrices de distancia, que determina la correlación entre la similitud de especies y las distancias ambientales. El estadístico r de Mantel tiene valores entre -1 y 1 y se comporta como un coeficiente de correlación (Legendre y Fortín 1989, Legendre y Legendre 1998, InfoStat 2007).

En el caso de que múltiples factores estén correlacionados con la composición florística, la existencia de autocorrelación espacial puede añadir gran importancia a las relaciones observadas (Sesnie et ál. 2009), permitiendo identificar patrones espaciales en las variables ambientales y entender mejor su relación con la composición florística y la distribución y el comportamiento de la misma. El nivel de autocorrelación espacial de la composición florística y las variables ambientales y la distancia geográfica, se observó a través de correlogramas de Mantel, como se ha hecho en los estudios de Tuomisto et ál. (2003b) y Sesnie et ál. (2009) en donde los coeficientes de correlación de mantel se compararon entre clases de distancia para observar las relaciones de autocorrelación espacial entre variables a lo largo de un rango de

distancias entre parcelas. Las clases de distancia fueron de 0-0.3 km hasta 45-48 km, basado en la distancia mínima entre parcela establecida y la máxima distancia encontrada entre pares de parcelas, separadas primero en intervalos cortos de 300 m y luego en intervalos grandes de 3 km. Los correlogramas se realizaron también con la ayuda del programa PASSAGE v. 2 (Rosenberg 2009).

Se realizaron pruebas parciales de Mantel para determinar la relación entre dos matrices de distancia controlando los efectos de un tercer factor (ambiental o geográfico). La relación simple entre la distancia de composición y la distancia ambiental se comparó con la misma relación controlando la distancia geográfica. La distancia geográfica por si misma fue considerada como una variable importantes relacionada a la hipótesis de limitación en la dispersión (Condit *et á.* 2002, Chust *et á.* 2006), y su relación con la composición florística fue también comparada con su relación controlando los factores ambientales. Las pruebas parciales de mantel se realizan haciendo una regresión entre las matrices de distancia a correlacionar con la matriz de distancias de la variable que se quiere controlar, para después utilizar los residuos de dichas regresiones como los datos para realizar la prueba estándar de Mantel entre las dos primeras matrices (Rosenberg 2009).

4 Resultados

4.1 Resultados generales

En 37 parcelas temporales de muestreo de 0.25 ha (9.25 ha) (Figura 2), se midieron 1365 individuos, compuestos de 391 palmas y 974 árboles, representando 237 especies, 149 géneros, y 54 familias. Ocho individuos (0.58% del total de individuos medidos) no pudieron ser identificados, clasificándose como siete especies distintas únicamente por sus características morfológicas; del total de especies 33 se identificaron a nivel de género, y 197 hasta el nivel de especie. Ocho especies correspondieron a palmas y 229 a árboles; del total 106 fueron ubicadas en una sola parcela, es decir cada una de ellas se presentó una única vez en cualquiera de las 37 parcelas de muestreo, por lo que fueron excluidas de los análisis multivariados debido al poco aporte de información.

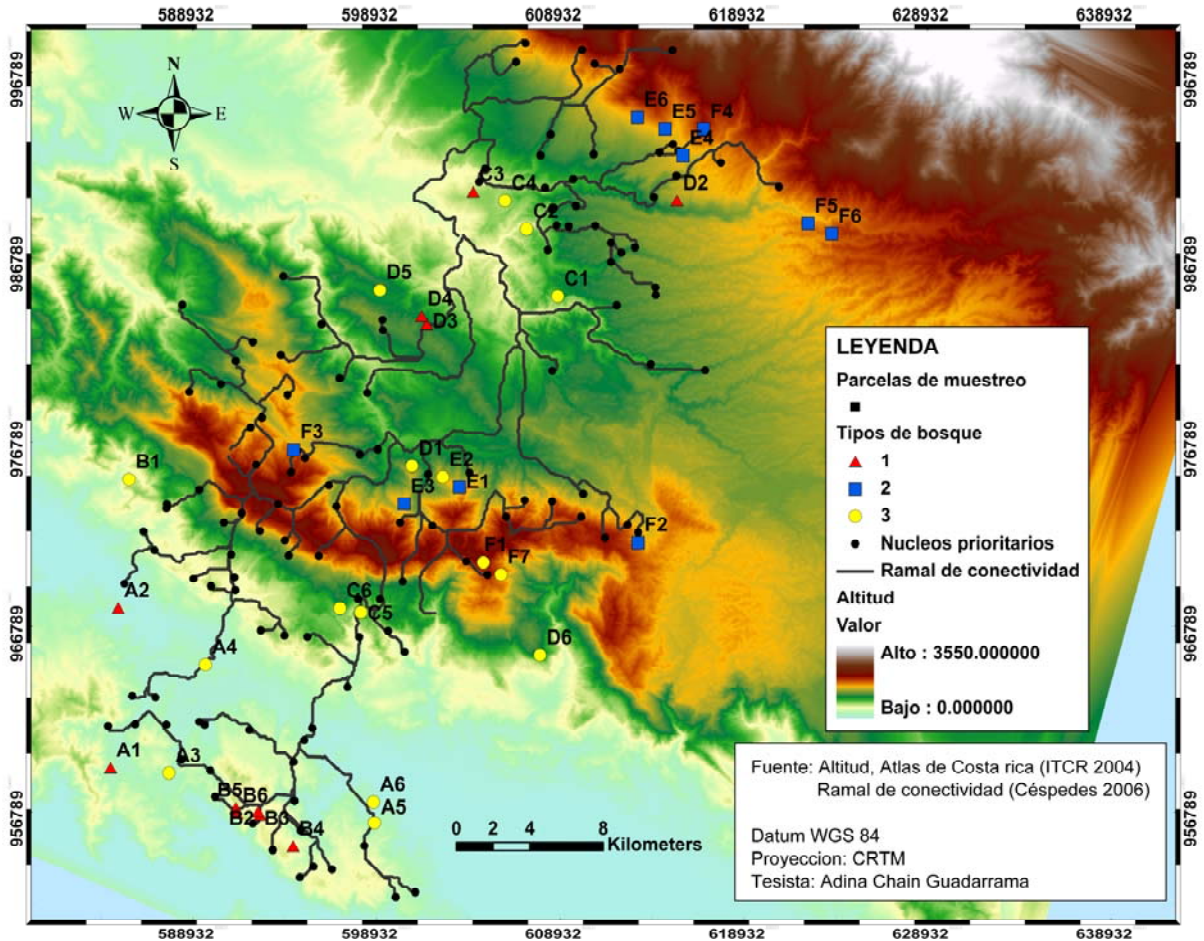


Figura 2. Mapa de ubicación de las 37 parcelas de muestreo (0.25 ha) a lo largo del gradiente altitudinal que cubre la red (0-1500 msnm). Las parcelas se diferencian también según el tipo de bosque en que fueron agrupadas por el resultado del análisis de conglomerados.

4.2 Clasificación y caracterización de los bosques

4.2.1 Relaciones florísticas entre los bosques muestreados

El análisis de conglomerados en combinación con el análisis de especies indicadoras (22 especies indicadoras, p promedio = 0.0164), mostró 3 grupos de bosques como el mejor resultado de agrupación de las parcelas. El análisis de conglomerados dio como resultado un dendrograma (Figura 3) en donde se separan claramente los tres tipos de bosque. El Bosque 3 agrupó el mayor número de parcelas, seguido del Bosque 1 y el Bosque 2 que agrupó el menor número de parcelas (Cuadro 1).

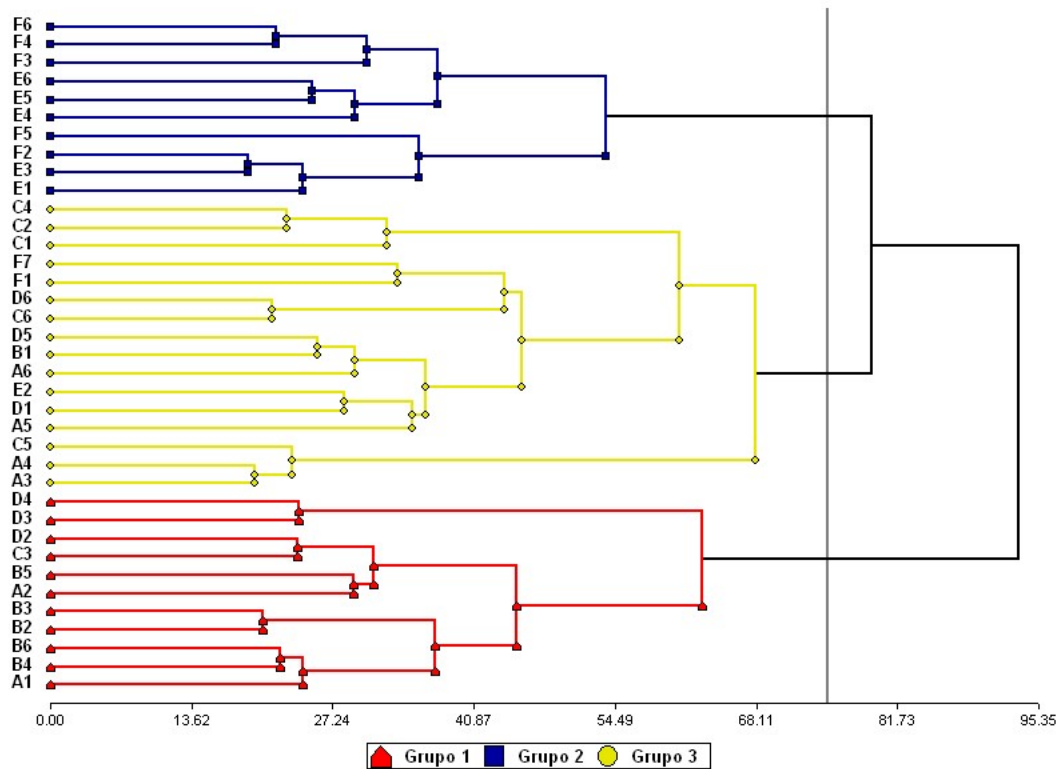


Figura 3. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward, distancia euclídea) de la vegetación (árboles ≥ 30 cm de dap y palmas ≥ 10 cm de dap) de 37 parcelas de 0.25 ha muestreadas a lo largo del paisaje.

El análisis de ordenación (NMS) determinó el vínculo entre las parcelas y las especies más importantes en ellas y reafirmó los tres grupos registrados por el análisis de conglomerados. Se obtuvo un valor en la prueba de Montecarlo de 0.0196 para cada uno de los 6 ejes o dimensiones; lo anterior significa que en las mejores soluciones de cada corrida desde 1 dimensión a 6 dimensiones el estrés es más bajo que para el 95% de las corridas aleatorias, aceptándose la probabilidad de cometer un error tipo I menor a 0.05 (McCune y Grace 1999, McCune y Grace 2002).

La ordenación final, con una solución 3-dimensional, realizada a partir de 400 iteraciones, mostró un estrés de 18.02091, con una inestabilidad final de 0.00047 y 400 iteraciones, en donde el estrés se estabilizó. Esto significa que el resultado fue una solución estable, dado que los valores de inestabilidad fueron bajos, según McCune y Grace (2002) se recomienda un criterio de inestabilidad $< 10^{-4}$.

Cuadro 1. Número de parcelas, área total muestreada, rango de elevación en el que se distribuyen y elevación promedio de cada uno de los tipos de bosque determinados a partir del análisis de conglomerados.

Bosque	No. de parcelas	Área muestreada (ha)	Rango de elevación (msnm)	Elevación promedio (msnm)
1	11	2.75	181-1010	502
2	10	2.5	1098-1435	1237
3	16	4	64-1528	637

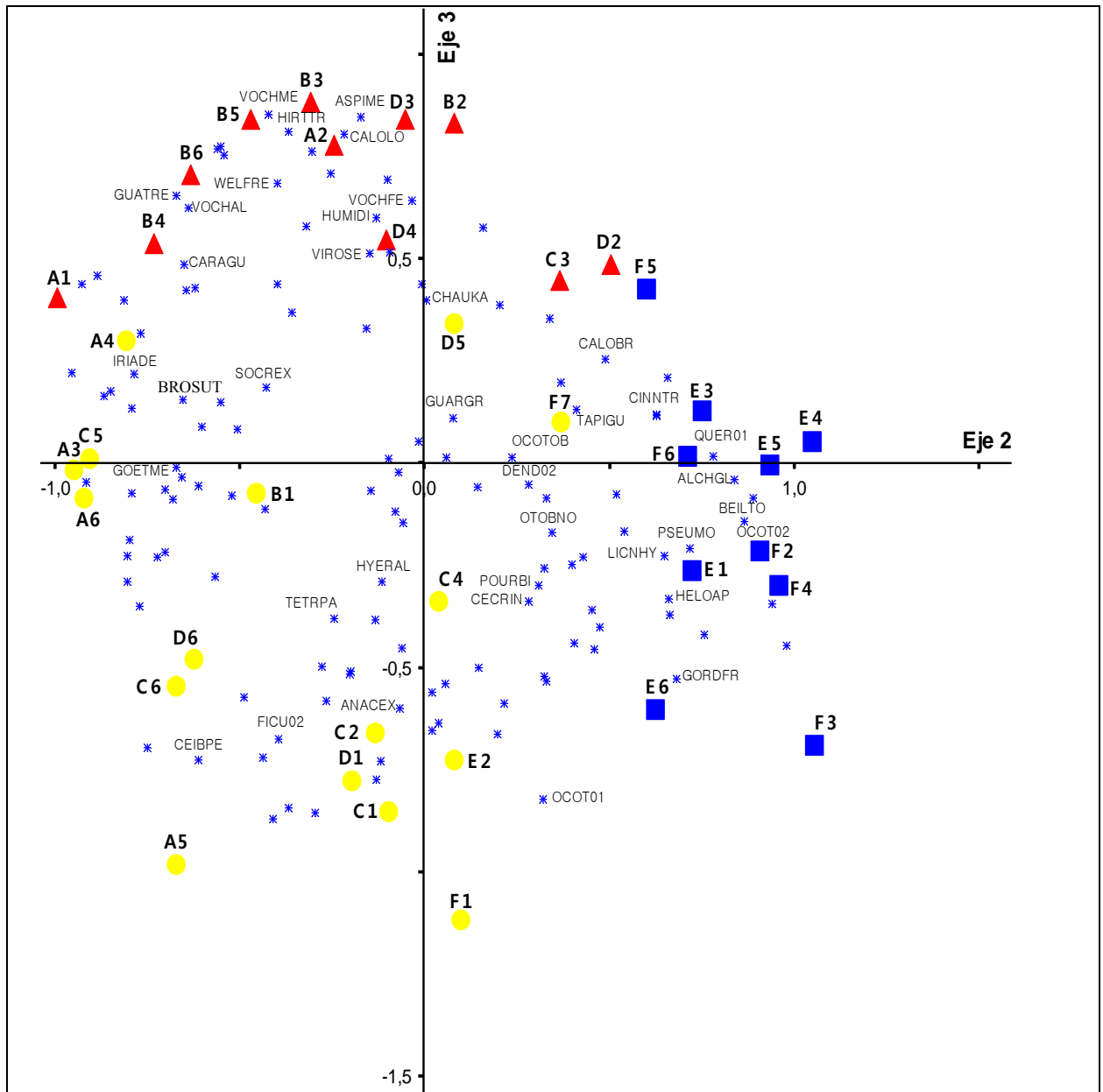
El resultado del análisis NMS se resume en un diagrama de ordenación de dos ejes (Figura 4), a partir del cual se obtuvo el coeficiente de determinación r^2 , definido como la correlación entre las distancias del espacio de ordenación y el espacio original n dimensional, el cual indicó que los ejes 2 y 3 explican el 30.8 % y el 24.4%, respectivamente, para un total de 55.2% de la variación de los datos florísticos en las parcelas. Se considera satisfactorio cuando se puede explicar más del 50% de la varianza en estos ejes (McCune y Grace 2002).

Los resultados del análisis de ordenación indican que la variación entre las parcelas es continua y que no hay cambios muy drásticos ni límites bien definidos. Sin embargo, los tipos de bosque determinados por el análisis de conglomerados ocupan sectores distintos de la gráfica (Figura 4) con poco traslape entre sí, indicando que es aceptable hablar de tres tipos distintos de bosque. Las parcelas se diferenciaron mejor por grupo a lo largo de los ejes 2 y 3 que explican la mayor proporción de la varianza entre parcelas. Al realizar correlaciones de *Pearson* entre los ejes resultantes del NMS y las especies de las parcelas, el eje 2 mostró una correlación negativa con las especies *Brosimum utile* ($r = -64.9$) y *Iriartea deltoidea* ($r = -53.89$), *Brosimum lactescens* ($r = -43.7$), *Inga* sp. (-43.5), *Carapa guianensis* (-41.4), y *Socratea exorrhiza* ($r = -38.6$); y una correlación positiva con las especies *Alchornea glandulosa* ($r = 63.4$), *Beilschmiedia towarensis* ($r = 55.9$), *Pseudolmedia mollis* ($r = 53.7$), *Dacryodes* sp. ($r = 50.4$), *Quercus* sp.01 ($r = 46.9$) y *Ocotea* sp.02 ($r = 48.4$); y permitió separar de los otros dos grupos al Bosque 2, dominado por la especie *Beilschmiedia towarensis*, *Alchornea glandulosa*, *Pseudolmedia mollis*, y *Quercus* sp.01. La diferencia en composición entre el Bosque 1 y 3, bien diferenciados del Bosque 2 por la presencia de especies como *Brosimum utile*, *Iriartea deltoidea*, *Brosimum lactescens*, *Carapa guianensis*, y *Socratea exorrhiza*, y cuyas parcelas se distribuyen a lo largo del eje 3, estuvo determinada por el incremento en el Bosque 1 en la abundancia de la especie de la palma *Welfia regia* y

especies de la familia Vochysiaceae (*Vochysia ferruginea*, *Vochysia allenii*) positivamente correlacionadas con el eje 3 ($r = 53.8$, $r = 68.2$, $r = 38.7$, respectivamente), al igual que otras especies entre las que resaltan, *Hirtella triandra* ($r = 49.3$), *Euterpe precatoria* ($r = 47.4$), *Aspidosperma megalocarpon* ($r = 42.7$) y *Calophyllum longifolium* ($r = 38.8$). El Bosque 3 estuvo dominado por las especies *Tetragastris panamensis*, *Iriartea deltoidea*, *Anacardium excelsum* y *Brosimum utile*. Las especies *Iriartea deltoidea* y *Brosimum utile* estuvieron correlacionados negativamente con el eje 3; el eje uno explicó la menor proporción de variación entre parcelas (10.7 %) y no se observó una correlación clara con un grupo florístico, sin embargo sí estuvo correlacionado con las especies *Anacardium excelsum* ($r = -54.4$) y con *Tetragastris panamensis* ($r = -46.3$) que ayudan en la explicación de la diferenciación del Bosque 3 (figura no mostrada).

Con los valores del Índice de Valor de Importancia (IVI) se determinaron las especies más importantes por parcela y por tipo de bosque, y se establecieron las principales asociaciones de estas especies en cada uno de ellos. En el Bosque 1 las especies con mayor IVI fueron el árbol *Vochysia ferruginea* y la palma *Welfia regia*. De las once parcelas que conformaron este tipo de bosque *Vochysia ferruginea*, estuvo presente en 10 de ellas (Anexo 1), con un promedio de IVI por parcela de $12.3\% \pm 2.9$. *Welfia regia* estuvo presente en siete de las once parcelas de este tipo de bosque, con un promedio de IVI por parcela de $9.56\% \pm 3.18$. Otras especies de relevancia ecológica en este bosque fueron la palma *Socratea exorrhiza* presente en ocho parcelas (IVI promedio por parcela de $4.4\% \pm 1.9$), el árbol *Brosimum utile* presente en seis parcelas (IVI promedio por parcela de $3.6\% \pm 1.3$), y la palma *Euterpe precatoria*, en siete de las parcelas (IVI promedio por parcela de $3.3\% \pm 1.0$). Al calcular el IVI de cada especie para todo el bosque, las especies mencionadas ocupan los puestos del 1 al 5 en el mismo orden mencionado (Figura 5), a excepción de la palma *Euterpe precatoria* cuyo IVI es apenas superado por el valor para el árbol *Carapa guianensis*, presente en cinco parcelas de este bosque.

En el Bosque 2, las especies más importantes fueron un encino (*Quercus* sp.01.) y *Beilschmiedia towarensis*. La especie *Quercus* sp.01 estuvo presente en 6 de las 10 parcelas que conformaron este bosque (Anexo 1) con un IVI promedio por parcela $11.6\% \pm 3.6$. *Beilschmiedia towarensis* presentó un con un IVI promedio por parcela de $7.7\% \pm 2.51$.



Las parcelas están representadas por las figuras geométricas (en triángulos las parcelas del grupo 1, en cuadros las parcelas del grupo 2, en círculos las parcelas del grupo 3) y las especies por los asteriscos. Se muestran únicamente los códigos de las especies que obtuvieron los 5 IVI's más altos en cada parcela, y de las especies con los cinco VI más altos por bosque. *Alchornea glandulosa* (ALCHGL), *Anacardium excelsum* (ANACEX), *Aspidosperma megalocarpon* (ASPIME), *Beilschmiedia tovarensis* (BEILTO), *Calophyllum brasiliense* (CALOBR), *Calophyllum longifolium* (CALOLO), *Carapa guianensis* (CARAGU), *Cecropia insignis* (CECRIN), *Ceiba pentandra* (CEIBPE), *Chaunochiton kappleri* (CHAUKA), *Cinnamomum triplinerve* (CINNTR), *Dacryodes* sp. DACRSP, *Dendropanax* sp.02 (DEND02), *Ficus* sp. 02 (FICU02), *Goethalsia meiantha* (GOETME), *Gordonia fruticosa* (GORDFR), *Guarea grandifolia* (GUARGR), *Guatteria* aff. *recurvisepala* (GUATRE), *Heliocarpus appendiculatus* (HELOAP), *Hirtella triandra* (HIRTTR), *Humiriastrum diguense* (HUMIDI), *Hyeronima alchorneoides* (HYERAL), *Iriartea deltoidea* (IRIADE), *Licania hypoleuca* (LICNHY), *Ocotea* sp.01 (OCOT01), *Ocotea* sp.02 (OCOT02), *Otoba novogranatensis* (OTOBNO), *Pourouma bicolor* (POURBI), *Pseudolmedia mollis* (PSEUMO), *Quercus* sp.01 (QUER01), *Socratea exorrhiza* (SOCREX), *Tapirira guianensis* (TAPIGU), *Tetragastris panamensis* (TETRPA), *Virola sebifera* (VIROSE), *Vochysia allenii* (VOCHAL), *Vochysia ferruginea* (VOCHF), *Vochysia guatemalensis* (VOCHGU), *Vochysia megalophylla* (VOCHME), *Welfia regia* (WELFRE).

Figura 4. Diagrama de ordenación que muestra la relación entre las 37 parcelas de 0.25 ha y las especies más importantes en ellas. Composición florística de los bosques: especies de mayor peso ecológico y especies indicadoras.

Para todo el bosque las cinco especies de mayor valor ecológico según el IVI fueron en orden decreciente *Quercus* sp.01, *Beilschmiedia tovarensis*, *Pseudolmedia mollis*, *Otoba novogranatensis* y *Calophyllum brasiliense*. Otra especie que resalta por su valor de IVI promedio por parcela es *Alchornea glandulosa* ($4.8\% \pm 1.2$), por arriba de la especies *Pseudolmedia mollis*, *Otoba novogranatensis* y *Calophyllum brasiliense*, pero ubicándose en el sexto lugar de las especies con los IVI's más altos en todo el bosque (Figura 5). A diferencia de los otros dos bosques identificados sólo se registró una de las cuatro especies de palma (*Euterpe precatória*).

En el Bosque 3, al igual que en el Bosque 1, las palmas estuvieron dentro de las especies con altos IVI. La palma *Iriartea deltoidea*, no solo obtuvo el mayor IVI promedio por parcela ($5.1\% \pm 2.6$) sino también el IVI más alto calculado para todo el bosque (7.71%). Para todo el bosque las especies con los IVI más altos (figura 5) después de esta palma fueron *Anacardium excelsum*, *Brosimum utile*, *Virola koschnyi* y *Socratea exorrhiza*, las cuales presentaron también los cinco IVI's promedio por parcela más altos, *Brosimum utile* ($3.9\% \pm 1.3$), *Virola koschnyi* (3.9 ± 1.1), *Anacardium excelsum* (3.4 ± 1.9) y *Socratea exorrhiza* (3.2 ± 1.4).

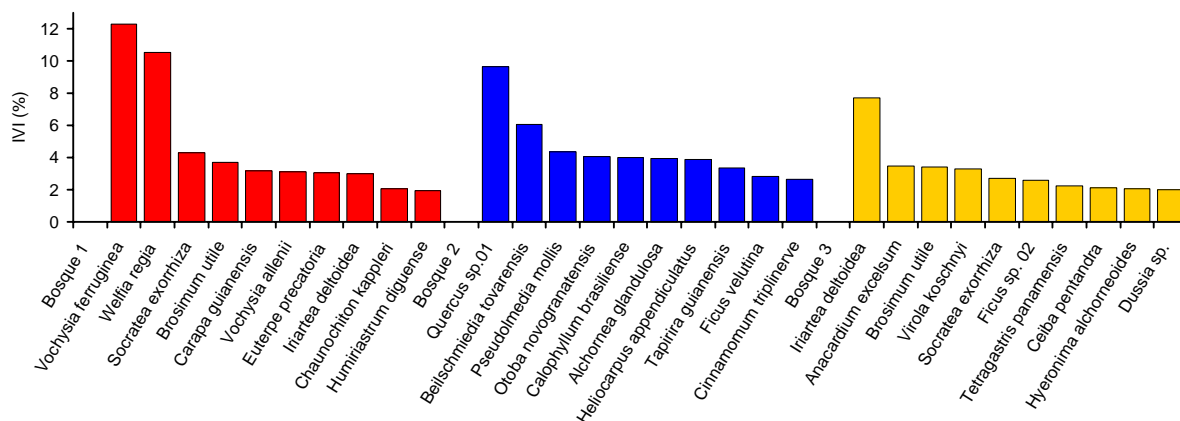


Figura 5. Diez especies de mayor relevancia ecológica en función del IVI calculado para todo el bosque, para los tres tipos de bosque identificados en la red de conectividad estudiada al sur de Costa Rica.

Se identificó un total de 25 especies indicadoras, 2 palmas y 23 árboles, distribuidas en los tres tipos de bosque, variando entre 13 y 1 el número de especies indicadoras por bosque, con un rango de valores de VI entre 75.5 y 26.4 (Cuadro 2). Para el grupo 1 las especies con los valores indicadores más altos coincidieron con las especies que obtuvieron los mayores IVI,

aunque *Brosimum utile* no se presentó como especie indicadora, al compartirse con el Bosque 3. Para el bosque 2, las especies con los valores indicadores más altos, obtuvieron también IVI's altos pero en un orden relativamente distinto, y el Bosque 3 presentó únicamente una especie indicadora, *Tetragastris panamensis*, ubicada en el séptimo puesto dentro del bosque según su IVI.

Cuadro 2. Especies indicadoras ($p < 0.05$) para los tres tipos de bosque, ordenadas por su VI en orden descendente. Resultado de la prueba de Monte Carlo con 1000 permutaciones, realizada con los datos de especies de palmas ($dap > 10$ cm) y árboles ($dap > 30$ cm) de 37 parcelas de 0.25 ha muestreadas.

Especie	Grupo	VI	VI promedio	Desviación estándar	<i>p</i>
<i>Vochysia ferruginea</i>	1	75.5	23.3	7.53	0.001
<i>Welfia regia</i>	1	59.6	18.4	7.41	0.002
<i>Socratea exorrhiza</i>	1	45.7	23.2	7	0.008
<i>Carapa guianensis</i>	1	40.2	14.4	6.73	0.007
<i>Chaunochiton kappleri</i>	1	37.5	14.9	6.61	0.014
<i>Hirtella triandra</i>	1	36.4	11.9	6.17	0.016
<i>Vochysia allenii</i>	1	34.5	13.5	6.29	0.017
<i>Virola sebifera</i>	1	29.2	14.6	6.94	0.041
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	1	27.3	10.3	5.67	0.033
<i>Guatteria aff. recurvisepala</i>	1	27.3	10.3	5.8	0.035
<i>Calophyllum longifolium</i>	1	27.3	10.5	5.9	0.044
<i>Beilschmiedia towarensis</i>	2	70	16.4	7.38	0.001
<i>Alchornea glandulosa</i>	2	66.2	17	6.83	0.001
<i>Pseudolmedia mollis</i>	2	62.7	18.2	7.27	0.001
<i>Quercus sp.01</i>	2	60	14.9	6.66	0.001
<i>Tapirira guianensis</i>	2	43.2	17.6	6.93	0.009
<i>Ocotea sp.02</i>	2	40	11.9	6.09	0.007
<i>Dacryodes sp.</i>	2	40	12.3	6.24	0.007
<i>Otoba novogranatensis</i>	2	35.6	20.5	7.49	0.046
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	2	34.8	14.2	6.36	0.013
<i>Gordonia fruticosa</i>	2	34.2	13.2	6.42	0.018
<i>Licaria sp.03</i>	2	30	10.2	5.72	0.015
<i>Cinnamomum triplinerve</i>	2	26.4	13.6	6.32	0.046
<i>Prunus brachybotrya</i>	2	25.5	11.8	6.03	0.019
<i>Tetragastris panamensis</i>	3	29.2	17	6.83	0.045

En términos generales se puede decir que el Bosque 1 es el que mejor se diferencia al presentar una dominancia marcada de una especie; que el Bosque 2 se diferencia también de los otros al presentar especies de elevaciones mayores no compartidas, y que el Bosque 3

parece ser el menos diferenciado por el protocolo de muestreo utilizado, al presentar una sola especie indicadora muy débil, la distribución más amplia de parcelas en la ordenación y la mayor diversidad de especies.

4.2.2 Tipos de bosque presentes en la red de conectividad

A partir del análisis de las especies representativas en cada tipo de bosque, ya sea por altos IVI's, altos VI, así como a partir del análisis de correlación entre los ejes de ordenación explicativos y las especies asociados a ellos, se lograron definir los siguientes tres tipos de bosque en el área que abarca la red de conectividad.

Bosque de *Vochysia ferruginea*, *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza* (Bosque 1). Este bosque estuvo claramente dominado por el árbol *V. ferruginea* (Vochysiaceae), que presentó el mayor IVI y el mayor VI, en una fuerte asociación con las palmas *W. regia* (Arecaceae) y *S. exorrhiza* (Arecaceae). Entre las principales especies arbóreas indicadores en este grupo también se encuentran *Carapa guianensis* (Meliaceae), *Chaunochiton kappleri* (Olacaceae), *Hirtella triandra* (Chrysobalanaceae), *Vochysia alleni* (Vochysiaceae), *Virola sebifera* (Myristicaceae), *Aspidosperma megalocarpon* (Apocynaceae) y *Calophyllum longifolium* (Clusiaceae); *Brosimum utile* (Moraceae) por su IVI se coloca también entre las especies que resaltan en este bosque. Otras palmas asociadas son *Euterpe precatoria* (Arecaceae) e *Iriartea deltoidea* (Arecaceae), que no son significativas como especies indicadoras pero que sus IVI's las colocan entre las 10 especies más representativas del bosque.

Bosque de *Beilschmiedia towarensis*, *Alchornea glandulosa* y *Pseudolmedia mollis* (Bosque 2). La especie de mayor IVI fue un encino (*Quercus* sp.01, Fagaceae), sin embargo las especies que más discriminaron a este tipo de bosque, según su alto VI, fueron *Beilschmiedia towarensis* (Lauraceae), *Alchornea glandulosa* (Euphorbiaceae) y *Pseudolmedia mollis* (Moraceae). Otras importantes especies arbóreas asociadas son *Otoba novogranatensis* (Myristicaceae), *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae), *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Ficus velutina* (Moraceae) y *Cinnamomun triplinerve* (Lauraceae). En este tipo de bosque se registró una sola especie de palma (*Euterpe precatoria*, Arecaceae), a diferencia de los otros dos tipos de bosque en donde la presencia de palmas es mucho más representativa.

Bosque de *Tetragastris panamensis*, *Iriartea deltoidea*, *Anacardium excelsum* y *Brosimum utile* (Bosque 3). Este bosque no contó con una especie claramente dominante, sin embargo, la especie que más lo discriminó según su valor indicador fue *Tetragastris panamensis* (Burseraceae); entre las principales especies destacan la palma *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) y los árboles *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) y *Brosimum utile* (Moraceae) los cuales obtuvieron los IVI's más altos por bosque en ese orden. Otras especies arbóreas asociadas a este tipo de bosque son *Virola Koschnyi* (Myristicaceae), *Ficus* sp.02 (Moraceae), *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Hyeronima alcornoides* (Euphorbiaceae) y *Dussia* sp. (Fabaceae), y entre las palmas únicamente *Socratea exorrhiza* (Arecaceae); a diferencia del Bosque 1 la palma *Welfia regia* no tiene una presencia importante, ni una asociación clara con el resto de las especies de este tipo de bosque.

4.3 Riqueza, diversidad y estructura de los tipos de bosque

No se encontraron diferencias significativas entre los tres tipos de bosque entre los valores promedio de número de especies, índices de diversidad de α Fisher, Shannon y Simpson, y el estimador Chao 1 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Promedios (\pm error estándar) de riqueza e índices de diversidad y para los tres tipos de bosque y prueba de comparación múltiple LSD de Fisher ($\alpha=0.05$), con datos de vegetación de 37 parcelas de 0.25 ha de árboles ≥ 30 cm de dap y palmas ≥ 10 cm de dap.

Índice	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3	F	p
Riqueza	A 17.91 \pm 1.46	A 16.20 \pm 1.03	A 18.3 \pm 0.93	0.95	0.3957
α Fisher	A 14.12 \pm 3.50	A 22.74 \pm 4.35	A 17.97 \pm 1.64	2.34	0.1121
Shannon	A 2.38 \pm 0.12	A 2.59 \pm 0.07	A 2.51 \pm 0.09	1.02	0.3721
Simpson	A 14.52 \pm 4.62	A 24.78 \pm 5.23	A 16.8 \pm 2.60	2.06	0.1435
Estimador Chao1	A 34.49 \pm 5.85	A 31.04 \pm 2.97	A 42.61 \pm 5.92	1.22	0.3090

Las curvas de rango abundancia (Figura 6) como los índices de riqueza, diversidad y equitatividad, permiten hacer inferencias de la compleja estructura de las comunidades, y pueden ser útiles cuando se hacen comparaciones. Las curvas de rarefacción permiten visualizar la distribución de las abundancias de las especies en una comunidad graficando las

proporciones de las especies contra su rango. De esta manera la proporción para la especie más abundante se grafica primero, seguida de la siguiente especie más abundante, y así hasta la especie más rara o menos abundante de toda.

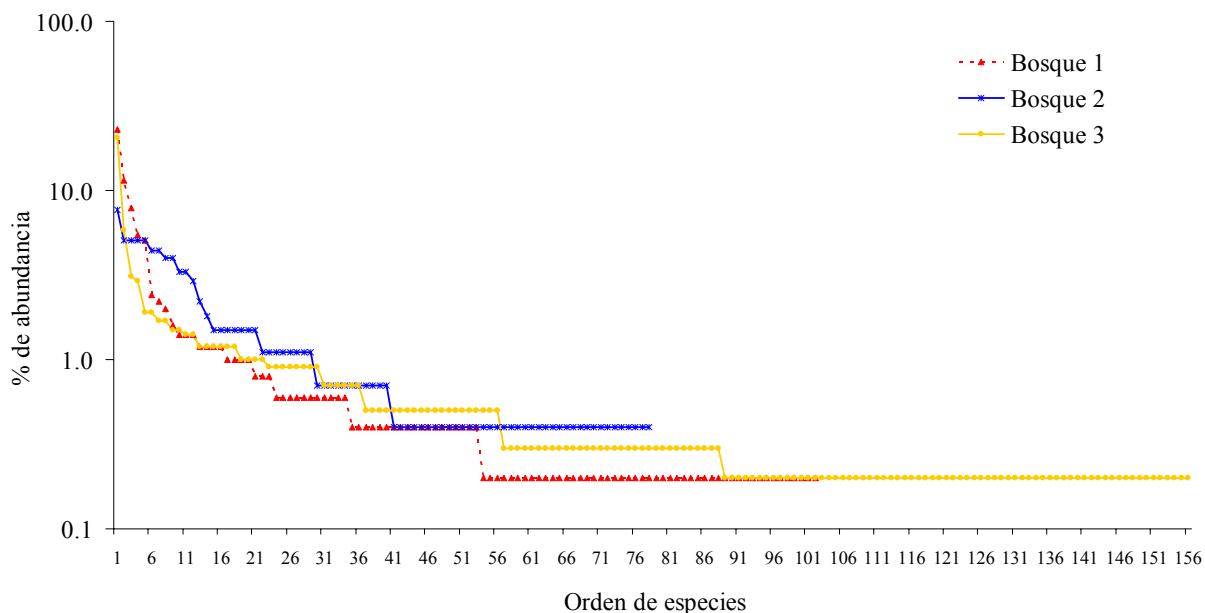


Figura 6. Curva de rango abundancia graficada entre el rango de las especies y su número de individuos, para cada uno de los tres tipos de bosque identificados en la red de conectividad.

Las curvas de rango-abundancia mostraron que hay pocas especies con altos valores de abundancia y muchas especies poco frecuentes con valores de abundancia bajos, conforme a lo reportado para otros bosques tropicales (Figura 6). En ella se observa además que para los Bosque 1 y 3 hay una diferencia importante entre la primera especie más abundante y la segunda, en particular en el Bosque 3, diferenciándose estos dos del Bosque 2 donde la distancia en abundancia entre la primera y segunda especie más importante no es tan grande.

Con las curvas de rarefacción para los cuatro tipos de bosque se observó cuál de ellos contiene más especies por esfuerzo de muestreo, el cual se representa tanto por número de individuos muestreados, como por unidad de área muestreada. En el área comparable entre los tres bosques, igual al área del bosque con menor número de parcelas muestreadas (Bosque 2 con 2.5 ha), el bosque de *Tetragastris panamensis*, *Iriartea deltoidea*, *Anacardium excelsum* y *Brosimum utile* (Bosque 3) obtuvo un total de 119 especies estimadas, ubicándose por encima del número de especies estimadas para el bosque de *Vochysia ferruginea*, *Welfia regia* y

Socratea exorrhiza (Bosque 1) (97 especies) y *Beilschmiedia towarensis*, *Alchornea glandulosa* y *Pseudolmedia mollis* (Bosque 2) (78 especies), en ese orden descendente (Figura 7). En la curva de rarefacción basada en individuos, se observa prácticamente el mismo patrón, en donde el Bosque 2 está ligeramente por encima en número de especies que el Bosque 1, sin que las diferencias sean significativas al traslaparse los intervalos de confianza (Figura 7). La mayor riqueza de especies acumulada en el Bosque 3 puede deberse a que éste agrupó la mayor cantidad de parcelas distribuidas en un área más grande, teniendo un área de muestreo mayor que los otros dos tipos de bosque, permitiendo que el recambio de especies entre ellas y por lo tanto el número total de especies sea mayor.

Se realizó el análisis estructural para los árboles y las palmas por separado, considerando el número de individuos por hectárea para cada clase diamétrica (N/ha), al igual que para el área basal (m^2/ha). El ANOVA realizado para los datos de árboles mostró diferencias estadísticas en las clases diamétricas de 60-69, 70-79 y > 90 , tanto en el número de individuos como el área basal (Figuras 8 y 9). Se encontró también diferencia para el área basal total entre los tipos de bosque 1 y 3 (Figura 9). La prueba de comparación de medias LSD de Fisher, identificó que en la clase 60-69 cm las diferencias entre el número de individuos y el área basal promedio se dan entre Bosque 1, con un mayor número de individuos, y los bosques 2 y 3, con valores menores. En la clase 70-79 cm la prueba de LSD de Fisher diferenció al Bosque 3 de los bosques 1 y 2, presentando el primero una mayor cantidad de individuos y área basal por hectárea (Figuras 8 y 9), lo cual puede estar asociado a la presencia de árboles grandes de la especie *Anacardium excelsum*.

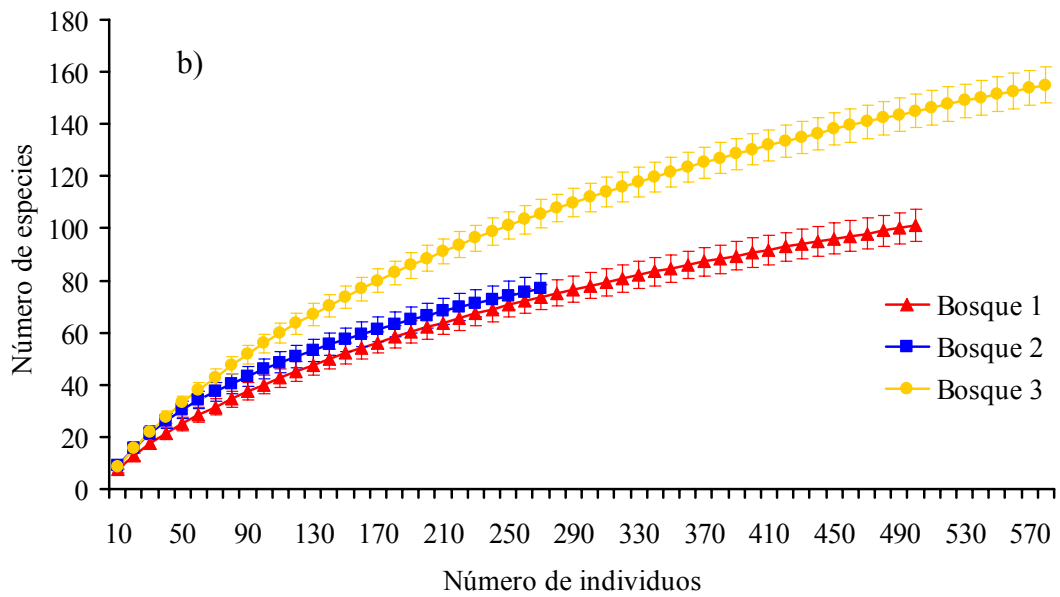
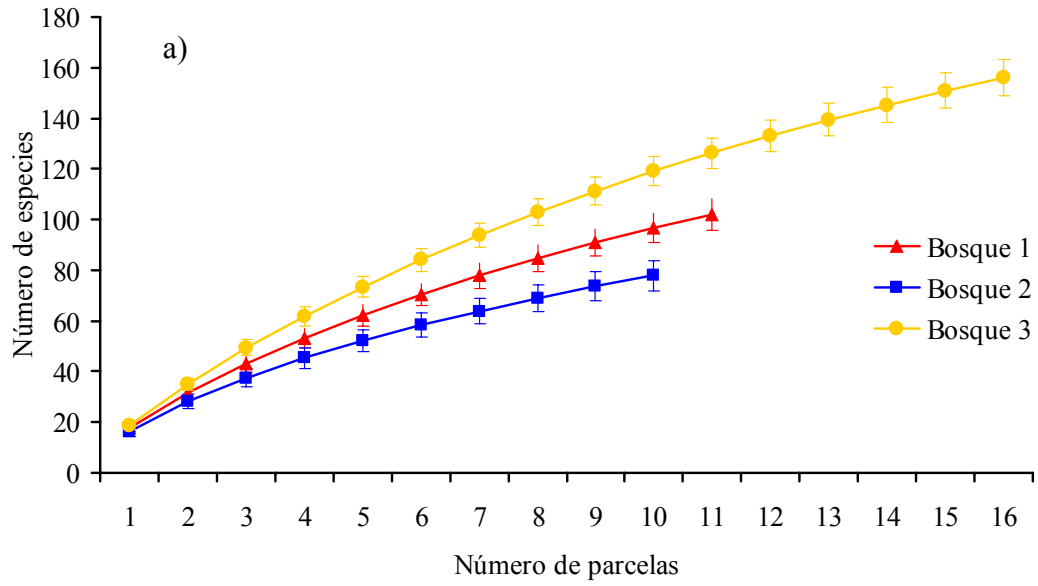


Figura 7. Curvas de acumulación de especies para los tres tipos de bosque según a) el número de parcelas muestreadas (0.25 ha), y b) el número de individuos con muestras aleatorizadas de 50 individuos. Las barras verticales representan el error estándar.

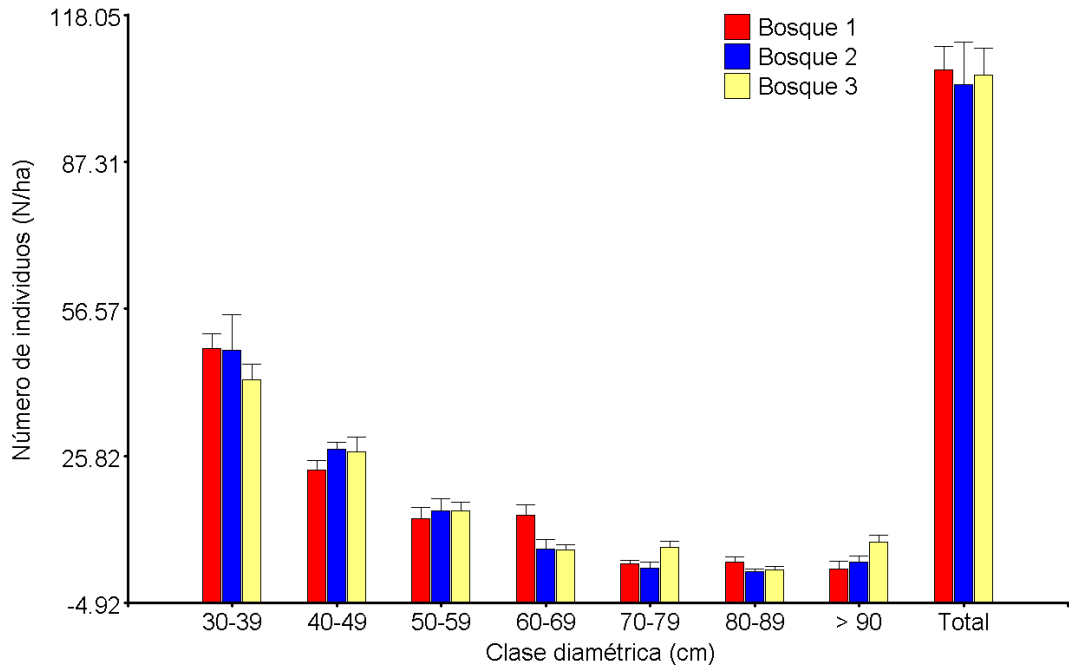


Figura 8. Distribución promedio por clase diamétrica del número de individuos (N) para los árboles ≥ 30 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivada del ANDEVA y de la prueba de comparación LSD de Fisher, denotan diferencias significativas entre bosques. Las barras verticales representan el error estándar.

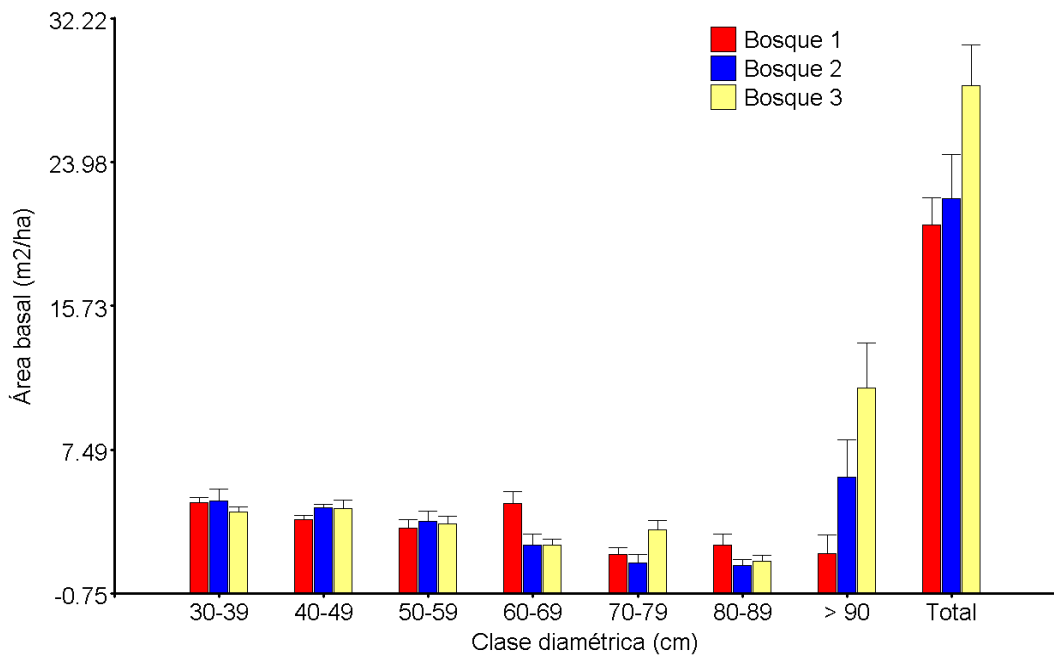


Figura 9. Distribución promedio por clase diamétrica del área basal (G , en m^2) por hectárea, para los árboles ≥ 30 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivada del ANDEVA y de la prueba de comparación LSD de Fisher, denotan diferencias significativas entre bosques. Las barras verticales representan el error estándar.

Para las palmas, el análisis de la varianza no paramétrica (Krusal Wallis) mostró diferencias entre los tipos de bosque tanto para el número de individuos como para el área basal en la clase 10-19 cm y en el total (Figuras 10 y 11). La prueba de comparaciones múltiples mostró que las diferencias significativas de la abundancia y área basal para las palmas fue entre el Bosque 1, con un mayor número de palmas, y los bosques 2 y 3, el primero presentando individuos de palmas únicamente en la clase diamétrica más pequeña. En el Bosque 3 se registraron dos individuos de palma real (*Attalea rostrata*) uno en la clase de 40-49 y otro en la clase de 50-59 cm de dap, únicos en todo el muestreo de la vegetación. La prueba de comparación múltiple no se efectuó para las clases, 20-29, 40-49 y 50-59 debido a la presencia nula de individuos en dos de los tres tipos de bosque.

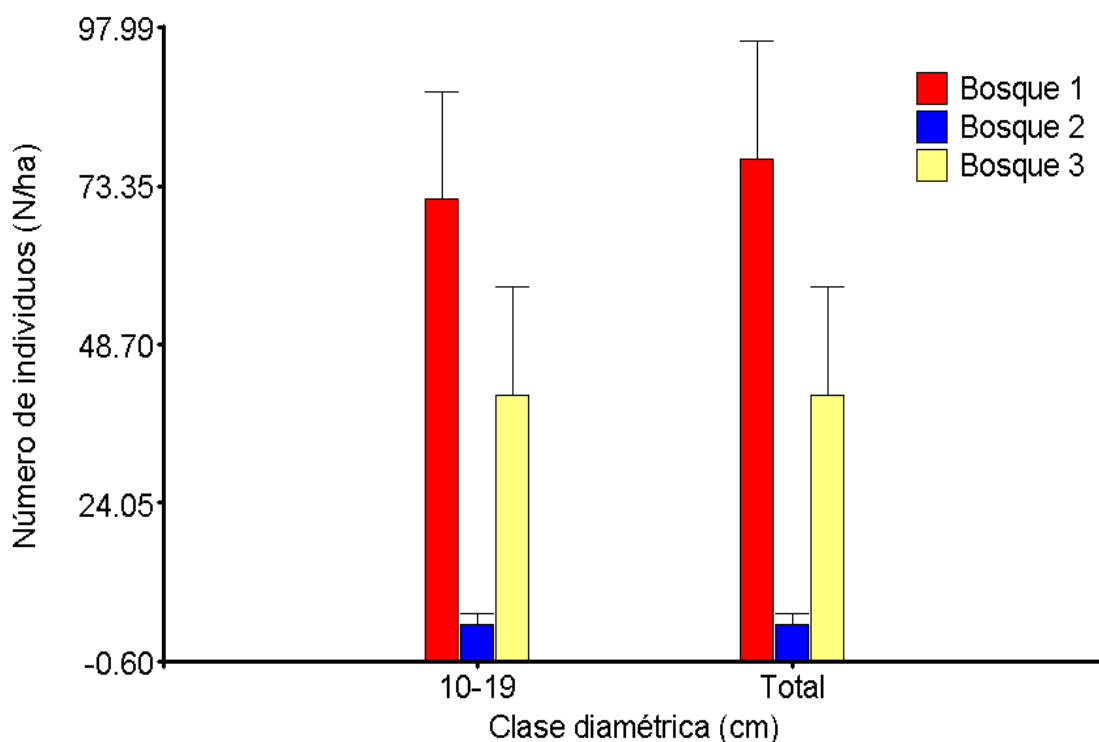


Figura 10. Distribución promedio por clase diamétrica del número de individuos por hectárea, para las palmas ≥ 10 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivadas de la prueba de Kurskal Wallis, denotan diferencias significativas entre bosque. Las barras verticales representan el error estándar.

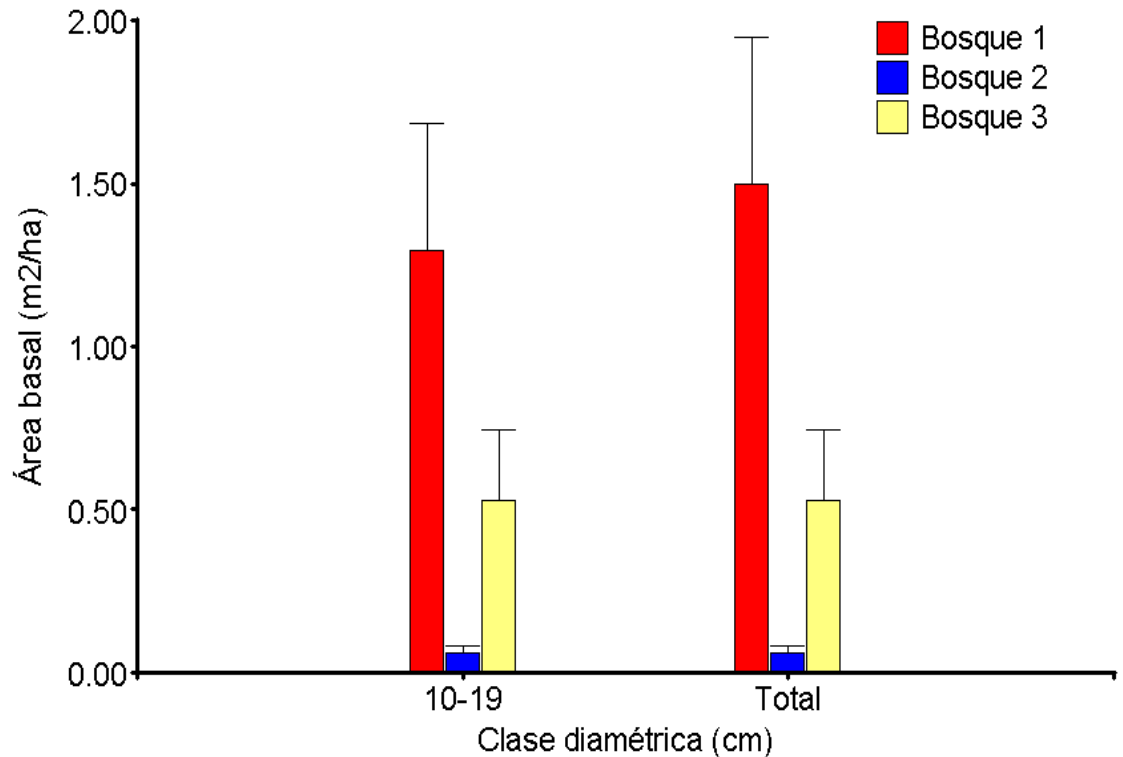


Figura 11. Distribución promedio por clase diamétrica del área basal (m2/ha) por hectárea, para las palmas ≥ 10 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivadas de la prueba de Kurskal Wallis, denotan diferencias significativas entre bosques. Las barras verticales representan el error estándar.

4.4 Composición florística, ambiente y ubicación espacial

4.4.1 Variables ambientales y su correlación: clima, suelo y elevación

En todas las parcelas muestreadas, la temperatura promedio anual presentó una variación máxima considerable, evidenciándose también diferencias interesantes entre los valores estacionales de la temperatura mínima del mes más frío (Cuadro 4). La precipitación anual presentó también un intervalo amplio de valores, siendo también importante la diferencia entre la precipitación del mes más seco entre parcelas (Cuadro 4).

Los suelos mostraron igualmente un amplio rango de propiedades químicas y físicas a lo largo del área muestreada (Cuadro 5). Las concentraciones de cationes, en particular el Ca y el Mg, y el P extraíble y la acidez total mostraron intervalos muy amplios y desviaciones estándares bajas, lo cual está asociado a unas pocas parcelas con valores altos. En cuanto a las

propiedades físicas, éstas también mostraron un amplio rango de valores, y desviaciones estándar relativamente más altas, de esta manera el contenido de arcilla, arena y limo difirieron considerablemente a lo largo del área estudiada (Cuadro 5).

Cuadro 4. Estadística descriptiva de las características climáticas (obtenidas de Worldclim) y de elevación obtenidas de 37 parcelas de muestreo (0.25 ha).

	Media	Rango	Desviación estándar
Elevación (m)	759.08	64-1528	431.38
Temperatura promedio anual	22.96	18.6-26.4	2.29
Estacionalidad de la temperatura (DE*100)	683.38	577-778	55.52
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	16.69	12.4-20.3	2.15
Precipitación anual (mm)	3373.57	2852-5057	458.39
Estacionalidad de lluvia (CV)	60.57	44-72	6.44
Precipitación del mes más seco	52.3	17-146	29.41

La elevación en las parcelas muestreadas se distribuye en un rango amplio casi desde el nivel del mar hasta casi 1,600 m de elevación en la parcela más alta, siendo una fuente de variación importante para las variables climáticas (Cuadro 6). La elevación mostró una fuerte correlación negativa con las tres medidas de temperatura seleccionadas, una fuerte correlación negativa con los valores de precipitación anual y los valores de precipitación del mes más seco, y una correlación positiva con la medida de estacionalidad de las lluvias, el coeficiente de variación de la precipitación (Cuadro 6).

Cuadro 5. Estadística descriptiva de las propiedades químicas y físicas del suelo de las 37 parcelas (0.25 ha) muestreadas.

	Media	Rango	Desviación estándar
Ca (cmol(+)/l)	5.17	0.21-22.65	5.12
K (cmol(+)/l)	0.16	0.06-0.4	0.09
Mg (cmol(+)/l)	1.91	0.18-11.16	2.05
P (mg/l)	2.39	0.4-24.6	3.94
Ácido total (cmol(+)/l)	3.33	0.09-13.89	3.24
pH	5.07	4.22-6.42	0.47
Arena (%)	48.18	21-75.2	16.29
Limo (%)	24.56	13.8-35.9	6.04
Arcilla (%)	27.26	5-51.3	14.23
Profundidad (cm)	75.34	42.8-108	18.07

Los cationes estuvieron todos correlacionados positivamente entre sí; el pH estuvo negativamente correlacionado con la elevación, positivamente correlacionado con la presencia de cationes (Ca, Mg, K) y negativamente correlacionado con la acidez (Cuadro 6). De los

caciones únicamente el Mg estuvo significativamente correlacionado con la elevación, mostrando una correlación negativa, y presentó una correlación positiva con las tres medidas de temperatura (Cuadro 6); el K únicamente con la temperatura promedio anual y el Ca con la desviación estándar de la temperatura; el P no presentó correlación con ninguna de las variables de suelo ni de clima (Cuadro 6).

El porcentaje de arena estuvo positivamente correlacionado con la elevación y negativamente correlacionado con las medidas de temperatura y con el porcentaje de limo y arcilla, los cuales estuvieron a su vez correlacionados negativamente con la elevación y positivamente correlacionados con la temperatura. Los suelos muestreados a mayores altitudes tuvieron un porcentaje mayor de arena que aquellos distribuidos en las zonas más bajas de la red. Los suelos con porcentaje altos de limo están asociados positivamente con la presencia de Mg y K.

Cuadro 6. Matriz de correlación con los coeficientes de Pearson entre las variables de suelo, clima y elevación de de las parcelas muestreadas.

	Elevación	Prof	Arena	Limo	Arcilla	pH	Acidez	Ca	Mg	K	P	Temp Ann	Temp SD	Temp Min	Prec Ann	Pres Driest
Prof	0.47**															
Arena	0.65***	0.58***														
Limo	-0.38*	-0.03	-0.51**													
Arcilla	-0.59***	0.65***	-0.93	0.15												
pH	-0.35*	-0.38*	-0.29	0.56***	0.1											
Acidez	-0.17	0.08	0.2	-0.55***	0.01	-0.54***										
Ca	-0.3	-0.39*	-0.17	0.25	0.09	0.82***	-0.2									
Mg	-0.44*	-0.08	-0.34*	0.49**	0.17	0.44**	-0.03	0.55***								
K	-0.27	-0.29	-0.13	0.39*	-0.02	0.43**	-0.09	0.41**	0.41**							
P	0.14	-0.06	0.06	-0.0017	-0.06	-0.09	-0.04	0.03	0.05	0.08						
Temp Ann	-0.97***	0.46**	-0.65***	0.36*	0.59***	0.29	0.23	0.3	0.44**	0.33*	-0.15					
Temp SD	-0.82***	0.48**	-0.46***	0.12	0.47**	0.24	0.3	0.42**	0.42**	0.24	-0.05	0.85***				
Temp Min	-0.98***	0.46**	-0.64***	0.34*	0.59***	0.28	0.23	0.29	0.42**	0.31	-0.16	0.99***	0.86***			
Prec Ann	-0.51**	-0.01	-0.24	0.21	0.19	0.04	0.07	0.12	0.13	0.04	0.09	0.53***	0.52***	0.56***		
Prec Driest	-0.68***	-0.09	-0.36*	0.26	0.3	0.06	0.17	0.11	0.2	0.15	-0.05	0.7***	0.59***	0.73***	0.93***	
Prec CV	0.77***	0.24	0.49**	-0.37*	-0.4**	-0.19	-0.08	-0.18	-0.27	-0.27	0.13	-0.78***	-0.6***	-0.81***	-0.82***	-0.9***

Correlaciones significativas son denotadas en negritas y por ***p < 0.001, **p < 0.01, *p < 0.05. Las variables son elevación (msnm), profundidad promedio del suelo (Prof)porcentajes de arena, limo y arcilla, ph, ácidéz extraíble, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K), Fósforo (P), Temperatura promedio anual (Temp Ann), desviación estándar de la temperatura (Temp SD), temperatura mínima del mes más frío (Temp Min), precipitación anual (Prec Ann), precipitación del mes más seco (Pres Driest).

4.4.2 Tipos de bosque y gradientes ambientales

4.4.2.1 Correlación de las variables ambientales y los ejes que explican la diferenciación florística de las parcelas

Los ejes de ordenación resultantes del análisis NMS, fueron correlacionados con las variables ambientales medidas en cada parcela para ayudar a interpretar los resultados de la variación florística observada entre las mismas. Los coeficientes de correlación de *Pearson* obtenidos entre las variables de suelo, clima, elevación y distancia geográfica, y las parcelas agrupadas en tipos de bosque según su composición florística indican que en orden de importancia las diferencias florísticas entre los tipos de bosque encontrados a lo largo del eje 2 están correlacionadas principalmente a las variables de suelo de acidez ($r = -36.9$), pH ($r = 36.1$), porcentaje de Ca ($r = 28.4$), porcentaje de K ($r = 26.1$) y porcentaje de P ($r = -22$); a las variables climáticas de precipitación anual ($r = -25.6$) y desviación estándar de la temperatura ($r = -24.7$); y a la distancia geográfica entre parcelas norte-sur ($r = 33.7$) y este-oeste (28.2). El resto de las variables obtuvieron coeficientes de correlación menores al 20%. A lo largo del eje 3, las diferencias florísticas entre los tipos de bosque encontrados a lo largo del mismo, están principalmente correlacionadas con el porcentaje de limo ($r = 26.4$) y con el coeficiente de variación de la precipitación ($r = -25.5$), el resto de las variables obtuvieron coeficientes de correlación menores al 20% (Cuadro 7).

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de suelo, clima, elevación y posición geográfica y los ejes de ordenación resultantes del análisis de NMS. Las variables estén separadas según su categoría (suelo, clima, elevación y posición) y en orden descendente según su grado de correlación con el eje 2 que explica la mayor variación entre parcelas. Entre paréntesis se indica el porcentaje explicado por cada eje en la diferenciación de los tres tipos de bosque encontrados en la red de conectividad.

Variable	Eje de ordenación		
	1 (10.7%)	2 (30.8%)	3 (24.4%)
Suelo			
pH	0.238	0.358	-0.041
Ca (cmol(+)/l)	0.287	0.297	-0.156
K (cmol(+)/l)	0.389	0.286	0.019
P (mg/l)	0.143	-0.230	0.044
Acidez total (cmol(+)/l)	-0.013	-0.148	-0.084
Mg (cmol(+)/l)	0.043	0.019	0.061
Arcilla (%)	0.109	-0.118	-0.027
Limo (%)	0.065	0.095	0.253
Profundidad (cm)	-0.338	-0.008	0.076
Arena (%)	-0.119	0.068	-0.118
Clima			
Precipitación anual	0.005	-0.237	0.192
Estacionalidad de la temperatura (DE*100)	0.276	-0.252	-0.094
Precipitación del mes más seco	-0.041	-0.171	0.224
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	0.229	-0.144	0.024
Temperatura promedio anual	0.225	-0.139	0.027
Estacionalidad de lluvia (CV)	-0.009	0.080	-0.257
Elevación	-0.213	0.138	-0.013
Posición			
Coordenada Y	-0.263	0.366	0.175
Coordenada X	-0.219	0.307	0.130

4.4.2.2 Análisis discriminante lineal entre las variables ambientales y los tipos de bosque

El análisis discriminante (Figura 12), con una tasa de error promedio de 10.81%, indicó que el eje canónico 1 diferencia las parcelas de los bosques 1, 2 y 3 explicando el 61.86% de variabilidad. Las variables con mayor peso discriminante en dicho eje fueron la temperatura mínima del mes más frío, el porcentaje de arena, la estacionalidad de la temperatura, la temperatura promedio anual, el porcentaje de arcilla, y el Ca en ese orden de importancia descendente. En el eje 2, que explicó el 38.14% de la variación, las variables con mayor peso fueron temperatura mínima del mes más frío, la estacionalidad de la precipitación, la precipitación del mes más seco, el porcentaje de arena y de arcilla, en ese orden de

importancia descendente, sobre este eje se separan mejor las parcelas del Bosque 1 y 3 de las parcelas del Bosque 2.

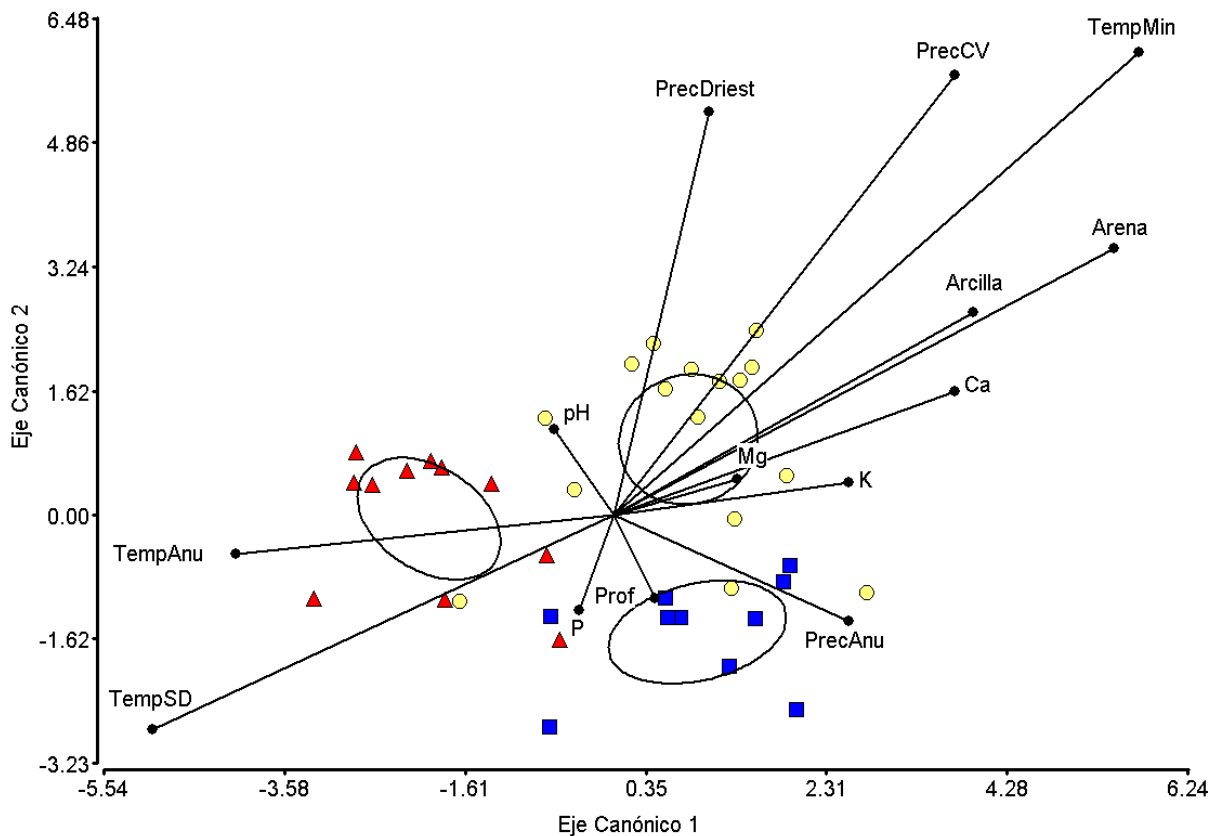


Figura 12. Gráfico biplot resultado del análisis discriminante lineal de las variables ambientales y la elevación con los tipos de bosque. Los tipos de Bosque 1, 2 y 3 se diferencian en el eje canónico 1. Figuras y colores diferentes representan parcelas pertenecientes a los 3 tipos de bosque: círculos amarillos Bosque 3, cuadrados azules Bosque 2, y triángulos rojos Bosque 1.

Se realizó también un análisis discriminante únicamente con las variables medidas del suelo, para intentar entender mejor el papel que las características del sustrato juegan en la diferenciación de las parcelas de vegetación muestreadas (Figura 13). Este análisis discriminante, con una tasa de error promedio de 13.51%, indicó que el eje canónico 1 explica el 53.46% de la variabilidad y diferencia los Bosque 1 y 3 del Bosque 2. Las variables con mayor peso discriminante en dicho eje fueron el pH, la acidez, el P, la arena y la profundidad promedio orden descendente. El eje 2 explicó el 46.54% de la variabilidad restante entre parcelas, siendo las variables con mayor peso el limo, el Ca, el K, la profundidad promedio, y

la acidez en ese orden descendente, en el que se separan las parcelas de los bosques 2 y 3 de las parcelas del Bosque 1.

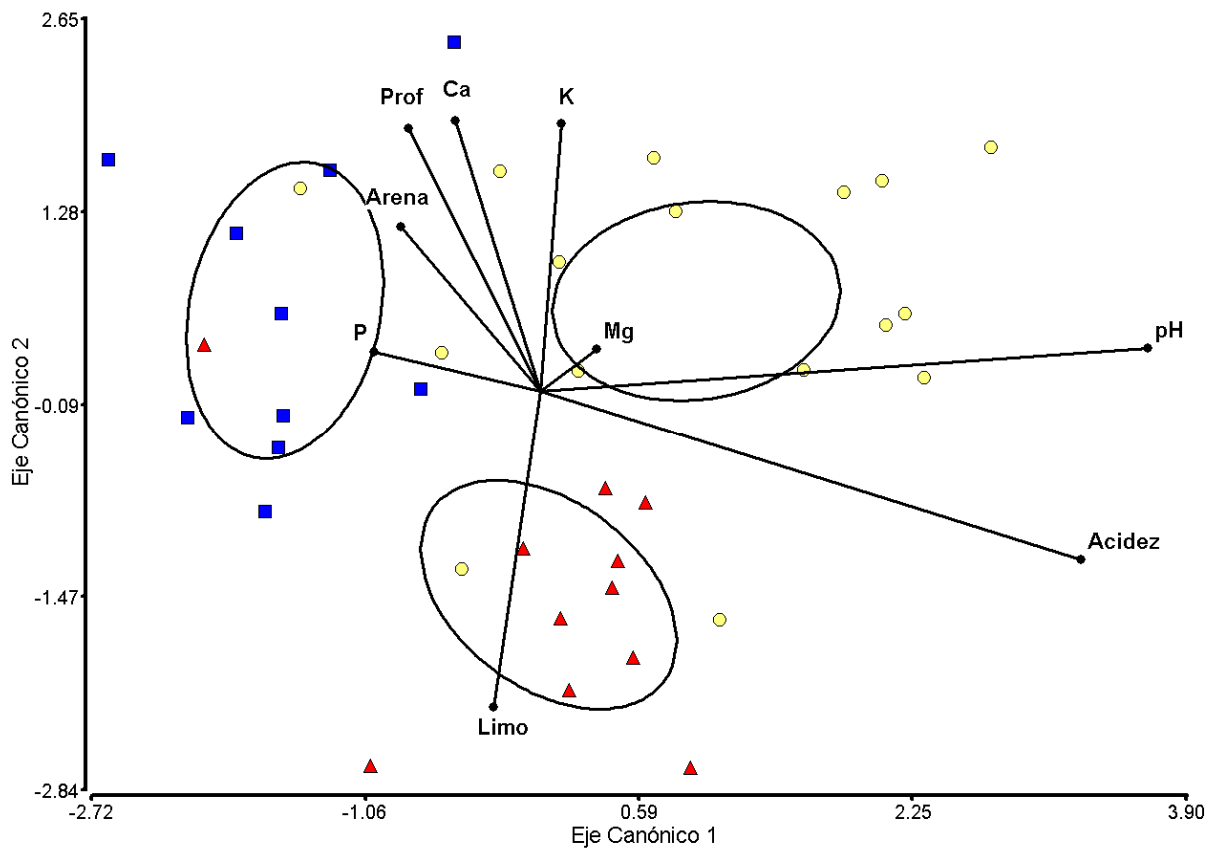


Figura 13. Gráfico biplot resultado del análisis discriminante lineal de las variables de suelo con los tipos de bosque. Los tipos de bosque 1 y 3 se diferencian de 2 en el eje canónico 1. Figuras y colores diferentes representan parcelas pertenecientes a los 3 tipos de bosque: círculos amarillos Bosque 3, cuadrados azules Bosque 2, y triángulos rojos Bosque 1.

Los resultados de ambos análisis discriminantes indican que la vegetación está asociada a variables ambientales características de los sitios de muestreo, y en particular el análisis que incluye a las variables de suelo permite diferenciar bien los grupos previamente separados por su composición florística, asociándolos a suelos más o menos ácidos, con concentraciones diferentes de cationes, suelos más profundos o someros, y regimenes de temperatura distintos.

4.4.2.3 Comparación de las variables ambientales entre tipos de bosque

El análisis de la varianza y la prueba de comparación de medias de LSD de Fisher mostraron que los bosques se diferencian por algunas variables de suelo, clima y por la elevación

(Cuadro 8). De esta manera hubo diferencias significativas en el pH del suelo entre el Bosque 3 y los bosques 1 y 2, el primero caracterizado por suelos un poco más alcalinos y los otros dos por suelos más ácidos. Así mismo hubo diferencias entre la cantidad de Ca, K y Mg, siendo siempre mayor la concentración en los suelos del Bosque 3 y menor y en los bosques 1 y 2, en orden descendente. El porcentaje de arcilla diferenció a los tres bosques con un mayor porcentaje en el Bosque 1. El porcentaje de arena y la profundidad promedio del suelo diferenciaron al Bosque 2 de los bosques 1 y 3, con valores más altos para el primero para ambas variables. La elevación promedio diferenció finalmente al Bosque 2 de los bosques 1 y 3 (Cuadro 8).

Cuadro 8. Resultados de los análisis de varianza y de las pruebas de comparación de medias de LSD de Fisher entre tipos de bosque (datos de árboles y palmas) y variables ambientales, separadas por categoría de suelo, clima y elevación. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre bosques.

Variable	Bosque			F	p	
	1	2	3			
Suelo						
Acidez total (cmol(+)/l)	3.69 ± 0.63	A 2.37 ± 0.64	A 3.69 ± 1.09	A	1.41	0.258
pH	4.9 ± 0.06	B 4.83 ± 0.1	B 5.34 ± 0.14	A	5.84	0.0066
Ca (cmol(+)/l)	2.29 ± 0.52	B 2.78 ± 0.89	B 8.65 ± 1.44	A	9.69	0.0005
K (cmol(+)/l)	0.12 ± 0.01	B 0.14 ± 0.03	AB 0.2 ± 0.03	A	3.39	0.0454
Mg (cmol(+)/l)	1.46 ± 0.44	AB 1.06 ± 0.33	B 2.74 ± 0.65	A	3.68	0.0358
P (mg/l)	1.85 ± 0.48	A 4.08 ± 2.29	A 1.71 ± 0.31	A	1.24	0.303
Arcilla (%)	37.31 ± 3.63	A 16.43 ± 2.81	C 27.12 ± 3.44	B	7.76	0.0017
Limo (%)	25.52 ± 1.59	A 22.87 ± 1.59	A 24.96 ± 1.79	A	0.55	0.5822
Arena (%)	37.17 ± 4.1	B 60.69 ± 1.95	A 47.93 ± 4.31	B	7.4	0.0021
Profundidad (cm)	69.78 ± 4.89	B 88.82 ± 4.74	A 70.74 ± 4.38	B	4.58	0.0173
Clima						
Temperatura promedio anual	24.33 ± 0.44	A 20.5 ± 0.31	B 23.57 ± 0.55	A	14.42	<0.0001
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	17.96 ± 0.4	A 14.38 ± 0.3	B 17.27 ± 0.52	A	14.56	<0.0001
Estacionalidad de la temperatura (DE*100)	712 ± 12.59	A 631.1 ± 14.62	B 696.38 ± 12.12	A	9.23	0.0006
Precipitación anual	3500.91 ± 185.42	A 3232 ± 50.55	A 3374.5 ± 114.99	A	0.81	0.4552
Precipitación del mes más seco	63.82 ± 9.74	A 36 ± 3.57	B 54.56 ± 8	AB	3.73	0.0343
Estacionalidad de lluvia (CV)	57.82 ± 1.73	B 65 ± 1.07	A 59.69 ± 1.79	B	3.78	0.0329
Elevación	501.82 ± 79.37	B 1237.2 ± 31.96	A 637.13 ± 105.33	B	16.04	<0.0001

4.4.3 Variación florística y gradientes ambientales

4.4.3.1 Autocorrelación espacial: variables ambientales y composición florística.

Los correlogramas multivariados de Mantel indican que el declive de las relaciones conforme aumenta la distancia fue similar para las condiciones ambientales y la composición de los bosques a lo largo del área de estudio (Figura 14). A partir de la clase de 1.2-3 km la similitud florística y ambiental comenzó a declinar de manera importante. La composición, la elevación, y el clima estuvieron positiva y significativamente autocorrelacionadas hasta la clase de 15-18 km; estas tres variables también presentaron autocorrelación positiva significativa en clases posteriores a la clase 18-21 km, siempre con r de Mantel menores conforme aumentó la clase de distancia, y únicamente el clima y la elevación presentaron correlaciones negativas significativas a partir de los 39 y 42 km, respectivamente (Figura 14). Las propiedades químicas del suelo estuvieron significativamente autocorrelacionadas hasta la clase 3-6 km, y presentaron una correlación positiva muy baja (0.03548) en la clase entre los 42 y 45 km.

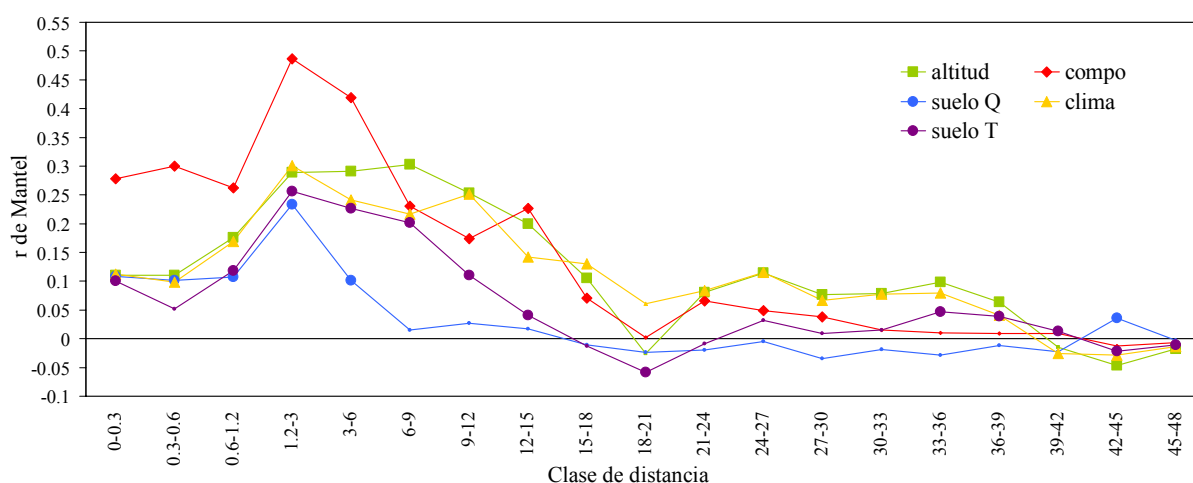


Figura 14. Coeficientes de autocorrelación espacial de pares de parcelas de bosque para 21 clases de distancia geográfica. Las comparaciones de Mantel son a partir de matrices de distancia de composición florística (rombos), elevación (cuadrados), clima (tres medidas de temperatura y tres medidas de precipitación, combinadas, triángulos), textura de suelo (suelo T = % de arena, arcillo y limo combinados; en asteriscos) y química de suelo (suelo Q = pH y cantidad de Ca, K, Mg, P combinados; en círculos). Los puntos de tamaño grande en cada serie corresponden a correlaciones significativas ($p < 0.05$), y puntos tamaño pequeño corresponden a correlaciones no significativas.

Las propiedades de textura del suelo, por otro lado, estuvieron positiva y significativamente autocorrelacionadas hasta la clase de 12-15 km, y algunas clases posteriores con coeficientes de correlación muy bajos, y presentaron una autocorrelación negativa y significativa en las clases de distancia más lejanas entre los 42 y los 48 km (Figura 14).

Para la composición, al igual que para la elevación y el clima, los coeficientes de correlación disminuyeron conforme aumenta la distancia geográfica, y aunque no fue significativa se observó una autocorrelación negativa en las mismas clases que las variables ambientales; lo anterior indicaría que las parcelas distantes a más de 39 km no sólo no presentan las mismas condiciones climáticas y de textura de suelo sino que además las especies que comparten serían mínimas o nulas.

4.4.3.2 Relación entre la composición florística y los factores relacionados con el ambiente la distancia geográfica

Para probar la hipótesis nula de no relación entre la distancias de composición y ambiente, tomando en cuenta la autocorrelación espacial (distancia geográfica), se realizaron comparaciones de mantel entre las matrices de distancia ambientales y de composición. Así mismo se consideró a la distancia geográfica como un factor significativo correlacionado con la variación florística entre parcelas una vez controlando el efecto de factores ambientales significativos.

Las pruebas simples de Mantel entre la composición de especies de árboles y palmas combinados y los factores químicos y de textura del suelo mostraron correlaciones significativas ($p < 0.05$). El porcentaje de arena, arcilla y la matriz de distancias correspondiente a todos los factores de textura de suelo combinados mostraron correlaciones significativas con la similaridad de la composición (Cuadro 9); las pruebas parciales de Mantel no mostraron pérdida de significancia en las relaciones observadas una vez controlando la distancia geográfica, el porcentaje de arcilla permaneció como un factor significativo una vez controlando la distancia geográfica pero con un nivel de significancia menor (Cuadro 9). Por otra parte, la profundidad del suelo mostró una correlación significativa con la composición, perdiendo su significancia una vez controlando el factor de distancia geográfica. Con la matriz de palmas por separado se observó un patrón similar, aunque el contenido de limo también fue un factor significativo (Cuadro 9); la arcilla una vez controlando la distancia geográfica

también tuvo un menor nivel de significancia, lo mismo que los factores de textura de suelo combinados. Los tipos de bosque, derivados del análisis de clasificación y ordenación, muestran diferencias significativas entre los porcentajes de arena de los bosques bajos (1 y 3) y los bosques de mayor elevación (Bosque 2), diferenciados también los tres por el porcentaje de arcilla (Cuadro 8). Los bosques 1 y 3, de tierras más bajas, presentaron una distribución de arena similar y más baja que el Bosque 2 de tierras más altas, y aunque significativamente diferentes entre sí un mayor porcentaje de arcilla que el Bosque 2 (Cuadro 8); el Bosque 3 siempre presentó una distribución más amplia para ambas variables que el Bosque 1.

Se encontraron correlaciones significativas con las propiedades químicas del suelo para árboles y palmas combinados (Cuadro 9). El K, el Ca, el pH y la matriz de distancias de todas las propiedades químicas del suelo medidas, mostraron una correlación significativa con la matriz de distancia de composición, y una vez controlando la distancia geográfica en las pruebas de correlaciones parciales las relaciones encontradas no perdieron significancia, haciéndose incluso más fuertes (Cuadro 9). Las comparaciones con la matriz de las especies de palmas, mostraron las mismas relaciones significativas, mostrando además una correlación significativa con el Mg (Cuadro 9). De la comparación de los tipos de bosque según sus características químicas del suelo únicamente por su grado de pH y cantidad de Ca los bosques 1 y 2 se diferencian claramente del Bosque 3 (Cuadro 8). El Mg es claramente más abundante en las parcelas del Bosque 3, caracterizadas por una importante presencia de la palma *I. deltoidea*, seguidas de las parcelas del Bosque 1 y 2, en ese orden descendente, en donde la abundancia de palmas sigue esta misma tendencia a declinar (Cuadro 8).

La elevación fue el factor mejor correlacionado con la composición de árboles y palmas juntos, y con palmas por separado (Cuadro 9). Además, la elevación presentó una fuerte relación con propiedades del suelo también significativamente correlacionadas con la composición (% de arena, limo y arcilla, Mg, y pH y variables de clima (Cuadro 6), por lo que su relación con la composición florística es de esperar.

Las tres variables climáticas de temperatura estuvieron correlacionadas con la composición florística combinada de árboles y palmas, y de palmas por separado, manteniendo su significancia cuando el factor de distancia geográfica fue controlado en ambos casos (Cuadro 9). La precipitación anual y la precipitación del mes más seco no estuvieron correlacionadas

con la composición de árboles y palmas juntos, encontrándose únicamente una correlación significativa con la variable de estacionalidad de la precipitación (Prec CV), la cual mantuvo su significancia una vez controlada la distancia geográfica. Cuando se buscó la correlación únicamente con la matriz de palmas las tres variables que miden la precipitación estuvieron correlacionadas con la composición, perdiendo la significancia una vez que se controla la distancia geográfica, menos en el caso de la estacionalidad de la precipitación que mantiene su significancia. La matriz de distancias obtenida con el grupo de variables climática (Clima) estuvo correlacionada con la composición de árboles y palmas combinados y por separado, manteniendo también su significancia una vez que se controla el factor de distancia geográfica, aunque en el caso de la relación con la composición de árboles y palmas juntos pierde nivel de significancia (Cuadro 9).

En las pruebas de correlaciones simples de Mantel, la distancia geográfica estuvo significativamente correlacionada con los datos florísticos combinados y de las palmas por aparte (Cuadro 9). Para realizar las pruebas parciales de mantel se eligió controlar a la elevación y los factores de suelo y clima correlacionados con la composición. La distancia geográfica continuó siendo un factor significativo correlacionado con la composición de árboles y palmas cuando se controló la elevación, la elevación y el clima, y la elevación y la textura de suelo, así mismo cuando se controla únicamente las variables de temperatura, las cuales están muy correlacionadas con la composición. Sin embargo, en todas las pruebas parciales el nivel de correlación y la significancia de la distancia geográfica fueron siempre menores. En la pruebas parciales de correlación de la composición de especies de palmas y la distancia geográfica controlando el ambiente, ésta última también se mantuvo significativa pero con un nivel de significancia y coeficientes de correlación claramente menores (Cuadro 9), mostrando incluso pérdida de significancia al controlar la temperatura (altamente correlacionada con la elevación), y ésta en combinación con el Mg.

Cuadro 9. Pruebas de correlación de Mantel simples entre composición florística y variables ambientales, y pruebas de correlación de Mantel parciales controlando la distancia geográfica. Se muestran también las correlaciones simples entre composición florística y distancia geográfica, y controlando factores ambientales significativos (entre parentesis).

Variable	Árboles y palmas		Palmas		
	<i>r</i> de Mantel	<i>r</i> de Mantel parcial	<i>r</i> de Mantel	<i>r</i> de Mantel parcial	
Suelo	Ca	0.20***	0.23***	0.25***	0.27**
	K	0.22***	0.27***	0.17**	0.20***
	Mg	0.08		0.18**	0.17**
	P	-0.05		-0.06	
	Acidez total	0.01		0.07	
	pH	0.20***	0.25***	0.13*	0.16**
	Suelo Q	0.18**	0.19***	0.22***	0.23***
	Prof	0.09*		0.08*	
	Arena	0.25***	0.22***	0.17**	0.14*
	Limo	0.06		0.10*	0.11*
	Arcilla	0.22***	0.17**	0.12*	
	Suelo T	0.24***	0.20***	0.16**	0.13*
	Suelto Total	0.26***	0.24***	0.25***	0.23***
	Elevación		0.47***	0.38***	0.45***
Clima	Temp Ann	0.39***	0.28***	0.44***	0.37***
	Temp SD	0.32***	0.14**	0.33***	0.21***
	Temp min	0.39***	0.28***	0.43***	0.36***
	Prec Ann	0.06		0.16**	
	Prec CV	0.13*	0.09*	0.14*	0.12*
	Prec Driest	0.07		0.16*	
	Clima total	0.26***	0.14**	0.33***	0.25***
Dist Geo		0.33***		0.27***	
Dist Geo (Elev)		0.16**	(Elev)	0.09*	
Dist Geo (Elev + suelo T)		0.17**	(Elev + suelo T)	0.09*	
Dist Geo (Elev + Arena)		0.17**	(Elev + suelo Q)	0.10*	
Dist Geo (Elev + clima)		0.19**	(Elev + clima)	0.10*	
Dist Geo (Temp SD)		0.18**	(Elev + Mg)	0.09*	
Dist Geo (Temp Ann)		0.19**	(Temp Ann)	0.08	
			(Temp Ann + Mg)	0.08	

Correlaciones significativas son denotadas por *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$; los niveles de significancia se determinaron de 999 aleatorizaciones de las matrices.

5 Discusión

5.1 Clasificación y caracterización de la vegetación

Los análisis multivariados de clasificación y ordenación de la vegetación permitieron diferenciar por su composición tres tipos de bosque a lo largo de la red de conectividad en un gradiente altitudinal. Estos análisis, utilizados en otros estudios para caracterizar comunidades de bosques tropicales (Gallo 1999, Perdomo 2002, Pérez et ál. 2001, Bonifaz 2003, Serrano 2003, Murrieta 2006, Ramos y Finegan 2006, Sánchez et ál. 2007, Sesnie 2009) permiten, primero, agrupar parcelas de vegetación por su similitud en composición florística, segundo, visualizar la relación entre especies y las comunidades formadas, y tercero, relacionando la información de composición florística y datos sobre la estructura de las especies, determinar su peso ecológico e identificar especies relevantes por su presencia particular en una comunidad y/o en función de sus valores estructurales (abundancia, frecuencia, y dominancia relativa).

Las clasificaciones florísticas, a diferencia de otras clasificaciones basadas en la fisionomía o variables climáticas, otorgan más información sobre los elementos que conforman las comunidades (Phillips et ál. 2003). Zamora et ál. (2004) subrayan que a partir de la amplia experiencia de campo se ha demostrado que las especies arbóreas son herramientas útiles para inferir las características climáticas y topográficas de un determinado sitio, en especial aquellas identificadas como indicadoras, sin la necesidad de tomar en cuenta otras que por su posición ecológica dentro del bosque no son tan afectadas en su distribución y desarrollo por el clima externo de dicho hábitat. La información florística obtenida para realizar clasificaciones de las comunidades vegetales, representa también la base para la continuación de estudios ecológicos sobre las mismas, en los que por ejemplo se pueda modelar su distribución (Phillips et ál. 2003). Las especies se usan cada vez más para caracterizar mejor la diversidad y las relaciones biogeográficas entre los bosques del mundo, al integrar todos los factores del ambiente y reflejar el efecto de las interrelaciones entre los factores bióticos y abióticos prevalecientes en un determinado sitio (Zamora et ál. 2004, Montagnini y Jordan 2005).

La clasificación o identificación de las comunidades naturales en la red de conectividad, permite tener una idea mucho más clara de lo que ahí se está conservando y representa un punto de partida para la toma de decisiones sobre lo que debe ser protegido, siempre bajo la idea que es necesario inventariar y conocer lo que se quiere conservar (Zamora et ál. 2004, Ruokolainen et ál. 2005). La identificación de comunidades naturales es además un punto clave para las estrategias de conservación a escalas territoriales amplias (Fearnside y Ferras 1995, Correa 2001, Jennings 2000, Stoms 2000, Ramos y Finegan 2006) como puede ser el caso particular de la gestión futura de un corredor biológico en la red de conectividad propuesta entre dos áreas de conservación reconocidas por su valor en biodiversidad (Calderón et ál. 2004).

Al igual que en otros estudios, ya anteriormente mencionados (Gallo 1999, Perdomo 2002, Ramos y Finegan 2006), la metodología propuesta para clasificar y estudiar las comunidades vegetales del corredor, permitió distinguir agrupaciones o asociaciones de vegetación arbórea (árboles > 30 cm de dap), y en este caso otorgó resultados confiables y complementarios. En este sentido el análisis de conglomerados fue confirmado por el análisis de ordenación, y junto con el análisis de correlación de las especies con los ejes que mejor explicaron la variabilidad florística entre parcelas, y los análisis de especies indicadoras, representan una forma sencilla de caracterización de comunidades basada en el muestreo de individuos arbóreos y palmas relativamente grandes y conspicuos dentro de la comunidad.

5.2 Los tipos de bosque y sus especies

Los tres tipos de bosque diferenciados se distribuyen en cuatro regiones reconocidas por Grayum et ál. (2004) en Costa Rica; de sureste a noreste van de la región costera, en la zona del Parque Nacional Piedras Blancas y el Refugio de Fauna Silvestre Golfito, hacia la serranía denominada Fila Costeña del Sur, seguida del Valle de Coto Brus y los inicios de la Cordillera de Talamanca, en la parte más alta de la red de conectividad.

Entre los bosques del corredor se encuentra un grupo de especies (Apéndice 1) que han sido registradas como elementos de tierras bajas de la vertiente pacífica y que se reconoce que también ascienden hasta 1000-1200 m sobre la vertiente pacífica de la Cordillera de Talamanca (Zamora et ál. 2004), como son *Brosimum guianense*, *Brosimum lactescens*,

Caesaria arborea, *Calophyllum brasiliense*, *Dussia macrophyllata*, *Hampea appendiculata*, *Humiriastrum diguense*, *Inga Oerstediana*, *Otoba novogranatensis*, *Symphonia globulifera*, *Virola koschnyi*, *Virola sebifera*, *Vochysia alleni*, *Vochysia ferruginea*. Algunas como *Humiriastrum diguense*, *Inga oerstediana* y *Symphonia globulifera* ascienden hasta 1700-1800. Otras especies registradas en tierras bajas, más al sur sobre la región costera en el Valle de Coto Colorado, presentes en los bosques muestreados, son *Anacardium excelsum*, *Carapa guianensis*, *Castilla tunu*, y *Ceiba pentandra* (Zamora et ál. 2004).

Entre las especies características de la banda de elevación entre los 1000-2000 m de la vertiente pacífica de la Cordillera de Talamanca (Zamora et ál. 2004) y encontradas en el presente estudio se encuentran a *Alchornea glandulosa*, *Alchornea latifolia*, *Elaeagia auriculata*, *Hyeronima oblonga*, *Macrohasseltia macroterantha*, *Ocotea stenoneura*, *Pseudolmedia mollis*, *Quercus* sp., y *Ticodendron incognitum*. Algunas de estas especies se comparten con la Fila Costeña del Sur que forma parte de las serranías de la región costera sureste, una unidad montañosa de elevación media geográficamente ubicada entre la Cordillera de Talamanca y la costa del Pacífico, con una vegetación básicamente talamancana al no estar tan aislada de la cordillera de Talamanca por el Valle de Coto Brus (más estrecho y de mayor elevación que por ejemplo el Valle de General), pero que presenta también especies sureñas de elevaciones bajas al estar cercana a la costa (Grayum et ál. 2004, Zamora et ál. 2004).

El Valle de Coto Brus, formado principalmente por la cuenca del Río Coto Brus y el Río Coton, está delimitado al norte por la Cordillera de Talamanca y al sur por la Fila Costeña del Sur, con un rango de elevación de 400-1200 (Grayum et ál. 2004). En términos de composición florística este valle es una sola unidad vegetacional pero también una continuación del Valle del General incluso en su fisiografía. En su parte baja (400-1000 m) se caracteriza por una composición de elementos de clima seco y caliente como *Anacardium excelsum*, *Astronium graveolens*, *Cecropia peltata*, *Schizolobium parahibum*, y por encima de las elevaciones medias (1000-1200 m) especies como *Macrohasseltia macroterantha* y *Quercus* sp.

Las especies arbóreas dominantes en el bosque de bajura Bosque 1, *Vochysia ferruginea*, *Carapa guianensis*, *Vochysia alleni*, *Virola sebifera*, *Calophyllum longifolium*, *Humiriastrum diguense*, *Vochysia megalophylla*, *Calophyllum brasiliense*, y *Brosimum utile*, forman parte de un conjunto de especies de bosques de tierras bajas y bosques de tierras bajas de colinas bien drenadas de la vertiente del pacífico (Hartshorn y Poveda 1991, Zamora et ál. 2004, Weissenhofer 2005), en una fuerte asociación junto a las palmas *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza*, registradas como especies de estos bosques tropicales (Weissenhofer 2005).

En cuanto al bosque de bajura Bosque 3, las especies *Anacardium excelsum*, *Brosimum utile*, *Virola koschnyi*, *Ceiba pentandra*, *Dussia* sp., *Hyeronima alcornoides*, ecológicamente importantes en esta comunidad, son también características de bosques de bajura de la costa pacífica del sureste y de las zonas bajas del Valle de Coto Brus (Zamora et ál. 2004, Weissenhofer 2005), y junto a otras especies como *Tetragastris panamensis*, y las palmas *Iriartea deltoidea* (con el IVI más alto en este tipo de bosques) y *Socratea exorrhiza* forman este tipo de comunidad reconocida en el corredor.

El Bosque 2, estuvo dominado por *Quercus* sp. y *Pseudolmedia mollis*, géneros registrados en elevaciones más altas (1000-2000 m) sobre la vertiente pacífica de la Cordillera de Talamanca (Zamora et ál. 2004). *Alchornea glandulosa*, otra especie relevante en este bosque es una especie registrada en la Fila Costeña del Sur, parte donde se distribuyen las parcelas reconocidas en esta agrupación vegetal. *Otoba novogranatensis* y *Calophyllum brasiliense* destacadas también en esta comunidad tiene registro en esta vertiente de la cordillera talamancana y en la vegetación del Golfo Dulce (Zamora et ál. 2004, Weissenhofer 2005), y se sabe ascienden hasta 1000-1200 (Zamora et ál. 2004). Estas especies junto con otras como *Beilschmiedia towarensis*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Tapirira guianensis*, *Ficus velutina* y *Cinnamomun triplinerve*, forman parte importante de las especies arbóreas de este tipo de bosque.

Los tres tipos bosque separados por la composición de sus especies dominantes, Bosque de *Vochysia ferruginea*, *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza* (Bosque 1), Bosque de *Beilschmiedia towarensis*, *Alchornea glandulosa* y *Pseudolmedia mollis* (Bosque 2), y el Bosque de *Tetragastris panamensis*, *Iriartea deltoidea*, *Anacardium excelsum* y *Brosimum utile* (Bosque 3), pueden ser separados también en dos grandes grupos, aquellos bosques en donde las

palmas juegan un papel relevante dentro de la comunidad (Bosque 1 y 3) y aquellos donde se reconocen apenas dos especies de palmas, muy poco abundantes y sin un peso ecológico significativo (Bosque 2). Como se discute más adelante estas diferencias pueden estar asociadas a variables ambientales de los sitios en donde se distribuyen estos bosques, a su vez relacionadas con la posición altitudinal de los mismos; en particular se sabe que las especies de palmas pueden ser indicadoras de ciertas condiciones ambientales, en especial características edáficas y del terreno (Clark et ál. 1995).

Si bien el muestreo de la vegetación se realizó en sitios con las mejores condiciones posibles que el trabajo y los recursos en campo permitieron, debido a la fragmentación del paisaje es posible asumir que muchos de los parches muestreados han tenido o han estado expuestos a alguna alteración humana que ha afectado su estructura y composición. La realización en campo de algún diagnóstico que evaluara y recogiera evidencias del grado de perturbación como parte de la metodología de estudio sería útil para relacionar estos datos con los resultados alcanzados al momento de su interpretación (*com. pers. Zamora*)

5.3 Bosques, estructura, riqueza y diversidad

La estructura de los bosques presentó la forma de una J invertida como en otros estudios de bosques tropicales (Faber-Langendoen y Gentry 1991, Pérez et ál. 2001, Louman et ál. 2001, Ramos 2004), presentando un alto número de individuos en las clases diamétricas bajas y un menor número de estos en las clases diamétricas grandes.

Aunque el número total de individuos por hectárea no fue significativamente distinto entre bosques, sí hubo diferencias por clases diamétricas. La diferencia más importante es la abundancia de palmas en las clases diamétricas entre los 10-19 cm y 20-29 cm, entre los bosques 1 y 3 con el Bosque 2. Aunque el Bosque 3 no presentó diferencias significativas con el Bosque 2, la diferencia en la densidad de palmas es clara. El alto porcentaje de palmas es típico de bosques húmedos tropicales (Weissenhofer 2005, Faber-Langendoen y Gentry 1991, Ramos y Finegan 2006, Sesnie et ál. 2009) como los que se observan en la parte más al sur del corredor y en la parte baja del Valle del Coto Brus.

En cuanto a los árboles, las diferencias de estructura entre los bosques estudiados se da en las clases diamétricas más grandes; el Bosque 3 presentó los árboles más grandes (70-79 y > 90

cm dap), lo cual está asociado a grandes árboles de *Anacardium excelsum*, *Ceiba pentandra* y *Brosimum* sp., característicos de este tipo de comunidad. Las diferencias estructurales podrían estar evidenciando un gradiente en la disponibilidad de nutrientes, en donde las parcelas del Bosque 3, con el mayor promedio de área basal por hectárea, reflejarían los mayores diámetros. La precipitación no parece ser un determinante en la estructura de los bosques, puesto que aquellos de mayores alturas a pesar de tener un régimen más estacional de precipitación no muestran diferencias claras de área basal o individuos por hectárea en las clases diamétricas de árboles.

La obtención de un índice de complejidad estructural, que resumiera en un solo dato la estructura de la vegetación de las parcelas muestreadas y de los diferentes tipos de bosque de la red, permitiría en futuros análisis una mejor comparación entre los mismos, más aún tomando en cuenta árboles de clases diamétricas menores, y evaluar mejor el cambio de la estructura a lo largo de los gradientes ambientales encontrados en la red.

Entre los tipos de bosque no se encontraron diferencias significativas en cuanto a los valores de riqueza y diversidad de palmas y árboles medidos; las 237 especies registradas en las casi 10 ha muestreadas en toda la red parecen repartirse equitativamente a lo largo del gradiente altitudinal. Estos resultados indicarían que este gradiente que cubre la red no representa un cambio suficiente en la elevación que permita observar una marcada disminución de especies conforme ésta aumenta, y que seguramente la continuación del muestreo hacia elevaciones, hacia la Cordillera de Talamanca, permitiría encontrar mayores y más claras diferencias en la riqueza y diversidad de especies vegetales. Estos resultados son acordes con lo obtenido en otros muestreos en rangos altitudinales (800-1500 m) en la vertiente pacífica de la cordillera de Talamanca (Morales y Zamora 2006); la disminución en la diversidad de especies ha sido reportado en estudios que incluyen cotas altitudinales mayores (entre 1500 y 3000 m), lo que hace difícil juzgar a que elevación comienza la disminución en la diversidad de especies (Gentry 1988); Gentry (1988, 1995) reporta que en el neotrópico se esperaría un bajo o nulo decremento en la diversidad de especies hasta los 1500-1700 m. Una mayor intensidad de muestreo por piso altitudinal, que permita un mayor grado de confianza sobre los resultados, y la inclusión de especies vegetales de sotobosque en el muestreo, las cuales son más afectadas por los cambios de microhabitat entre sitios diferentes que las especies grandes que dominan

el dosel (Duque et ál. 2002), permitirían quizá encontrar diferencias en la diversidad y riqueza de especies en los tipos de bosque identificados.

Las curvas de rarefacción, sin embargo, sí mostraron diferencias en el número de especies esperadas entre los bosques muestreados, siendo ésta mayor para el bosque 3. Este bosque ocupa una mayor distribución en el área de influencia de la red, abarcando también un mayor rango de valores ambientales que le permite sostener una mayor riqueza de especies, y se distribuye en una cota altitudinal media, entre el bosque dominado por *Quercus* sp. y *Pseudolmedia mollis* y el bosque dominado por *Vochysia ferruginea* y *Welfia regia*, lo que habla de su posible condición transicional a nivel ambiental y de especies. Estudios como el de Lieberman et ál. (1996) sugieren que las elevaciones intermedias son las de mayor riqueza por su condición transicional.

La diferenciación de los bosques por su composición y no así por su riqueza y diversidad indica la existencia de un alto recambio de especies entre las parcelas y los tipos de bosque identificados, la cual puede estar asociada a los gradientes ambientales encontrados a lo largo de la red. El recambio de especies o diversidad beta, reconocida por su importancia para la conservación (Condit et ál. 2002), resalta el papel de la conservación y el mantenimiento de la conectividad entre los bosque remanentes que unen la cordillera de Talamanca con las áreas protegidas del Área de Conservación Osa.

5.4 Bosques y ambiente

Las parcelas muestreadas se distribuyen en un gradiente altitudinal que aunque no es continuo, si presenta un intervalo interesante por su asociación a gradientes ambientales. La elevación se eleva relativamente rápidamente entre la costa y la Fila Costeña del Sur, para luego descender nuevamente en la zona que corresponde al Valle de Coto Brus y continuar elevándose hacia la Cordillera de Talamanca. Este gradiente altitudinal está asociado a gradientes ambientales de clima y suelo como lo evidencian las correlaciones significativas de la elevación con las variables medidas de suelo y ambiente en las parcelas muestreadas. Estas relaciones han sido demostradas en otros estudios (Gentry 1988, Sesnie et ál. 2009) y no fue la excepción aquí en donde fueron muestreados bosques que presentan cambios importantes en la fertilidad del suelo y su acidez, así como en la temperatura y precipitación.

En Costa Rica, por su topografía compleja, el clima tiende a variar mucho a través de distancias cortas (Grayum et ál. 2004), lo mismo que los suelos, cuyas variables de estructura, composición y fertilidad están determinadas en parte por factores climáticos y de relieve (Gómez 1986, *en* Grayum et ál. 2004). En la zona que abarca la red de conectividad, hay una disminución en los promedios de temperatura y el régimen de estacionalidad de la misma, disminuyendo también la precipitación y aumentando la estacionalidad de lluvia conforme se aumenta la elevación. El suelo también se modifica a lo largo de este gradiente, aumentando el porcentaje de arena, disminuyendo el porcentaje de limo y arcilla, el pH y la cantidad de Mg presente conforme aumenta la elevación. Así mismo, los gradientes de química y textura del suelo, junto con los gradientes de clima, muestran correlaciones entre ellos. La correlación positiva entre los valores de los cationes y pH del suelo indicaría a su vez una posible relación entre la acidez y la fertilidad del suelo, y en general las bases aumentan conforme aumenta la temperatura.

Los análisis de clasificación y ordenación de las comunidades vegetales por su composición, son importantes también porque permiten evaluar la relación entre ambiente y vegetación, de mucho interés en paisajes heterogéneos como el del presente estudio. La diferencia más importante entre los bosques de la red es la elevación en la que se encuentran; en general puede hablarse de dos grandes tipos de bosque separados según la cota altitudinal en la que se distribuyen, en primer lugar los bosques 1 y 3, con promedios de elevación de 500 y 600 m, que se encuentran distribuidos dentro de la cota entre el nivel del mar y los 1000 m, en la zona más baja cercana a la costa y la zona correspondiente al Valle de Coto Brus, y en donde únicamente el Bosque 3 presentó en su agrupación dos parcelas de elevaciones por arriba de los 1000 m, muy cercanas entre sí y ubicadas en un punto específico de la fila costeña del sur; y en segundo lugar el Bosque 2 que se encuentra distribuido en la cota altitudinal entre los 1000 y 1500 m, con un promedio de elevación de 1237 m, ubicándose en la zonas correspondientes a la fila costeña del sur, y en el extremo noreste de la red hacia la zona de amortiguamiento del Parque Internacional La Amistad.

Los ejes de ordenación que separan a las parcelas de vegetación por su composición florística presentaron correlaciones con las distintas variables ambientales medidas en cada sitio, indicando la existencia de gradientes ambientales que permiten entender la diferenciación de especies a lo largo de la red de conectividad. A partir de este primer análisis se observa que el

bosque más alto (Bosque 2), bosque de *Quercus* sp., se separa de los bosque de bajura por sus suelos más básicos, con mayor cantidad de Ca y K, y condiciones de precipitación más estacional. Por el contrario los bosques 1 y 3, de sitios de menor elevación, presentan suelos más ácidos con mayor porcentaje de arcilla, y condiciones climáticas caracterizadas por una temperatura promedio anual más elevada, meses fríos más cálidos y mayor estacionalidad en la temperatura, lo mismo que una mayor precipitación total anual y mayor precipitación en los meses más secos, que en los bosque de mayor elevación. Por otro lado, la diferenciación de los bosques de bajura estaría asociada a una mayor presencia de limo en los suelos del Bosque 1, con la mayor abundancia de palmas y dominado por *Vochysia ferruginea*, que son también más lluviosos y están repartidos más al sureste de la red de conectividad, a diferencia del Bosque 3 dominado por la palma *Iriartea deltoidea* y caracterizado por especies arbóreas como *Tetragastris panamensis* y *Anacardium excelsum*, con suelos con mayor proporción de arena, Ca y una estacionalidad en la precipitación más marcada. El análisis discriminante apoya la separación de los bosques por las variables ambientales medidas, en particular por las variables de suelo, separando claramente los bosques encontrados en la red.

El bosque dominado por *Vochysia ferruginea* y *Welfia regia*, puede ser descrito entonces como un bosque de colinas, de suelos ácidos, poco profundos, con un alto nivel de arcilla y Mg, asociado a la cantidad de palmas que ahí se registran. Análisis no reportados aquí, en los que se incluye a la pendiente como una variable más de terreno, encontraron que existe una correlación positiva entre el porcentaje de pendiente y la presencia de palmas, como ha sido demostrado en otros estudios (Clark et ál. 1995). La especie *Vochysia ferruginea* se asocia a suelos de baja fertilidad, más ácidos y en pendientes (Hartshorn y Poveda 1991, Herrera y Finegan 1997). La alta precipitación de la zona baja de la red, en donde se distribuye este tipo de bosque, se asocia a estos tipos de suelo, comunes en la tierras bajas de los trópicos por debajo de los 800 msnm (Grayum et ál. 2004, Méndez y Monge-Nájera 2003, Weissenhofer 2005).

El Bosque 3, se asocia más con llanuras aluviales, con niveles de fertilidad moderada, y menos pendiente. Entre las especies que lo componen *Anacardium excelsum*, *Virola koschnyi*, *Ceiba pentandra*, *Tetragastris panamense* se han reportado también como asociadas suelos aluviales, de tierras planas, en laderas de baja pendiente, con drenaje bueno o moderado (Hartshorn y Poveda 1991). Por otro lado, los suelos en los que se desarrolla la vegetación característica del bosque de mayor elevación, son suelos entisoles e inceptisoles, estos últimos ligeramente más

desarrollados que los entisoles, de origen muy reciente, más profundos y con presencia de mayor contenido de materia orgánica (ITCR 2004), conocidos en la región de Cotobrus (Méndez y Monge-Nájera 2003).

Los datos, al igual que otros estudios, sugieren que las propiedades físicas y la composición química del suelo son importantes en la distribución de las palmas (Clark et ál.1995, Sesnie et ál. 2009), en donde se ha encontrado que las especies de palmas se distribuyen de acuerdo a diferencias a escalas grandes en la textura y química de los suelos. Sesnie et ál. (2009), Poulsen *et ál.* (2006), también encontraron que el Mg y el Ca están significativamente correlacionados con las distribuciones de palmas. En particular Clark et ál. (1995), encontraron que la densidad de palmas varía con la topografía encontrándose mayores densidades en las cimas de las laderas y en las laderas más inclinadas, en donde también hay un mayor número de claros; *Iriatea deltoidea* parece variar con la topografía, estando presente en casi todos los tipos de suelo, mientras que *Socratea exorrhiza* varía con los tipos de suelo, encontrando que estas dos especies tiene bajas probalidades de encuentro, asociadas a algún mecanismo de competencia interespecifica (Clark et ál. 1995). Los bosques de bajura dominados por *Iriatea deltoidea*, se distribuyen en un área y gradiente de suelo más grande que el Bosque dominado por *Welfia regia* y *Socratea exorrhiza*, indicando al igual que en el estudio de Clark et ál. (1995) que estas dos palmas tienen una distribución diferente y baja probabilidad de encuentro.

Clark et ál. (1998) concluyen también que los gradientes de suelo relativamente cortos juegan un papel importante en la estructura de los paisajes de bosques tropicales lluviosos maduros, demostrando que las especies de árboles se distribuyen en un patrón no azaroso en estos gradientes, por lo que la realización de estudios como el que aquí se presenta, con un mayor número de especies y a escalas mayores, es necesaria para determinar la generalidad de estos efectos de gradientes edáficos, los mecanismos por los que estos operan, y sus efectos en la estructura y función de bosques tropicales (Clark et ál. 1998).

5.5 Patrones de ambiente y de especies a escala de paisaje

Se encontró que en el paisaje estudiado existe una estructura espacial en la composición y el ambiente. Las variables ambientales y la composición florística están espacialmente autocorrelacionadas, es decir que los valores medidos del suelo y el clima, y las especies (por su abundancia, frecuencia y dominancia relativa) se parecen más entre parcelas cercanas que

entre parcelas lejanas. Como en otros estudios realizados en bosques de América Central (Condit et ál. 2002, Sessie et ál. 2009) la similitud ambiental y la similitud de composición declinó rápidamente a partir de distancias entre 3 y 5 km, hasta la clase de 18-21 km, distancia a la cual las parcelas no parecen compartir muchas especies ni características ambientales, y a partir de la cual la similitud vuelve a ascender nuevamente y se mantiene más o menos constante hasta la clase de 38-42 km. El patrón observado se atribuye a que el gradiente altitudinal de la red no es continuo, existiendo una barrera geográfica aproximadamente 18-20 km de la costa conocida como la Fila Costeña de Sur.

Tomando en cuenta esa estructura espacial en los datos ambientales, y controlando el factor distancia al evaluar la correlación entre el ambiente y la composición de especies de árboles y palmas, el ambiente (clima y suelo) sigue jugando un papel muy importante en la diferenciación florística de la vegetación distribuida en la red de conectividad. Estos resultados concuerdan con otros estudios que buscan dilucidar los factores que determinan la composición y el recambio de especies en paisajes heterogéneos (Pyke et ál. 2001, Condit et ál. 2002, Potts et ál. 2002, Duque et ál. 2002, Phillips et ál. 2003, Tuomisto et ál. 2003a, b; Jones et ál. 2006, Macia et ál. 2007, Rukolainen et ál. 2007, Sessie et ál. 2009,) que apoyan más el modelo de control ambiental que el modelo de limitación en la dispersión sobre la composición de especies de árboles, arbustos, helechos y hierbas, en especial el papel que juega la variación en las características del suelo en la explicación de la diversidad beta.

En el paisaje particular que abarca la red de conectividad existe un claro gradiente altitudinal de la zona costera hacia la cordillera de Talamanca, lo cual permite entender que conforme aumenta la distancia geográfica, sobre todo en la dirección norte-sur, entre las parcelas muestreadas, lo hará también la elevación, y los gradientes de clima y suelo asociados a ésta. Se sabe que la estructura y composición florística de la vegetación cambia a lo largo de gradientes de elevación, ya que ésta es un gradiente ambiental indirecto, es decir, que los patrones de elevación son en realidad debidos a gradientes ambientales (*p.e.*, temperatura) o gradientes de recursos (*p.e.*, contenido de nutrientes) que suelen estar correlaciones con la elevación (Macia et ál. 2007). De esta manera la elevación, fuertemente asociada a los factores climáticos de temperatura y precipitación, fue el factor que mejor explica el recambio de especies a lo largo de la red. Aunque la precipitación estuvo fuertemente asociada a la elevación, la precipitación total anual no es un factor explicativo de la composición de

especies arbóreas presentes en la red de conectividad, siendo la temperatura promedio anual, la temperatura mínima del mes más frío y su estacionalidad, así como la estacionalidad pluvial, las que juegan un papel importante sobre la diferenciación florística a lo largo de la red, como podría pensarse. Los gradientes de textura de suelo están también asociados a este gradiente altitudinal, en particular la arena y la arcilla que están explicando una proporción importante de la variación en la composición. Los gradientes de química de suelo, aparte del pH, no se asocian tanto a la elevación, pudiendo estar más asociados a la topografía a escalas más pequeñas, y son factores clave en la determinación de la composición florística, siendo significativos aún cuando se controla la elevación (resultados no presentados).

Las variables edáficas que mejor explicaron la variación en la composición florística fueron el K, el Ca y la arena para los árboles y palmas combinados, y el Ca, el K, y el Mg para las palmas por separado, en ese orden descendiente. Se reconoce que el P, el Mg y el K se encuentran entre los nutrientes cuyos niveles son los más fuertemente correlacionados con la diversidad de comunidades vegetales tropicales (Gentry 1988, Macia et ál. 2007), entre otros como la toxicidad de aluminio. Estudios recientes como los de Potts et ál. (2002) y Phillips et ál. (2003) sugieren la importancia del Mg, sobre otros elementos químicos del suelo, para explicar la variación de las diferencias florísticas entre la composición de árboles, lo mismo que el Ca (Ruokolainen et ál. 2007) y el contenido de bases total (Tuomisto et ál. 2003c) sobre el nivel de P. En la red de conectividad el P tuvo valores similares a lo largo del paisaje, indicando que no es un factor limitante que podría afectar la composición de especies.

Los análisis de correlación de matrices de distancia, que determinan qué factores ambientales explican mejor la diferenciación florística, fueron congruentes con las comparaciones ambientales realizadas entre los tipos de bosque determinados en la red a través de los análisis de clasificación y ordenación, es decir concuerdan en las variables ambientales que los separan. En este sentido, los sitios de suelos más ácidos, más arcillosos, pobres en cationes, y más someros, lo mismo que más lluviosos y con mayor temperatura, se agruparon en la zona sur como parte del Bosque 1; los sitios de suelos ácidos, pero con una proporción de de arena mucho mayor, de fertilidad moderada y más profundos, así como más fríos y fluvialmente mas estacionales se agruparon en las zonas de las filas como parte del Bosque 2; mientras que las parcelas, con suelos menos ácidos, con valores intermedios de arcilla y arena, fertilidad alta, y profundidad media, y valores climáticos similares al otro grupo de bajura, con un poco más

estacionalidad en la precipitación, se agruparon como parte del Bosque 3, distribuidas en una mayor área a lo largo de la red.

Cuando se analizaron las correlaciones por aparte para la matriz de composición de palmas, se encontraron resultados similares, aunque las palmas parecen estar más influenciadas por las características químicas en conjunto que las especies arbóreas, influenciadas no solo por el Ca y el K, sino también por el Mg, diferenciándose de los árboles también al asociarse con el porcentaje de limo presente en el suelo. Esto concuerda con lo encontrado por Sesnie et ál. (2009) y Poulsen et ál. (2006), sugiriendo que la distribución de las palmas está determinada por propiedades más específicas del suelo como el Mg, el Ca y la presencia de Limo. De esta manera la abundancia de *Welfia regia* declinó substancialmente en suelos arenosos y arcillo-arenosos a altitudes de hasta 500 m aprox., mientras que *Iriartea deltoidea* y *Euterpe precatoria* se distribuyeron en un área mucho más amplia abarcando un rango altitudinal (hasta aprox 1,000 msnm) y edáfico mayor, de acuerdo con los resultados obtenidos por Lieberman et ál. (1996) y Sesnie et ál. (2009).

Existe una proporción de la variación entre la composición de la vegetación que no puede ser explicada por el ambiente, atribuyendo esta diferenciación a la distancia geográfica entre los sitios de vegetación muestreados a lo largo de la red, aunque con valores de correlación y niveles de significancia más bajos. Algunos estudios que exploran la diversidad beta a escalas de paisaje en el neotrópico, apoyan la idea de que el mejor predictor de la similaridad florística entre sitios es la distancia geográfica, seguida de factores climáticos y elevación, lo que sugeriría que la distribución de especies de árboles es consistente con la hipótesis de la limitación de la dispersión complementada por un proceso de segregación ambiental (Condit et ál. 2002, Vormisto et ál. 2004, Chust et ál. 2006). Sin embargo, como bien apuntan los mismos autores, los resultados son inesperados para un paisaje donde existe un amplio rango de variación ambiental, y pueden ser atribuidos a no haber medido y tomado en cuenta factores explicativos clave del ambiente como la química y textura de los suelos, comprobando directamente la hipótesis del papel del suelo en esta diferenciación (Condit et ál. 2002, Chust et ál. 2006, Rukolainen et ál. 2007). En estudios posteriores habría que evaluar también la capacidad de dispersión de las plantas registradas en el paisaje, para poder entender mejor la dependencia de la variación del ambiente o el papel que la distancia geográfica tiene

sobre grupos funcionales de plantas contrastantes, de semillas grandes y pobremente dispersadas, y de semillas pequeñas y ampliamente dispersadas.

En el presente estudio se tomaron en cuenta, además de las palmas, únicamente especies de árboles con diámetros a la altura del pecho iguales o mayores a 30 cm, sin embargo los datos son suficientes para encontrar patrones de composición a lo largo de los gradientes ambientales, y aunque se tuvieran datos de dap menores los resultados serían similares ya que la especies de árboles grandes tienen mayor peso ecológico (mayor IVI y área basal). Duque et ál. (2002) estudiaron los patrones de distribución de especies de sotobosque y de dosel y su correlación con variables de suelo y ambiente, y encontraron que las especies de dosel, estuvieron solo ligeramente menos correlacionadas con los datos de ambiente que las especies de sotobosque, sin que la eliminación del componente espacial en los datos redujera estas correlaciones; lo mismo sucedió en el estudio de Macia et ál. (2007) donde no hubo claras diferencias entre grupos de plantas y su relación con el ambiente. La inclusión en estudios posteriores de las plantas de sotobosque sería de todas maneras interesante pues se sabe que los bosques tropicales albergan un gran número de estas especies, y que éstas parecen mostrar mayor especificidad edáfica que los árboles grandes bien establecidos, sobre todo al vivir predominantemente bajo condiciones de sombra, haciendo que la heterogeneidad edáfica sea una fuente importante de variación (Duque et ál. 2002).

Ya que la diversidad de especies depende de muchos factores, los estudios actuales deben proveer una justificación cuantitativa que explique cómo estos factores varían a lo largo de los gradientes ambientales, y logren explicar qué tanto cada uno de ellos contribuye al gradiente de diversidad de especies que encontramos en los bosques tropicales, incluso sobre un solo gradiente ambiental, ya sea edáfico, climático, lumínico, etc. (Diamond 1988). Los altos niveles de diversidad, más que indicar estocasticidad en el área estudiada indicarían presiones ecológicas muy fuertes que resultan en densidades extremadamente bajas de especies individuales y alta diversidad en la comunidad (Gentry 1988) como sucede en este futuro corredor biológico.

Este estudio contribuye al conocimiento de los factores que determinan la diversidad beta en una región neotropical importante por su ubicación geográfica, buscando explicar si esta se debe a diferencias importantes en el hábitat (es decir diferentes tipos de comunidades),

gradientes de hábitat (es decir cambios graduales dentro de un tipo de comunidad), o limitación en la dispersión (una combinación de caracteres de las especies, arreglo especial de comunidades locales, y factores históricos) (Freestone e Inouye 2006). Habría que estudiar también los gradientes ambientales a escalas locales, para entender el papel de la topografía local sobre la composición o recambio de especies dentro de las comunidades vegetales encontradas.

6 Conclusiones

El muestreo realizado sobre individuos de árboles (≥ 30 cm dap) y palmas (≥ 10 cm de dap) y los análisis multivariados realizados permitieron diferenciar por especies indicadoras tres tipos de bosque dentro de los núcleos prioritarios que une la red de conectividad.

Los bosques no se diferencian por su riqueza y diversidad de especies, pero sí por su composición de especies de árboles y palmas, y su estructura. En particular es notable la abundancia de palmas en los bosque de tierras bajas (0-1000 msnm) en comparación con los bosques de cotas altitudinales mayores (1000-1500 msnm).

Los análisis multivariados de la relación entre la composición y el ambiente (clima y suelo) permiten concluir que la primera está determinada por variables de temperatura y precipitación muy asociadas al gradiente altitudinal, y por variables edáficas, ya sea químicas o de textura.

Existe una estructura espacial de la composición y el ambiente en el paisaje muestreado, existiendo autocorrelación espacial en las variables medidas.

Los análisis de correlación de matrices de distancia entre la composición, el clima, el suelo y la posición espacial, apoyan el papel del ambiente sobre el recambio de especies en la red, en particular de la elevación y el suelo, al mantenerse la significancia de la relación entre ambiente y altura con la composición aún cuando se controla la distancia geográfica. Se apoya así la teoría de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para la diversidad beta en este paisaje.

Existe un porcentaje de variación florística no explicada por el ambiente y sí explicada por la distancia entre parcelas o quizás perturbaciones históricas e historia biogeográfica, estas dos últimas no evaluadas. La distancia geográfica juega así un papel secundario en la explicación

de la variación florística en la red, resultado de la disminución en su nivel de significancia y correlación con la composición cuando se controla el ambiente.

Los resultados que permiten diferenciar estos grandes grupos de vegetación confirman también el papel de la Fila Costeña del Sur como un accidente geográfico que separa ambos ecosistemas, y llama a la reflexión sobre cual es la conectividad apropiada para esta red propuesta. En este sentido habría que pensar que el Valle de Coto Brus es en cierta forma otra barrera florística

Este trabajo, además de representar el primer esfuerzo de caracterización y clasificación de los bosques en el área de la red de conectividad, representa una línea base para futuras propuestas de monitoreo y de distribución y modelación de especies vegetales en escenarios futuros de cambio climático, y a corto plazo permitirá tener argumentos sólidos para la gestión de un corredor biológico entre estas dos áreas de la zona sur de Costa Rica.

7 Bibliografía

- Alcázar, C. 2007. Patrones de regeneración natural establecida de especies leñosas y su relación con aspectos estructurales, funcionales y de manejo en un agropaisaje mesoamericano. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 164 p.
- Bennett, AG. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. UICN, San José, CR. 276 p.
- Bennett, AG. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. UICN, San José, CR. 276 p.
- Berry, P. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds.). Ecología y Conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. 83-96.
- Bier, P; Noss, RF. 1998. Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conservation Biology* 12(6): 1241-1252.

- Bonifaz, C. 2003. Caracterización florística de dos sitios en el bosque húmedo costero cabecera de Muisne, Esmeraldas - Ecuador. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 78 p.
- Burke, VJ. 2000. Landscape ecology and species conservation. *Landscape Ecology* 15: 1–3.
- Calderón, R; Boucher, T; Bryer, M; Sotomayor, L; Kappelle, M. 2004. Setting biodiversity conservation priorities in Central America: Action site selection for the development of a first portfolio. The Nature Conservancy, San José, CR. 32 p.
- Céspedes, M. 2006. Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 164 p.
- Céspedes, M; Finegan, B; Herrera, B. 2007. Propuesta de una red de ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas de la Península de Osa, Costa Rica. Edición 1. Boletín Técnico TNC-CATIE.
- Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 83-92.
- Clark, DA; Clark, DB; Sandoval, R; Vinicio-Castro, M. 1995. Edaphic and Human Effects on Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Palms. *Ecology* 76 (8): 2581-2594.
- Clark, DB; Clark, DA; Read, JM. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* (86) 1: 101-112.
- Condit, R; Pitman, N; Leigh, EG; Chave, J; Terborgh, J; Foster, RB; Núñez, P; Aguilar, S; Valencia, R; Villa, G; Muller-Landau, HC; Losos, E; Hubbell, SP. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science, New Series*, 295 (5555): 666-669.
- Correa, AP; Finegan, B; Harvey, C. 2001. Evaluación y diseño de un paisaje fragmentado para la conservación de biodiversidad. *Revista Forestal Centroamericana*. No. 34: 35-41.

- Diamond, J. 1988. Factors Controlling Species Diversity: Overview and Synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1): 117-129.
- Duque, A; Sánchez, M; Cavelier, J; Duivenvoorden, F. 2006. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18:499–525.
- Faber-Langendoen, D; Gentry, AH. 1991. The structure and diversity of rain forest at Bajo Calima, Chocó Region, Western Colombia. *Biotropica* 23 (1): 2-11.
- Fearnside, PM; Ferraz, J. 1995. A Conservation GAP Analysis of Brazil's Amazonian Vegetation. *Conservation Biology* 9(5): 1134-1147.
- Finegan, B; Palacios, W; Zamora, N; Delgado, D. 2001. Ecosystem-level forest biodiversity and sustainability assessments for forest management. En Raison, RJ; Brown, AG; Flinn, DW (eds.). *Criteria and indicators for sustainable forest management*. CABI Publishing/IUFRO, Vienna, Austria. Pp. 341-378.
- Freestone, AL; Inouye, BD. 2006. Dispersal Limitation and Environmental Heterogeneity shape Scale-Dependent Diversity Patterns in Plant Communities. *Ecology* 87(10): 2425-2432.
- Gascon, C; da Fonseca, GAB; Sechrest, W; Billmark, K. A; Sanderson, J. 2004. Biodiversity conservation on deforested and fragmented tropical landscapes: an overview. En Schroth, G; da Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, H. L; Izac, A-N N. (eds). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Pp. 15-32.
- Gallo, M. 1999. Identificación de tipos de bosque primarios en la zona norte de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 100 p.
- García, R. 2002. *Biología de la conservación: conceptos y prácticas*. 1ª ed. Santo Domingo de Heredia, CR. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO). 168 p.
- Gentry, AH. 1998. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1-34.

- Gentry, AH. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. En Churchill, SP; Balslev, H; Forero, E; Luteyn, JL (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York Bot. Gard. Pp. 103-126.
- Grayum, MH; Hammel, BE; Zamora, N. 2004. El ambiente físico. En Hammel, BE; Grayum, MH; Herrera, C; Zamora, N (eds.). Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. Pp.51-90
- Hartshorn, GS; Poveda, LJ. 1991. Capítulo 7 Plantas: Lista de especies. En Janzen, DH (ed.). Historia natural de Costa Rica. Universidad de Costa Rica. Pp: 160-186.
- Hartshorn, GS. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds.). Ecología y Conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. 59-81.
- Herrera, B; Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. Plant and soil 191 (2): 259–267.
- Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas international. Journal of climatology 25: 1965–1978.
- Hobbs, R. 1997. Future landscapes and the future of landscape ecology. Landscape and Urban Planning 37: 1-9.
- Hubbell, S. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs 16, Suppl.: s9-s21.
- IMN (Instituto Meteorológico Nacional). 2005. Clima en Costa Rica Pacífico Sur (en línea). Consultado el 31 enero 2007. Disponible en http://www.imn.ac.cr/educacion/climacr/pacifico_sur.html
- InfoStat. 2007. InfoStat Versión 2007a. Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Jennings, MD. 2000. Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology* 15: 5–20.
- Jones, MM; Tuomisto, H; Clark, DB; Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94: 181-195.
- Kattan, GH. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En Guariguata, MR; Kattan, GH. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, CR. pp.561-590.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los tropicos*. GTZ. RFA. 335 p.
- Laurance, WF; Delamonica, P; Laurance, SG. 2000. Rain forest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- Laurance, WF. 2002. Nuevas perspectivas sobre la fragmentación de los bosques amazónicos. En Guariguata, MR; Kattan, G. H. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, CR. Pp. 566-567.
- Legendre, P; Fortín, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Legendre, P; Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam, NL.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, GS. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84:137-52.
- Louman, B; Quirós, D; M. Nilsson. 2001. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Serie Técnica, Manual Técnico No. 46. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 265 p.

- McCune, B; Mefford, MJ. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.25 (PC-ORD)*. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, U.S.A.
- Macía, MJ; Ruokolainen, K; Tuomisto, H; Quisbert, J; Cala, V. 2007. Congruence between floristic patterns of trees and lianas in a southwest Amazonian rain forest. *Ecography* 30: 561-577.
- Matteucci, SD; Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. USA, OEA. 163 p.
- Méndez, VH; Monge-Nájera, J. 2003. *Costa Rica: historia natural*. EUNED. 260 p.
- Montagnini, F; Jordan, CF. 2005. *Tropical forest ecology: the basis for conservation and management*. Springer, Berlin. 295 p.
- Morales, F; Zamora, N. 2006. Informe Final: desarrollo de indicadores ecológicos para el monitoreo y evaluación de la integridad ecológica de los bosques, en la banda media de elevación (700-1500 m.) del Parque Internacional La Amistad (PILA) y zonas de influencia, Costa Rica. INBio/TNC. Costa Rica. 133 p.
- Murrieta, E. 2006. Caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el corredor biológico Volcánica Central - Talamanca, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 125 p.
- Palminteri, S; Powell, G; Fernández, A; Tovar, D. 1999. Talamanca Montane Istmian Pacific Ecoregion Based conservation plan: Preliminary reconnaissance phase. Tropical Science Center, San José, CR. 118 p.
- Perdomo, M; Galloway, G; Louman, B; Finegan, B; Velázquez, S. 2002. Herramientas para la planificación del manejo de bosques a escala de paisaje en el sudeste de Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana (CATIE)*. 38: 51-58.
- Pérez, MA; Finegan, B; Delgado, D; Louman, B. 2001. Composición y diversidad de los bosque de la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua: una base para el manejo sostenible. *Revista Forestal Centroamericana* No. 34:12-18.

- Phillips, OL; Núñez Vargas, P; Lorenzo Monteagudo, A; Peña Cruz, A; Chuspe Zans, ME; Galiano Sánchez, W; Yli-Halla, M; Rose, S. 2003. Habitat association among amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of ecology* 91:757–775.
- Plotkin, JB; Muller-Landau, HC. 2002. Sampling the Species Composition of a Landscape. *Ecology* 83(12): 3344-3356.
- Potts, MD; Ashton, PS; Kaufman, LS; Plotkin, JB. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83: 2782-2797.
- Poulsen, AD; Toumisto; H; Balslev, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 8: 468–478.
- Primack, RB. 1993. *Essentials of conservation biology*. US. Sinauer Associates. 564 p.
- Pyke CR, Condit R, Aguilar S, and Lao S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12:553-566.
- Ramos, Z. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 114 p.
- Ramos, Z; Finegan, B. 2006. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del pasiaje en el corredor biológico San Juan-La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente*. No. 49:125-136.
- Ruokolainen, K; Tuomisto, H, Macía, MJ; Higgins, MA; Yli-Halla, M. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology* 23:13–25.
- Sánchez, D. 2006. Criterios ecológicos para la planificación de la conservación en un sector del Corredor Biológico del Atlántico de Nicaragua. Tesis Mg. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 140 p.

- Serrano, M. 2003. Estructura y composición de bosques montanos subtropicales y sus implicaciones para la conservación y el manejo de los recursos forestales en la serranía del Iñaño, Bolivia. Tesis Mg. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 142 p.
- Sesnie, SE. 2006. A geospatial data integration framework for mapping and monitoring tropical landscape diversity in Costa Rica's San Juan – La Selva biological corridor. Tesis Ph.D. University of Idaho. 154 p.
- Sesnie, SE; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica* 41 (1): 16-26.
- Stoms, DM. 2000. GAP management status and regional indicators of threats to biodiversity. *Landscape Ecology* 15:21-33.
- Theobald, DM; Hobbs, NT; Bearly, T; Zack, JA; Shenk, T; Riebsame, WE. 2000. Incorporating biological information in local land-use decision making: designing a system for conservation planning. *Landscape Ecology* 15: 35–45.
- Tuomisto, H; Ruokolainen, K; Aguilar, M; Sarmiento, A. 2003a. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743-756.
- Tuomisto, H; Ruokolainen, K; Yli-Halla, M. 2003b. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- Tuomisto, H; Poulse, AD; Ruokolainen, K; Moran, RC; Quintana, C; Celi, J; Cañas, G. 2003c. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13(2): 352–371.
- Vormisto, J; Svenning, J-C; Hall, P; Balslev, H. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577- 588.
- Weissenhofer, A. 2005. Structure and vegetation dynamics of four selected one hectare forest plots in the lowland rain forests of the Piedras Blancas National Park ("Regenwald der

Österreicher"), Costa Rica, with notes on the vegetation diversity of the Golfo Dulce region.
Tesis Ph. D. Viena, Austria, Universidad de Viena. 199 p.

Zamora, N; Hammel, BE; Grayum, MH. 2004. Vegetación. En Hammel, BE; Grayum, MH; Herrera, C; Zamora, N (eds.).Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. Pp.91-216

Anexos

Anexo 1. diamétrica del número de individuos (N) y área basal (G en m^2) por hectárea, para los árboles ≥ 30 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivadas del ANDEVA y de la prueba de comparación LSD de Fisher, denotan diferencias significativas entre bosques.

a)

Clase diamétrica (cm)	Bosque 1 (N ha ⁻¹)		Bosque 2 (N ha ⁻¹)		Bosque 3 (N ha ⁻¹)		F	p
30 – 39	48.36 ± 3.07	A	48 ± 7.38	A	41.75 ± 3.27	A	0.76	0.4776
40 – 49	22.91 ± 2.02	A	27.2 ± 1.44	A	26.75 ± 2.98	A	0.77	0.4702
50 – 59	12.73 ± 2.28	A	14.4 ± 2.47	A	14.25 ± 1.82	A	0.17	0.8425
60-69	13.45 ± 2.18	A	6.4 ± 1.9	B	6.25 ± 1.03	B	6.09	0.0055
70-79	3.27 ± 0.73	B	2.4 ± 1.22	B	6.75 ± 1.14	A	4.78	0.0148
80-89	3.64 ± 1.14	A	1.6 ± 0.65	A	2 ± 0.63	A	1.58	0.2205
> 90	2.18 ± 1.56	B	3.6 ± 1.26	AB	7.75 ± 1.48	A	4.14	0.0247
N Total	106.55 ± 18.2	A	103.6 ± 8.87	A	105.5 ± 5.7	A	0.05	0.9559

b)

Clase diamétrica (cm)	Bosque 1 (m ² ha ⁻¹)		Bosque 2 (m ² ha ⁻¹)		Bosque 3 (m ² ha ⁻¹)		F	p
30 – 39	4.46 ± 0.31	A	4.56 ± 0.69	A	3.92 ± 0.31	A	0.72	0.4953
40 – 49	3.47 ± 0.27	A	4.17 ± 0.21	A	4.13 ± 0.46	A	0.97	0.3887
50 – 59	2.98 ± 0.53	A	3.36 ± 0.6	A	3.24 ± 0.41	A	0.14	0.8711
60-69	4.42 ± 0.69	A	2.03 ± 0.62	B	2.03 ± 0.34	B	6.55	0.0039
70-79	1.51 ± 0.35	B	0.98 ± 0.51	B	2.92 ± 0.51	A	4.60	0.0171
80-89	2.01 ± 0.63	A	0.86 ± 0.35	A	1.09 ± 0.34	A	1.69	0.1990
> 90	1.54 ± 1.09	B	5.91 ± 2.13	AB	11.05 ± 2.58	A	4.77	0.0149
G Total	20.39 ± 1.56	B	21.88 ± 2.54	AB	28.38 ± 2.34	A	3.87	0.0307

Anexo 2. Distribución promedio por clase diamétrica del a) número de individuos (*N*) y b) área basal (*G* en m²) por hectárea, para las palmas ≥ 10 cm de dap muestreados en los tres tipos de bosque identificados. Letras diferentes, derivadas de la prueba de Kurskal Wallis, denotan diferencias significativas entre bosques.

a)

Clase diamétrica (cm)	Bosque 1 (N ha-1)		Bosque 2 (N ha-1)		Bosque 3 (N ha-1)		H	<i>p</i>
10 – 19	71.27 ± 16.54	A	5.2 ± 1.69	B	40.75 ± 16.88	B	11.83	0.0024
N Total	77.45 ± 18.47	A	5.2 ± 1.69	B	40.75 ± 16.8	B	12.28	0.0019

b)

Clase diamétrica (cm)	Bosque 1 G (m ² ha-1)		Bosque 2 G (m ² ha-1)		Bosque 3 G (m ² ha-1)		H	<i>p</i>
10 – 19	1.3 ± 0.39	A	0.06 ± 0.02	B	0.53 ± 0.22	B	12.70	0.0015
G Total	1.5 ± 0.45	A	0.06 ± 0.02	B	0.53 ± 0.22	B	13.08	0.0013

Anexo 3. Todas las especies registradas en las 37 parcelas de 0.25 ha, incluyendo aquellas presentes en una sola parcela, y sus valores de IVI por tipo de bosque indetificado en la red de conectividad.

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
Actinidaceae	<i>Saurauia yasicae</i>		0.4	0.45
Anacardiaceae	<i>Anacardium excelsum</i>			3.46
	<i>Astronium graveolens</i>			0.2
	<i>Spondias mombin</i>			0.2
	<i>Tapirira guianensis</i>	0.56	3.34	0.57
Annonaceae	<i>Annona montana</i>	0.28		0.29
	<i>Guatteria aeruginosa</i>			0.95
	<i>Guatteria aff. recurvisepala</i>	1.32		
	<i>Guatteria amplifolia</i>			0.42
	<i>Guatteria chiriquiensis</i>		0.82	0.28
	<i>Guatteria costaricensis</i>	0.3		
	<i>Xylopia sericophylla</i>	0.29		
Apocynaceae	<i>Xylopia sp.</i>		0.85	
	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	0.96		
Araliaceae	<i>Lacmellea panamensis</i>			1.41
	<i>Dendropanax arboreus</i>	1.06		0.41
	<i>Dendropanax globosus</i>			0.27
	<i>Dendropanax sp.02</i>		1.44	1.39
Arecaceae	<i>Dendropanax sp.03</i>			1.35
	<i>Attalea butyracea</i>			0.33
	<i>Cryosophila guagara</i>	0.48		
	<i>Euterpe precatória</i>	3.06	2.66	0.41
	<i>Geonoma sp.</i>		0.46	
	<i>Iriarteia deltoidea</i>	3.01		7.71
	<i>Socratea exorrhiza</i>	4.27		2.73
<i>Socratea sp.</i>	0.24			

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
	<i>Welfia regia</i>	10.51		0.61
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i>			0.2
	<i>Tabebuia chrysantha</i>			0.31
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>			2.12
	<i>Matisia tinamastiana</i>			0.56
	<i>Pachira aquatica</i>	0.32		
	<i>Pseudobombax septenatum</i>	0.28		
	<i>Quararibea</i> sp.		0.4	
Boraginaceae	<i>Cordia cymosa</i>			0.5
	<i>Cordia megalantha</i>			0.27
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>			0.21
	<i>Dacryodes</i> sp.		2.08	
	<i>Protium ravenii</i>			0.47
	<i>Tetragastris panamensis</i>	0.6		2.24
	<i>Trattinnickia aspera</i>			0.21
Caryocaraceae	<i>Caryocar costaricense</i>	0.62		0.35
Cecropiaceae	<i>Cecropia insignis</i>	0.48	1.45	1.51
	<i>Cecropia peltata</i>		0.37	
	<i>Pourouma bicolor</i>	0.64	1.09	0.88
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella triandra</i>	1.6		
	<i>Maranthes panamensis</i>			0.47
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	1.93	4.01	0.43
	<i>Calophyllum longifolium</i>	1.56		
	<i>Chrysochlamys allenii</i>			0.43
	<i>Dystovomita paniculata</i>			1.06
	<i>Garcinia intermedia</i>	0.29		
	<i>Marila laxiflora</i>	0.8		
	<i>Symphonia globulifera</i>	0.7	1.3	1.42
	<i>Tovomita longifolia</i>	0.28		0.39

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i>	0.58		0.21
	<i>Terminalia bucidoides</i>			0.63
Desconocido 1	Desconocido 1	0.34		
Desconocido 2	Desconocido 2	0.28		
Desconocido 3	Desconocido 3	0.29		0.42
Desconocido 4	Desconocido 4	0.28		
Desconocido 5	Desconocido 5		0.39	
Desconocido 6	Desconocido 6	0.28		
Desconocido 7	Desconocido 7	0.3		
Dichapetalaceae	<i>Stephanopodium costaricense</i>			0.56
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea longipes</i>		0.39	
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i>		3.96	0.21
	<i>Alchornea latifolia</i>	0.72	0.84	0.58
	<i>Drypetes standleyi</i>		0.38	0.67
	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	0.86		2.05
	<i>Hyeronima oblonga</i>	0.38	1.19	0.42
	<i>Mabea occidentalis</i>	0.57		
	<i>Richeria obovata</i>	0.29		
	<i>Sapium glandulosum</i>			0.49
Fabaceae	<i>Acosmium panamense</i>	1.23		
	<i>Dialium guianense</i>	0.28		
	<i>Dussia aff. macroprophyllata</i>			0.2
	<i>Dussia macroprophyllata</i>	0.9		
	<i>Dussia sp.</i>		0.4	1.99
	<i>Inga sp.</i>	0.43		0.87
	<i>Inga cotobrusensis</i>		0.82	
	<i>Inga densiflora</i>			0.2
	<i>Inga golfodulcencis</i>	0.28		
	<i>Inga jinicuil</i>			0.45

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
	<i>Inga nobilis</i>	0.48		0.4
	<i>Inga oerstediana</i>			0.22
	<i>Inga pezizifera</i>	0.51	0.41	0.41
	<i>Inga punctata</i>	0.55		0.2
	<i>Inga sertulifera</i>			0.2
	<i>Inga thibaudiana</i>			0.6
	<i>Inga vera</i>			0.24
	<i>Lecointea amazonica</i>			0.27
	<i>Lonchocarpus heptaphyllus</i>			0.42
	<i>Machaerium biovulatum</i>			0.22
	<i>Macrolobium colombianum</i>	0.61		0.76
	<i>Peltogyne purpurea</i>	1.19		0.5
	<i>Platymiscium aff. curuense</i>			0.24
	<i>Platymiscium sp.</i>	0.28		
	<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	0.29		
	<i>Pterocarpus rohrii</i>			0.23
	<i>Pterocarpus sp.</i>			0.84
	<i>Schizolobium parahibum</i>	0.41		0.82
	<i>Tachigali versicolor</i>	1.12		0.31
	<i>Vatairea sp.03</i>			0.22
Fagaceae	<i>Quercus sp.01</i>		9.63	
Flacourtiaceae	<i>Casearia arborea</i>		0.4	
	<i>Hasseltia guatemalensis</i>	0.28	1.45	0.22
	<i>Lindackeria laurina</i>			0.2
	<i>Macrohasseltia macroterantha</i>		0.63	
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>			0.57
Hernandiaceae	<i>Hernandia didymantha</i>		0.39	0.31
	<i>Hernandia stenura</i>			0.2
Hippocastanaceae	<i>Billia colombiana</i>			0.22

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
	<i>Billia rosea</i>		1.34	
Humiriaceae	<i>Humiriastrum diguense</i>	1.97		0.47
Juglandaceae	<i>Oreomunnea pterocarpa</i>		0.4	
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i> sp.01		0.52	
	<i>Beilschmiedia</i> sp.02	0.93	1.57	0.96
	<i>Beilschmiedia towarensis</i>		6.06	
	<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>			0.2
	<i>Cinnamomum tonduzii</i>		0.42	
	<i>Cinnamomum triplinerve</i>		2.67	0.41
	<i>Cinnamomun aff. tonduzii</i>		0.56	
	<i>Lauraceae</i> sp. 01		0.42	
	<i>Lauraceae</i> sp. 02		0.5	
	<i>Licaria</i> sp.01			0.19
	<i>Licaria</i> sp.02	0.39	1.08	0.23
	<i>Licaria</i> sp.03		1.33	
	<i>Nectandra umbrosa</i>		0.77	0.4
	<i>Ocotea aff. praetermissa</i>		0.85	
	<i>Ocotea insularis</i>		0.41	
	<i>Ocotea oblonga</i>	0.28		0.2
	<i>Ocotea pullifolia</i>	0.62		
	<i>Ocotea</i> sp.01		0.48	0.49
	<i>Ocotea</i> sp.02		2.54	
	<i>Ocotea</i> sp.03	0.44		
	<i>Ocotea stenoneura</i>		1.26	
	<i>Persea americana</i>			0.19
	<i>Persea rigens</i>		0.4	
	<i>Pleurothyrium</i> sp.01		0.46	
	<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>		0.47	0.42
Lecythidaceae	<i>Couratari guianensis</i>	0.69		

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
	<i>Grias cauliflora</i>			0.69
	<i>Lecythis mesophylla</i>			0.6
Magnoliaceae	<i>Talauma gloriensis</i>			0.22
Malpigiaceae	<i>Bunchosia</i> sp.01			0.2
	<i>Bunchosia</i> sp.02	0.3		
Malvaceae	<i>Hampea appendiculata</i>		0.39	
Melastomataceae	<i>Graffenrieda galeottii</i>		0.38	0.2
	<i>Miconia multispicata</i>	0.3		0.28
	<i>Miconia</i> sp.01			0.2
	<i>Miconia tonduzii</i>		0.39	
	<i>Mouriri gleasoniana</i>	0.28		
Meliaceae	<i>Carapa guianensis</i>	3.19		0.37
	<i>Guarea bullata</i>	0.3		
	<i>Guarea glabra</i>	0.31		0.22
	<i>Guarea grandifolia</i>			1.6
	<i>Guarea kunthiana</i>		0.42	
	<i>Guarea microcarpa</i>			0.19
	<i>Guarea rhopalocarpa</i>			0.62
	<i>Trichilia martiana</i>		0.42	0.2
	<i>Trichilia pallida</i>	0.3		0.29
	<i>Trichilia pittieri</i>			0.22
Moraceae	<i>Batocarpus costaricensis</i>			0.93
	<i>Brosimum costaricanum</i>	1.55		0.84
	<i>Brosimum guianense</i>	0.39		0.76
	<i>Brosimum lactescens</i>	0.62		1.3
	<i>Brosimum utile</i>	3.68		3.43
	<i>Castilla elastica</i>	0.32		0.55
	<i>Castilla tunu</i>			1.19
	<i>Ficus</i> sp. 02			2.6

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
	<i>Ficus</i> sp.01		0.39	
	<i>Ficus tonduzii</i>	0.56	0.4	0.42
	<i>Ficus velutina</i>		2.85	
	<i>Maquira guianensis subesp. costaricana</i>			0.21
	<i>Naucleopsis naga</i>			0.39
	<i>Pseudolmedia mollis</i>	0.3	4.36	0.2
	<i>Pseudolmedia spuria</i>	0.54		
	<i>Sorocea pubivena</i>			0.2
Myristicaceae	<i>Otoba novogranatensis</i>	0.28	4.06	1.27
	<i>Virola guatemalensis</i>		0.46	0.4
	<i>Virola koschnyi</i>	0.67	1.85	3.31
	<i>Virola sebifera</i>	1.22		0.38
Myrtaceae	<i>Byrsonima arthropoda</i>	0.32		
	<i>Eugenia aff. aeruginea</i>		0.81	
Olacaceae	<i>Chaunochiton kappleri</i>	2.06		0.29
	<i>Minguartia guianensis</i>	0.32		0.22
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i>			0.22
	<i>Coccoloba padiformis</i>		0.54	
Proteaceae	<i>Roupala montana</i>			0.2
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea elliptica</i>	0.28		
Rosaceae	<i>Licania hypoleuca</i>	0.57	1.07	
	<i>Licania sparsipilis</i>	0.37		
	<i>Prunus brachybotrya</i>		1.16	0.22
Rubiaceae	<i>Chimarrhis parviflora</i>	0.73		0.86
	<i>Elaeagia auriculata</i>		0.38	0.61
	<i>Elaeagia myriantha</i>			0.2
	<i>Genipa americana</i>			0.21
	<i>Ladenbergia heterophylla</i>		0.43	
	<i>Rubiaceae</i> sp.			0.79

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
Rutaceae	<i>Zanthoxylum ekmanii</i>			0.27
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	0.3		
Sabiaceae	<i>Meliosma grandiflora</i>		0.84	0.47
Sapindaceae	<i>Allophylus gentryi</i>			0.19
	<i>Cupania sp.</i>			0.2
	<i>Matayba oppositifolia</i>	0.58		
Sapotaceae	<i>Elaeoluma glabrescens</i>	0.65		
	<i>Micropholis melinoniana</i>		0.46	
	<i>Pouteria congestifolia</i>			0.47
	<i>Pouteria fossicola</i>			0.19
	<i>Pouteria laevigata</i>			0.21
	<i>Pouteria reticulata</i>	0.32		1.71
	<i>Pouteria sp.01</i>	0.32		0.2
	<i>Pouteria torta</i>			0.43
	<i>Pradosia atroviolacea</i>			0.2
	<i>Sarcaulus brasiliensis</i>	0.31	1.32	0.39
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i>	0.73	0.41	0.86
Sterculiaceae	<i>Sterculia recordiana</i>	0.28		0.59
	<i>Theobroma angustifolium</i>			0.28
Styracaceae	<i>Styrax argenteus</i>			0.29
Symplocaceae	<i>Symplocos austin-smithii</i>	0.29		0.22
	<i>Symplocos sp.</i>	0.32		
Theaceae	<i>Gordonia brandegeei</i>		0.5	
	<i>Gordonia fruticosa</i>		1.67	0.21
Ticodendraceae	<i>Ticodendron incognitum</i>		0.68	0.2
Tiliaceae	<i>Apeiba membranacea</i>	1.07		0.23
	<i>Goethalsia meiantha</i>			1.63
	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>		3.87	0.48
	<i>Mortoniiodendron abelianum</i>		0.38	

Familia	Especie	Bosque 1	Bosque 2	Bosque 3
	<i>Trichospermum grewiifolium</i>	0.72		
Ulmaceae	<i>Ampelocera macrocarpa</i>	0.34		
	<i>Trema micrantha</i>		0.37	
Vochysiaceae	<i>Qualea polychroma</i>	0.81		0.21
	<i>Vochysia allenii</i>	3.14		0.2
	<i>Vochysia ferruginea</i>	12.29	2.22	0.56
	<i>Vochysia guatemalensis</i>			0.41
	<i>Vochysia megalophylla</i>	1.95		

ARTÍCULO 2. RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD DE BOSQUES Y LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL PAISAJE CIRCUNDANTE A DIFERENTES ESCALAS

RESUMEN

La dominancia en los países tropicales de paisajes fragmentados como resultado de las actividades humanas, y el relativo escaso conocimiento sobre la biodiversidad inmersa en ellos, hace necesario plantear estrategias de planificación y conservación basadas en el entendimiento de las relaciones entre los patrones espaciales de paisaje y los procesos y patrones ecológicos necesarios para el mantenimiento de la biodiversidad, a múltiples escalas. Entender qué atributos del paisaje, relacionados con el grado de conectividad, aislamiento, y heterogeneidad de hábitats de los paisajes modificados es clave para identificar efectos negativos sobre los recursos biológicos y el bienestar humano. La información previa sobre la composición, estructura y diversidad de los bosques remanentes de un paisaje fragmentado entre dos áreas de relevancia para la conservación en Costa Rica, permitió evaluar su respuesta a parámetros de la estructura y composición del paisaje circundante a diferentes escalas. Los resultados del muestreo y caracterización de la vegetación en 37 parcelas de muestreo, y de la evaluación de su relación con métricas de estructura y composición del paisaje y del bosque remanente, mediante modelos de regresión multivariados, sugieren que la estructura espacial del paisaje (aislamiento y fragmentación) a diferentes escalas influye más sobre la diversidad y estructura de la vegetación, que las métricas de composición (riqueza o heterogeneidad de hábitats). La respuesta de la vegetación a múltiples escalas se asocia a una variedad de características funcionales entre las especies y apoya la idea de conservación a escalas grandes a través de estrategias que fomenten la conectividad estructural y funcional como son los corredores biológicos.

Palabras clave: Bosques neotropicales, diversidad, paisajes fragmentados, arreglo espacial, escala.

1 Introducción

La destrucción y pérdida de los bosques tropicales por actividades humanas o fenómenos naturales, y la consecuente fragmentación de su hábitat, es uno de los principales factores que contribuyen al declive de muchas poblaciones biológicas (Turner 1996, Turner y Corlett 1996, Dale et ál. 1999, Laurance 1999, Hill y Curran 2003, Bennett 2004, Hernández-Stefanoni 2005). La fragmentación disminuye el número de especies y altera la composición, estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales, disminuyendo los servicios ecosistémicos que estas brindan, como resultado de la reducción de área, el cambio de la forma y el incremento en el aislamiento de los parches de bosque remanente (Goklany 1998, Laurance et ál. 2002, Kattan 2002, Hill y Curran 2003, Gascon et ál. 2004). Ésta se concentra, además, en zonas con ciertas características (*p.e.*, zonas aptas para la agricultura), afectando a los hábitat y las especies asociadas a esas condiciones, e impactando también a especies o poblaciones en riesgo que dependen de la existencia y área de hábitat específicos (Kattan 2002, Dale et ál. 1999).

La planificación para la conservación en paisajes fragmentados debe incluir un mejor entendimiento de los patrones de biodiversidad y las relaciones espaciales a la escala de paisaje (Wu y Hobbs 2002). Entender las causas y consecuencias del cambio en el uso de la tierra, y sus efectos en los componentes de los ecosistemas, son clave para identificar efectos negativos sobre los recursos biológicos y el desarrollo humano (Arroyo Mora et ál. 2005). Los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad deben evaluarse a múltiples escalas, en donde se estudie la interacción entre los patrones espaciales de paisaje, y los procesos y patrones ecológicos necesarios para el mantenimiento de la biodiversidad (Turner 2001, de Blois et ál. 2002, Wu y Hobbs 2002).

Las métricas de paisaje, como parte del desarrollo de métodos para cuantificar la composición y estructura espacial del paisaje, permiten caracterizar las propiedades geométricas y de distribución de los elementos del mismo a diferentes escalas, y el posterior estudio de las relaciones entre patrones y procesos ecológicos que determinan la diversidad de especies (Turner 1989, McGarigal y Marks 1995, Turner et ál. 2001, Hill y Curran 2003, Farina 2006). La dificultad de medir toda la biodiversidad presente en los ecosistemas naturales y la posibilidad de usar información no biológica para evaluar las condiciones ambientales ha

llevado a evaluar el potencial de las métricas de paisaje (como métricas ambientales) para inferir los niveles de biodiversidad (Wohlgemuth 2008, Hernandez-Stefanoni 2005, Ernoult et ál. 2006). En general, el estudio sobre el papel que el patrón espacial del paisaje tiene sobre la riqueza, diversidad y composición de especies de plantas se ha enfocado en buscar la relación que podría existir entre la riqueza de especies y la estructura y composición del paisaje (Arroyo-Mora et al. 2005). Ésta ha sido confirmada por varios estudios, los cuales han encontrado una relación positiva entre la riqueza de especies y el tamaño de los fragmentos de hábitat (Kohn y Walsh 1994, Hill y Curran 2001, Hill y Curran 2003, Ospina y Cardona 2005, Galanes y Thomlinson 2009); una relación positiva de la riqueza de especies con el número de usos de suelo y la conectividad (Metzger 1997, Metzger 2000); una relación negativa de la misma con el aislamiento y la fragmentación (Hernández-Stefanoni 2005), y una relación positiva con la forma de los parches (Galanes y Thomlinson 2009), entre otras.

Se ha encontrado que la diversidad de especies de plantas está relacionada con atributos del paisaje asociados a la conectividad, el aislamiento, y la heterogeneidad de hábitats (Metzger 1997, Metzger 2000, Hernandez-Stefanoni 2005, Ospina y Cardona 2005, Galanes y Thomlinson 2009), apoyándose también la relación entre la diversidad de plantas y el tamaño de parche (Kohn y Walsh 1994, Hill y Curran 2001, Hill y Curran 2003, Galanes y Thomlinson 2009), indicando que el grado de fragmentación que caracteriza a un paisaje determinado y la conectividad de los componentes del ecosistema son dos de los principales determinantes de la biodiversidad (Hernández-Stefanoni 2005).

No todas las especies que cohabitan en un área determinada responden de manera similar a las mismas métricas de paisaje o al mismo rango de variación de éstas. En consecuencia, una combinación dada de variables favorables a la alta diversidad de plantas no está necesariamente asociada con una alta diversidad de otro grupo taxonómico y viceversa (Ernoult et ál. 2006). La respuesta de las especies y sus poblaciones dependerá además de ciertos atributos y adaptaciones a los diferentes regimenes de disturbio (de Blois et ál. 2002), como son su capacidad de dispersión entre parches de bosque y la utilización que hagan del paisaje modificado para encontrar recursos para su sobrevivencia (Metzger 2000, Kattan 2002, Gascon et ál. 2004). Diversos estudios (Metzger 1997, 2000; Michalski et ál. 2007, Tabarelli et ál 2008) han reportado diferencias en la respuesta de diferentes grupos funcionales de

plantas a la estructura del paisaje que las rodea, en particular asociada a sus características de dispersión y tolerancia a la sombra.

La mayoría de los fenómenos ecológicos son dependiente de la escala, entendida ésta como las dimensiones espaciales o temporales en las cuales un organismo o un patrón o proceso es reconocido, de manera que los patrones observados a una escala determinada pueden estar determinados por procesos a escalas más pequeñas o inducidos por procesos que actúan a escalas más grandes (Turner 1989, Turner et ál. 2001, Farina 2006). Al considerar el potencial de las métricas de paisaje como indicadores de la diversidad, se debe tomar en cuenta la escala espacial a la cual las especies pudieran percibir el ambiente que las rodea y sus cambios, así como el lapso de tiempo que puede ocurrir entre los cambios del paisaje y la respuesta de las especies (Ernoul et ál. 2006). De esta manera es posible y necesario estudiar la escala a la cual la heterogeneidad del paisaje se correlaciona con las comunidades de organismos, y conocer qué información se preserva y cuál se pierde cuando nos movemos de una escala a otra (Farina 2006), entendiendo también a qué escala las especies están percibiendo el ambiente que las rodea (Ernoul et ál. 2006). En estudios como el de Metzger (1997, 2000), se han encontrado diferencias en la intensidad de respuesta de las especies de plantas a las diferentes escalas de medición de la estructura del paisaje, asociadas también a características de respuesta de las especies estudiadas como es la capacidad de dispersión

La construcción de modelos que permitan la predicción cuantitativa de la riqueza, diversidad y composición de plantas en función de métricas que miden las características de paisaje y de hábitat de regiones de bosques tropicales (Hernández-Stefanoni 2005), es uno de los objetivos de los estudios que buscan entender los efectos de la geometría espacial de los bosques sobre la diversidad de especies. Se debe buscar la incorporación de estos modelos en la evaluación del estado de la diversidad de plantas, así como en los planes de manejo de la forma y área de estos bosques para su conservación, y comparar los impactos de estos patrones espaciales con aquellos de otras variables ambientales como el clima o el disturbio (Hill y Curran 2003, Hernández-Stefanoni 2005). Aunque el concepto espacial del paisaje ha sido integrado ampliamente en estudios con animales, su significancia ha sido menos claramente definida para las especies de plantas (de Blois et ál. 2002.), y existe relativamente poca información sobre cómo la diversidad de plantas varía con cambios en los parámetros estructurales del

paisaje, en especial en paisajes tropicales fragmentados (Turner 1996, Galanes y Thomlinson 2009).

Hoy en día los objetivos de conservación han cambiando de un enfoque a nivel de especies a un enfoque de escalas más grandes, en donde los ecosistemas son objetos de conservación, entendiendo que las prácticas del uso de suelo a una escala mayor son los que determinan el impacto de las condiciones ambientales sobre la conservación de las especies (Burke 2000). Entender los patrones y procesos a estas escalas permite la planeación y un mejor manejo del uso de la tierra (Hobbs 1997), y las estrategias adecuadas de conservación deben construirse sobre una base de conocimiento de las comunidades naturales que ahí ocurren, y de la evaluación de las respuestas que éstas tienen ante los cambios en la estructura y composición del paisaje. En este sentido la clasificación y caracterización de los bosques, a través de la evaluación de su estructura y composición, permite conocer su estado y distribución actual, y obtener información base para modelar cambios y encontrar relaciones con las configuraciones presentes y futuras de los paisajes en los que se encuentran inmersos, otorgando además herramientas para tomar decisiones sobre su manejo y conservación (Matteuncci y Colma 1982, Louman et ál. 2001).

El presente estudio se llevó a cabo en un paisaje fragmentado del sureste de Costa Rica en donde se ha propuesto una red de conectividad ecológica para unir las áreas protegidas de la Península de Osa y el Parque Internacional La Amistad en la cordillera de Talamanca (Céspedes 2007), ambas reconocidas de valor para la conservación (Calderón et ál. 2004). La red se distribuye a lo largo de un gradiente altitudinal como un criterio de diseño con relación a la vulnerabilidad de los ecosistemas al cambio climático y se ha propuesto evaluando la facilidad que el paisaje otorga al movimiento de especies (Céspedes 2007); en la superficie intermedia el porcentaje de área bajo manejo es escaso, y los ecosistemas del área de amortiguamiento de la RBLA han sido alterados progresivamente los últimos 40 años.

La previa caracterización y clasificación de los bosque presentes en la red, a través de la evaluación de su estructura y composición, fueron la base para buscar las relaciones con la configuración espacial del paisaje en el corredor. El objetivo de este artículo fue evaluar qué parámetros de la estructura y composición del paisaje, en particular del bosque remanente, están más relacionados con la riqueza, diversidad y estructura de especies de árboles y palmas

encontrada en la red de conectividad, incluyendo aspectos relacionados con la proporción de área, aislamiento, y conectividad de bosque y la heterogeneidad de hábitats (riqueza y diversidad) y conectividad del paisaje.

2 Área de estudio

El presente estudio se realizó en el área de influencia de una red de conectividad ecológica propuesta entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica (Figura 1). Para el diseño de esta red, se identificaron primero las áreas de bosque prioritarias para la conservación, y se realizó la propuesta de conectividad estructural con base en el grado de fricción de los distintos usos de suelo, para finalmente conformar la propuesta final con base en un análisis de los cambios de uso de la tierra, seleccionando aquellas áreas que presentaban las condiciones más favorables para la conservación (Céspedes et ál. 2007).

La red resalta por su importancia al conectar, a lo largo de un gradiente altitudinal (0-1,800 m) seis áreas protegidas, y dos grandes áreas de acción prioritaria para la conservación, que contienen el principal remanente de bosque lluvioso tropical en toda la vertiente del pacífico de América Central (en la península de Osa y sectores adyacentes) y uno de los bosques lluviosos primarios más extensos en Mesoamérica en el Parque Internacional La Amistad (Palmintieri et ál. 1999, Calderón et ál. 2004).

En el área que abarca la red, la precipitación promedio anual oscila entre los 3,000 y los 5,500 mm (ITCR 2004). De acuerdo al Instituto Meteorológico de Costa Rica (IMN 2005) en la región del Pacífico Sur (donde se encuentra ubicada la zona de estudio) hay una estación seca que inicia a finales de diciembre y termina alrededor de abril, y una estación lluviosa abarca los meses restantes del año; el mes más lluvioso suele ser octubre y el más seco febrero. Las temperaturas medias anuales se encuentran alrededor del los 26° C en los lugares próximos a la costa, y 10 °C en las zonas más elevadas. Los tipos de suelo más comunes son los entisoles y utisoles, así como inceptisoles en menor grado, y se encuentran representadas ocho zonas de vida (ITCR 2004).

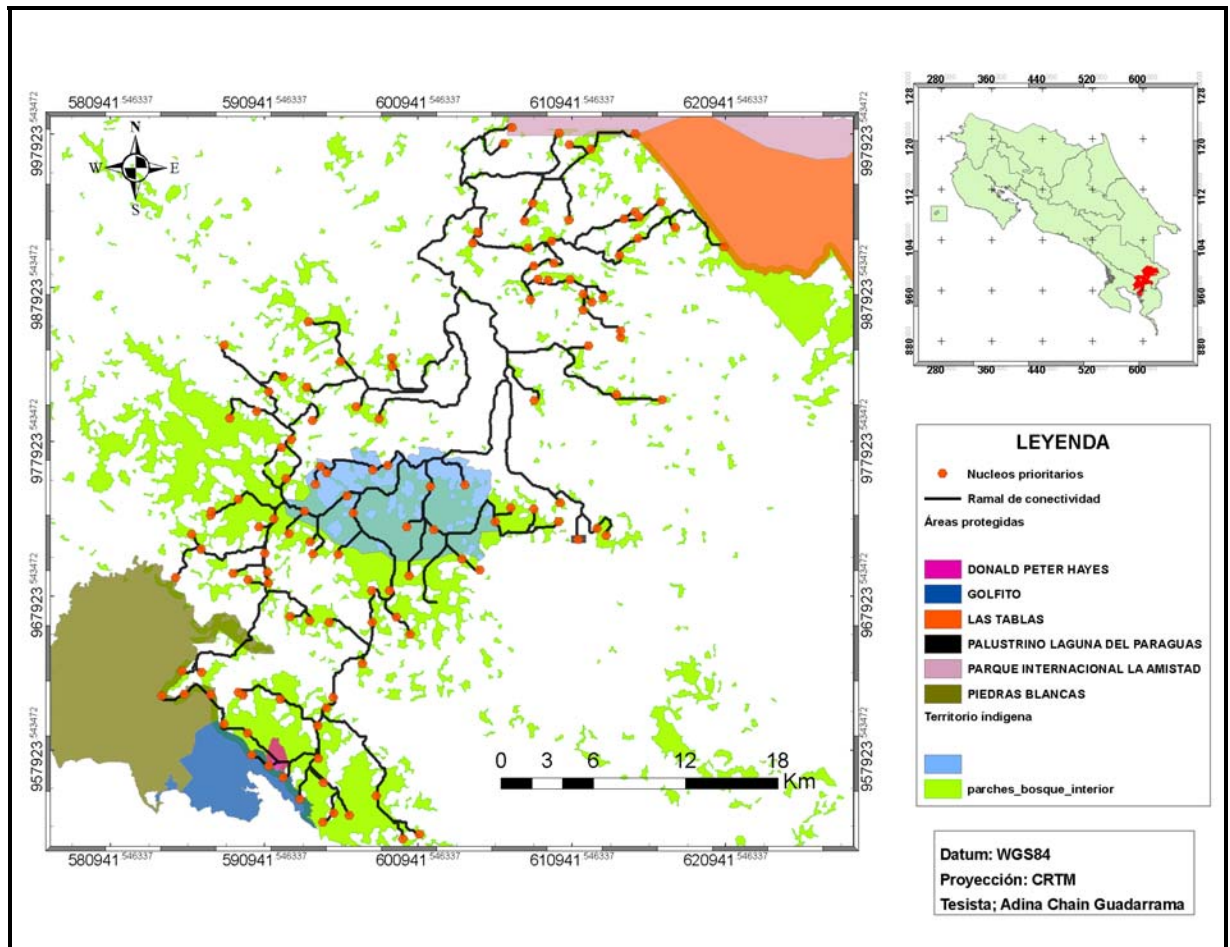


Figura 1. Ubicación de la red de conectividad entre el Parque Internacional La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa.

El paisaje de influencia de la red abarca 114, 777 ha, y representa un paisaje heterogéneo compuesto por 9 tipos de uso de suelo principales. El paisaje se encuentra en continuo cambio, bajo la presión de las prácticas agrícolas y el desarrollo vial que inciden en la fragmentación de los bosques (Céspedes et ál. 2007); el paisaje dominado por pastos y otros cultivos anuales hace aproximadamente 10 años está siendo transformado por el aumento de cultivos más intensos como la palma africana, y aunque hasta el 2003 el bosque representaba el uso de suelo de mayor extensión, y se observaba un aumento en la proporción ocupada por éste (18% de aumento entre 1987 y 2003), el incremento en el número de parches y la disminución en su tamaño promedio habla de su estado de fragmentación actual.

3 Metodología

3.1 Caracterización de la vegetación

La caracterización de la vegetación se hizo a través de la medición de árboles (≥ 30 cm de dap) y palmas (≥ 10 cm de dap) en 37 parcelas temporales de muestreo (50 m x 50 m, 0.25 ha) ubicadas en parches de bosque a lo largo del área de influencia de la red (Figura 2), siguiendo la metodología de Chain (*in press*). Por parcela se obtuvo la riqueza de especies de árboles y palmas en total y por separado, así como la diversidad de especies total a través del índice de Shannon y un estimador no-paramétrico de la riqueza total de especies, Chao1, ambas métricas obtenidas a través del programa EstimateS (Colwell 2007). Por parcela se obtuvo también el número de individuos, el dap promedio y el área basal total (m^2), y para árboles y palmas por separado

3.2 Caracterización del paisaje: composición y estructura

Las métricas para caracterizar el paisaje se obtuvieron a partir de una capa de uso de suelo derivada de una clasificación supervisada de una imagen satelital Landsat 7 ETM del año 2003, proyectada en el sistema local de coordenadas Costa Rica Transversal Mercator (CRTM), con un tamaño del píxel de 28.5 metros de lado. El porcentaje de píxeles correctamente clasificados estuvo por arriba del 89% para la clase más baja, lo que indica un nivel aceptable de clasificación. El mapa de usos de suelo final contempló 10 clases de usos de la tierra que corresponden a bosque, manglares, charrales, café, palma de aceite, pastos, cultivos anuales, cuerpos de agua, infraestructura, y nubes (Figura 2). Ocho de las parcelas de muestreo de la vegetación quedaron ubicadas fuera del límite del estudio original, por lo que fue necesario realizar la digitalización para esa área. La digitalización se realizó con base en imágenes satelitales actuales con un tamaño de píxel de 28.5 m. Para ambas clasificaciones se estableció un tamaño mínimo de parche de 5 ha.

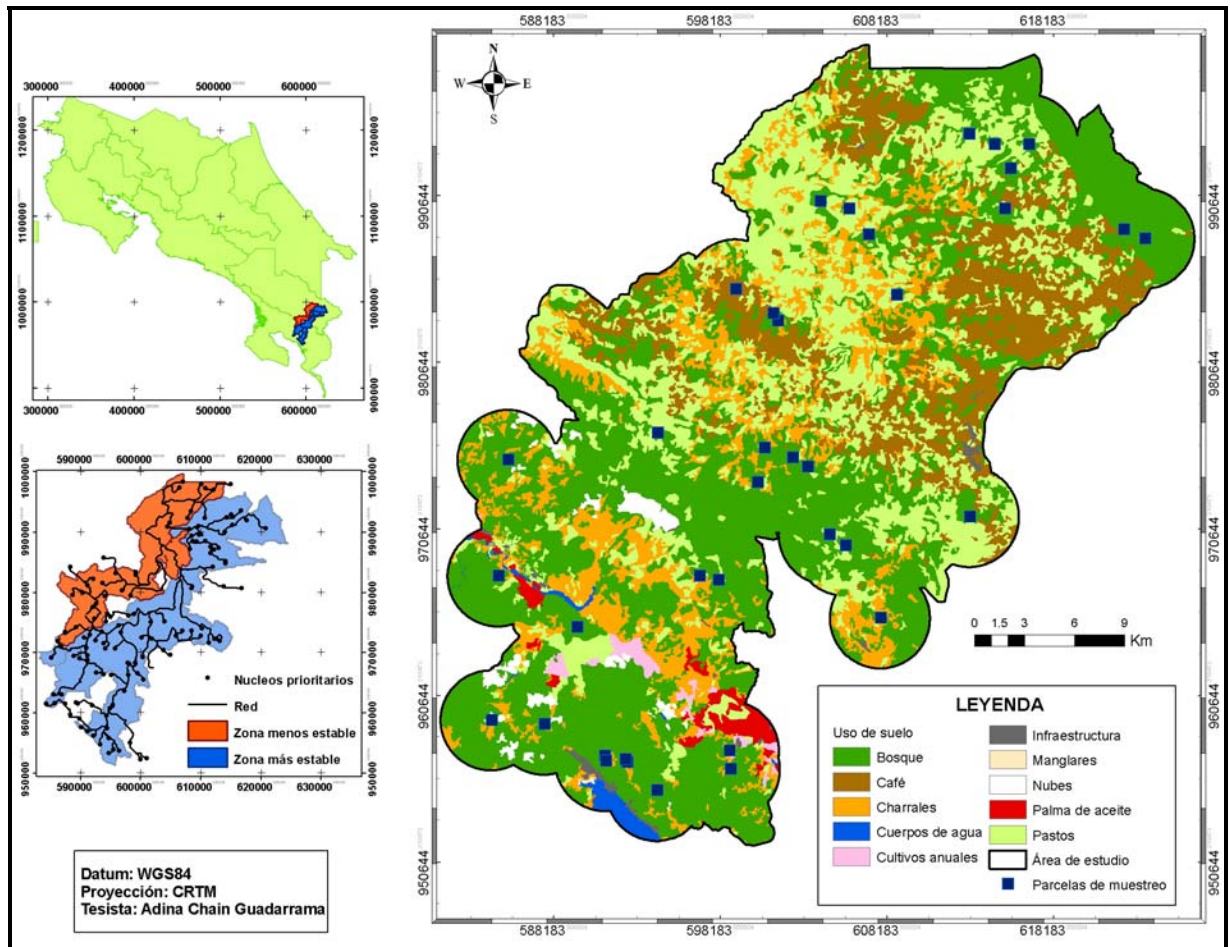


Figura 2. Zona de estudio para la caracterización de la vegetación y del paisaje en el que se encuentra ubicada la red de conectividad. Se observa el área de influencia de la red propuesta inicialmente en dos zonas según su estabilidad al cambio y el área del paisaje para el presente estudio.

Para determinar el efecto de la estructura y composición del paisaje a diferentes escalas sobre la riqueza, diversidad y estructura vegetal, se establecieron círculos concéntricos (*buffer*) alrededor de cada parcela de muestreo, entendiendo que un paisaje es el área total dentro de cada círculo. En cada parcela se establecieron 6 *buffer* (500, 1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m de radio), dentro de los cuales se obtuvieron las métricas de composición y estructura del paisaje y de estructura y composición de la clase bosque (Figura 3 y Cuadro 1).

La estructura del paisaje se estudió con la ayuda de métricas ampliamente usadas en la ecología de paisaje, calculadas con el programa Fragstats 3.3 (McGarigal y Marks 1995). Las métricas se obtuvieron a nivel de paisaje y a nivel de clase, para este último tomando en cuenta únicamente el uso de suelo reconocido como bosque. Para la metodología aquí

expuesta en donde cada paisaje a cada escala está determinado por un buffer alrededor de las parcelas muestreadas, no tiene sentido obtener métricas a nivel de parche ya que aquellos parches de bosque más grandes que el área del paisaje establecido, es decir que continúen más allá del perímetro del buffer, presentarán modificaciones concernientes a su forma y a otras variables de estructura al ser modificados por el borde circular del paisaje.

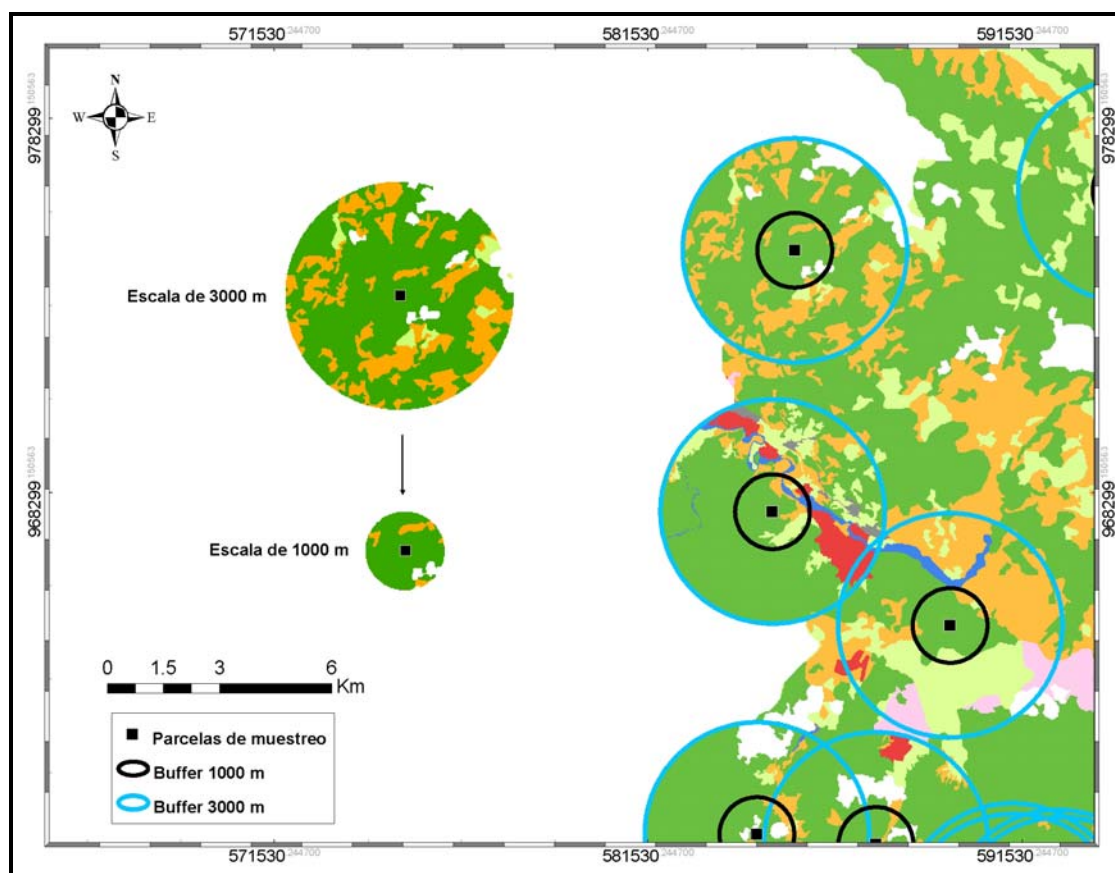


Figura 3. Ejemplo de caracterización del paisaje a diferentes escalas (3000 y 1000 m) alrededor de las parcelas de muestreo de la vegetación. Para cada una de las parcelas se hizo una caracterización a 6 escalas diferentes desde los 500 a los 3000 m en intervalos de 500 m.

La obtención de las métricas se hizo bajo el supuesto de la regla de ocho, la cual determina que los parches se forman por la unión de píxeles de la misma categoría cuando un píxel de esa categoría dada está unido a otro píxel de esa misma categoría si toca cualquiera de los lados o esquinas diagonales de éste (Turner et al. 2001).

Cuadro 1. Métricas calculadas para la clase bosque y a nivel de todo el paisaje en cada una de las escalas determinadas para el estudio, según McGarigal y Marks (1995).

Métricas	Código	Rango	Descripción
Nivel de clase:			
Bosque			
Composición			
Porcentaje del paisaje	PLAND	$0 < \text{PLAND} \leq 100$	Cuantifica la abundancia proporcional de bosque. Se acerca a 0 cuando el bosque se vuelve más raro en el paisaje, y a 100 cuando el paisaje entero consiste de un solo parche de bosque.
Estructura			
Densidad de parches	PD		Expresa el número de parches por unidad de área facilitando la comparación entre paisajes de tamaño variable. Se mide como número de parches por 100 ha.
Distancia euclídea promedio al vecino más cercano	ENN_MN	$\text{ENN} > 0$, sin límite	Cuantifica el aislamiento. Distancia en línea recta más corta entre el parche focal y su vecino más cercano de la misma clase. Para la clase bosque es el promedio de la ENN de todos los parches de bosque presentes en cada paisaje. Se acerca a 0 cuando la distancia decrece; el límite superior está restringido por el área del paisaje.
Porcentaje de adyacencias iguales	PLADJ	$0 \leq \text{PLADJ} \leq 100$	Grado de agregación del bosque. Medida de contagio específico de una clase. Es el porcentaje de adyacencias de celda del mismo tipo de parche para un tipo de parche dado. Iguala a 0 cuando el bosque está desagregado de manera máxima (cada celda es un tipo de parche diferente) y no hay adyacencias del mismo tipo. Aumenta conforme el tipo de parche correspondiente se vuelve cada vez más agregado de manera que la proporción de adyacencias iguales aumenta; $\text{PLADJ} = 100$ cuando el paisaje consiste de un solo parche, todas las adyacencia son entre la misma clase, y el paisaje contiene un borde compuesto en su totalidad por la misma clase, existiendo una dispersión mínima.
Nivel de paisaje			
Estructura			
Densidad de parches	PD		Igual que en el nivel de clase, únicamente medida para todo el paisaje.
Contagio	CONTAG	$0 < \text{CONTAG} \leq 100$	Medida de dispersión. Niveles bajos de dispersión de tipo de parche (es decir, alta proporción de adyacencias iguales) dan lugar a contagio elevado y viceversa. Cuando una sola clase ocupa un gran porcentaje del paisaje el contagio es alto y viceversa. Se acerca a 0 cuando el bosque está máximamente desagregado (cada celda es un tipo de parche diferente). $\text{CONTAG} = 100$ cuando todos los tipos de parche están agregados de manera máxima, es decir cuando el paisaje consiste de un solo parche.
Composición			
Riqueza de parches	PR	$\text{PR} \geq 1$, sin límite	Es la medida más simple de composición del paisaje, definida como el número de tipos de parche en el paisaje, sin reflejar las abundancias relativas de los tipos de parche.
Índice de diversidad de Shannon	SHDI	$\text{SHDI} \geq 0$, sin límite	Medida de diversidad muy usada en ecología de comunidades aplicada a paisaje; es más sensible a tipos de parches raros que el índice de diversidad de Simpson. $\text{SHDI} = 0$ cuando el paisaje contiene un solo parche (es decir, no hay diversidad), e incrementa conforme el número de diferentes tipos de parche aumenta (riqueza) y/o la distribución proporcional de área entre parches se vuelve más equitativa
Índice de equidad de Shannon	SHEI	$0 \leq \text{SHEI} \leq 1$	Se expresa de tal manera que una distribución de área equitativa entre tipos de parches resulta en la equidad máxima. La equidad es el complemento de la dominancia. $\text{SHDI} = 0$ cuando el paisaje contiene solo un parche (es decir, no hay diversidad) y se acerca a 0 conforme la distribución de área entre los diferentes tipos de parche se vuelve cada vez menos equitativa (es decir, dominada por un tipo). $\text{SHDI} = 1$ cuando la distribución de área entre tipos de parche es perfectamente equitativa (es decir, la abundancias proporcionales son las mismas).

3.3 Análisis de datos

3.3.1 Correlación espacial de las variables que caracterizan a la vegetación

La sospecha de falta de independencia entre las variables de respuesta de la vegetación (diversidad y estructura) medidas a lo largo del paisaje, se examinó evaluando su nivel de autocorrelación espacial mediante correlogramas de Mantel y la estimación del índice de Moran.

Para la obtención de los correlogramas, se construyó una matriz de distancia euclídea para cada variable de respuesta de la vegetación y para la variable de distancia geográfica entre parcela (obtenida de las coordenadas XY de las parcelas de muestreo), a partir de la cual también se obtuvieron las clases de distancia para la construcción de los correlogramas. La obtención de los correlogramas de Mantel se realizó a través del programa Passage v.2 (beta) (Rosenberg 2009).

El valor de coeficiente de Moran se obtuvo a través de una herramienta de estadística espacial del programa ArcMap 9.2 TM. Ésta, a través del cálculo del índice de Moran mide la autocorrelación espacial de una característica o variable con base tanto en su ubicación como en sus valores, evaluando si el patrón expresado de la variable en el espacio es agrupado, disperso o aleatorio, y otorgando la significancia estadística del patrón. Un valor del índice de Moran cercano a +1.0 indica agrupación, y un valor cercano a -1.0 indica dispersión. El valor esperado del estadístico de Moran es igual a $-1/(n-1)$, en donde n es el número de muestras (Hernandez-Stefanoni 2005, Rosenberg 2009), y representa el valor esperado para la ausencia de autocorrelación (hipótesis nula que indica la ausencia de patrón espacial).

Ambas pruebas ayudan a determinar la viabilidad para utilizar métodos estadísticos, como el análisis de regresión lineal, que asumen observaciones independientes y en donde la desviación de este supuesto puede resultar en declarar efecto significativo de una variable regresora cuando en realidad no hay (Legendre y Fortin 1989).

3.3.2 Correlación de las variables que caracterizan el paisaje a diferentes escalas

Debido a la sobreposición espacial que presentaron los buffer donde se calcularon las métricas de composición y estructura del paisaje (sobre todo en la escala por arriba de los 1500 m), es necesario explorar si la información que otorga una variable o métrica del paisaje es independiente de la información otorgada por la misma variable a escalas diferentes, sin caer en la redundancia por correlaciones derivadas por la sobreposición de los buffer. Para ello se realizó un análisis de correlación de *Spearman* entre el valor de las variables de estructura y composición del paisaje a su escala mínima (500 m) y su valor a las demás escalas (1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m).

3.3.3 Métricas de paisaje y su relación con la vegetación

Para determinar el efecto de la estructura y composición del paisaje sobre la riqueza, diversidad y estructura de la vegetación, a diferentes escalas, se realizaron modelos de regresión múltiple entre las métricas de paisaje obtenidas (Cuadro 1), como variables regresoras, y las variables de respuesta de la vegetación, en el software InfoStat (2007).

El modelo general de regresión puede escribirse de la siguiente manera:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \dots + \beta_p X_{ip} + \varepsilon_i \quad i=1, \dots, n$$

donde:

Y_i = variable dependiente o respuesta (riqueza, índice de diversidad, área basal)

β_0 = ordenada de origen (parámetro desconocido).

β_p = pendiente de la variable regresora p (variables de estructura y composición del paisaje).

X_p = variable regresora p (variables de estructura y composición del paisaje).

ε_i = error aleatorio que se supone $N(0, \sigma^2)$.

Se realizaron los modelos de regresión únicamente para aquellas variables de la vegetación que no presentaron autocorrelación espacial, es decir cuyos valores a lo largo del paisaje representan observaciones independientes, evitando así determinar la existencia de una relación de la vegetación con las variables del paisaje (regresoras) cuando realmente no la hay, obteniendo modelos predictivos de regresión múltiple estadísticamente sólidos y validos

Para la selección de las variables a incluir en el modelo final se utilizó primero un criterio de selección *stepwise*, que selecciona las variables regresoras presentes en el modelo a través de pruebas parciales de F eliminando o introduciendo variables en cada etapa de selección hasta que ya no puedan entrar ni salir regresoras con base en los valores de probabilidad usados para el ingreso y salida de variables; el análisis de regresión *stepwise* tiene la ventaja que reduce la multicolinealidad entre las variables explicatorias. Posteriormente se utilizaron criterios de selección como el r^2 ajustado, el cuadrado medio del error, y el criterio de predicción de Mallows, y otra técnica automática de selección llamada eliminación *backward*; el método *backward*, incluye en el modelo a todas las variables regresoras disponibles, y al contrario que *stepwise*, las va eliminando de una en una según su capacidad explicativa; este método supone eliminar las variables que están ocasionando colinealidad (combinación lineal entre variables) o inestabilidad en el modelo (Myers 1990). Las variables regresoras se transformaron en los casos necesarios, las variables de conteo como número de individuos y número de especies a través de una transformación de raíz cuadrada, y las variables continuas como índices de diversidad, dap y área basal con transformaciones logarítmicas (\ln).

Si alguna variable perteneciente al modelo final presentaba una relación de la pendiente (negativa o positiva) de carácter dudoso, se procedió a realizar modelos de regresión simples, para ver si el cambio de signo de la pendiente era producto de la combinación con otras variables, producto de valores extremos o producto de la relación real entre la variable respuesta y la variable regresora.

Como resultado final en cada modelo se presentaron las variables de estructura y composición del paisaje que en conjunto tienen un efecto importante sobre la riqueza, diversidad y estructura la vegetación presente en la red de conectividad.

Los modelos se construyeron a partir de todas las variables de paisaje a todas las escalas; mediante la revisión de las variables y su escala de medición en los modelos finales se intentó

determinar la escala apropiada a la que responden los patrones de diversidad y estructura de las comunidades de plantas. La revisión detallada del modelo y el peso de cada variable resalta la importancia de cierta(s) variable(s) o escala(s), a través de la proporción del cuadrado medio de una o de un conjunto de variables que aporten más del 50% en la explicación del modelo final.

4 Resultados

4.1 Riqueza y diversidad de especies de plantas

En las 37 parcelas de muestreo (9.25 ha) se registraron 1,365 individuos compuestos de 391 palmas y 974 árboles, representando 237 especies (8 especies de palmas y 229 de árboles), 149 géneros y 54 familias. Ocho individuos (0.58% del total de individuos medidos) se clasificaron como siete especies distintas únicamente por sus características morfológicas (morfoespecies); 33 fueron identificados hasta el nivel de género y 197 identificadas al nivel de especie.

A lo largo de la red de conectividad, en la parcela con mayor abundancia se registraron 81 individuos de árboles y palmas, contra 16 individuos en la parcela menos abundante. En cuanto al número de especies la parcela con mayor riqueza presentó 25 especies en contraste con la menos diversa que presentó únicamente 11 especies. En el cuadro 2 se muestran los rangos de los valores de variables de riqueza, diversidad, y estructura encontrados en la parcelas muestreadas a lo largo de la red.

Cuadro 2. Estadística descriptiva de las variables que caracterizan la vegetación de 37 parcelas (0.25 ha) de bosque en el paisaje donde esta ubicada la red de conectividad estudiada.

Variable	Media	Mínimo	Máximo
Árboles y Palmas			
Riqueza total	17.7 ± 0.65	11	25
Chao 1	37.1 ± 3.23	13	106
Shannon	2.5 ± 0.06	1.7	3.1
Número de individuos	36.9 ± 2.6	16	81
Área basal (m ²)	6.2 ± 0.35	2.7	12.9
Dap promedio (cm)	42.2 ± 1.54	25.6	58.4
Árboles			
Riqueza	16.2 ± 0.6	8	22
Número de individuos	26.3 ± 0.91	14	40
Área basal (m ²)	6.1 ± 0.35	2.4	12.8
Dap promedio (cm)	49.4 ± 0.99	40.2	66.3
Palmas			
Riqueza	1.3 ± 0.21	0	4
Número de individuos	10.6 ± 2.5	0	54
Área basal (m ²)	0.2 ± 0.05	0	1.0
Dap promedio (cm)	10.9 ± 1.41	0	47.5

4.2 Estructura espacial de la diversidad y estructura de la vegetación en el paisaje

El análisis de autocorrelación espacial a través del cálculo del Índice de Moran y su significancia estadística indicó que los atributos de diversidad de la vegetación correspondientes a la riqueza de especies total, el índice de diversidad de Shannon y el estimador Chao1, así como la riqueza de especies de árboles, presentaron patrones de distribución aleatorios (Anexo 1), sin que existan niveles significativos de autocorrelación en sus valores a lo largo del paisaje. La riqueza de palmas fue el único valor de diversidad que presentó un patrón agregado, infiriéndose que los valores de riqueza para estas especies son similares entre parcelas cercanas.

De las variables que miden la estructura de la vegetación únicamente el área basal total y las tres variables estructurales de los árboles (número de individuos, área basal y dap promedio) presentaron una distribución aleatoria en el paisaje (Anexo 1). La distribución del número de individuos de palmas en las parcelas y su área basal resultaron con un patrón muy agregado, consecuencia de su distribución diferencial a lo largo de la red. Las palmas se concentran en

bosques de bajura, de manera que un número importante de parcelas registran dos, uno o ningún individuo de palmas al estar ubicadas en elevaciones mayores, contrastando con parcelas con hasta 54 individuos medidos en la zona más al sureste de la red de conectividad. Esto afectó también el patrón total de número de individuos, área basal y dap promedio, los cuales presentaron también patrones de distribución agregados.

La ausencia de autocorrelación espacial entre las variables de diversidad y estructura de la vegetación medida en cada parcela también se apreció a diferentes clases de distancia en los corelogramas de Mantel (Anexo 2). Estos resultados nos permiten construir modelos predictivos de regresión múltiple sólidos y válidos para aquellas variables de riqueza, diversidad y estructura de la vegetación con valores independientes a lo largo del paisaje.

4.3 Descripción general del paisaje

El paisaje se compone de 1459 parches de 9 tipos de uso de suelo, con un área promedio de 77.7 ha y una alta desviación estándar que indica la presencia de parches de tamaños muy distintos y alejados del tamaño promedio. El grado de contagio es medio y el porcentaje de adyacencias alto, indicando que el paisaje no presenta un grado muy alto de dispersión y que en general los tipos de parche presentan más adyacencias a parches de su mismo tipo que a otros de clases distintas (Cuadro 3).

El paisaje está dominado por bosque (44.7% del área total) y parches de pastos (23.9%), charrales (13.7%) y café (13.6%), que junto con parches de otros seis tipos de uso de suelo en menor proporción crean la configuración heterogénea actual (Figura 2, Cuadro 4). Las tres grandes áreas de bosque en el paisaje se encuentran en el límite noreste de la red, en la Zona Protectora de Las Tablas y la finca privada Las Alturas de Cotón, en la zona de en medio dentro de la Reserva Indígena Guaymí de Coto Brus y la Fila Costeña del Sur, y en la zona más al sureste un área grande de bosque repartida entre el Parque Nacional Piedras Blancas, el Refugio de Vida Silvestre Donald Peter Hayes y el Refugio de Vida Silvestre Golfito, y la zona al norte límite con estos (Figura 2).

Cuadro 3. Características de composición y estructura del paisaje en el que se ubican las parcelas de vegetación y la red de conectividad estudiada.

Métrica	Valor
Área total (ha)	114,777.30
Número de parches	1,459
Área promedio de parche (ha)	77.7 ± 645.3
Riqueza de parches	9
Índice de diversidad de Shannon	1.4
Índice de equidad de Shannon	0.6
Promedio de la distancia al vecino más cercano (m)	292.1 ± 884.4
Contagio (%)	61.8
Adyacencias iguales (%)	94

La zona ubicada entre la Zona Protectora Las Tablas y la Reserva Indígena Guaymí de Coto Brus es un área de amplia extensión muy fragmentada por parches de cultivo de café, en las zonas de mayor altura, y por parches de pastos y charrales, en las zonas más bajas. La zona más al sureste después de la Fila Costeña del sur, se encuentra fragmentada más que todo por charrales y palma de aceite, sin la existencia del cultivo de café y una proporción menor de pastos, manteniendo al igual que la fila costeña una mayor cantidad de bosque que otros usos de suelo (Figura 2).

En toda el área el mayor número de parches corresponden a los pastos, seguidos por el número de parches de charrales, bosque y café, de acuerdo a su alta proporción en el paisaje; sin embargo, los charrales y los pastos presentan áreas promedio de parche por debajo de la media general y muy por debajo del promedio de área de los parches de bosque (Cuadro 4). La palma de aceite de mayor proporción en el paisaje que los usos de suelo restantes, como cultivos anuales, cuerpos de agua e infraestructura, está repartida en un menor número de parches pero con áreas promedio grandes muy cercanas a la media general en todo el paisaje, al igual que el tamaño promedio de los parches de café. Los manglares se reparten únicamente en dos parches pequeños ubicados en la zona de Golfito.

Cuadro 4. Características de estructura y composición de las clases que conforman el paisaje en el que se ubica la red de conectividad. CA: área de clase, PLAND: porcentaje del paisaje, NP: número de parches, AREA_MN: área promedio \pm desviación Estándar, ENN: Distancia euclídea promedio al vecino más cercano \pm desviación estándar, PLADJ: Porcentaje de adyacencia iguales.

Clase Variables	CA	PLAND	NP	AREA_MN (\pm DE)	ENN_MN (\pm DE)	PLADJ
Bosque	51342.3	44.7	319	160.9 \pm 1251.8	201.6 \pm 166.5	95.9
Pastos	27436.1	23.9	446	61.5 \pm 366.3	249.5 \pm 299.8	92.9
Charrales	15689.7	13.7	398	39.4 \pm 1 69.4	211.8 \pm 248.5	90.2
Café	15568.8	13.6	203	76.7 \pm 3 99.9	210.2 \pm 313.9	93.4
Palma de aceite	1307.9	1.1	18	72.7 \pm 163.2	914.9 \pm 1659.3	94.3
Cultivos anuales	793.5	0.7	17	46.7 \pm 75.3	877.3 \pm 2086.8	93.4
Cuerpos de agua	720.7	0.6	26	27.7 \pm 101.9	530.9 \pm 1586.2	92.7
Infraestructura	507.7	0.4	30	16.9 \pm 35.6	1573.9 \pm 3262.0	87.6
Manglares y otros humedales	27.8	0.0	2	13.9 \pm 13.8	15598.9 \pm 0	85.2

4.4 Estructura espacial de las variables que caracterizan el paisaje

En general cada una de las variables utilizadas para caracterizar la composición y estructura del paisaje, mostró una tendencia a estar menos correlacionada entre si misma conforme aumentó la escala a la que fueron medidas. La correlación decae fuertemente entre la escala más pequeña, paisaje con un radio de 500 m, y la siguiente escala, paisaje caracterizado por un radio de 1000 m; la tendencia posterior en el declive difirió entre variables, en unas el coeficiente de correlación disminuye hasta estabilizarse sin cambio entre escalas, y en otras el coeficiente continua disminuyendo (Figuras 4 y 5); por ejemplo la variable estructura de densidad de parches (PD) y la variable de composición riqueza de parches (PR) comienzan a estabilizarse entre una escala de 1500 y 2000, intuyéndose que a partir de esas escalas sus valores no cambiaran mucho. El coeficiente de correlación para las variables de contagio y los índices de diversidad y equidad de Shannon, por el contrario, continúan disminuyendo hasta la escala más grande, indicando que no existe redundancia en la información proporcionada por las métricas a las distintas escalas.

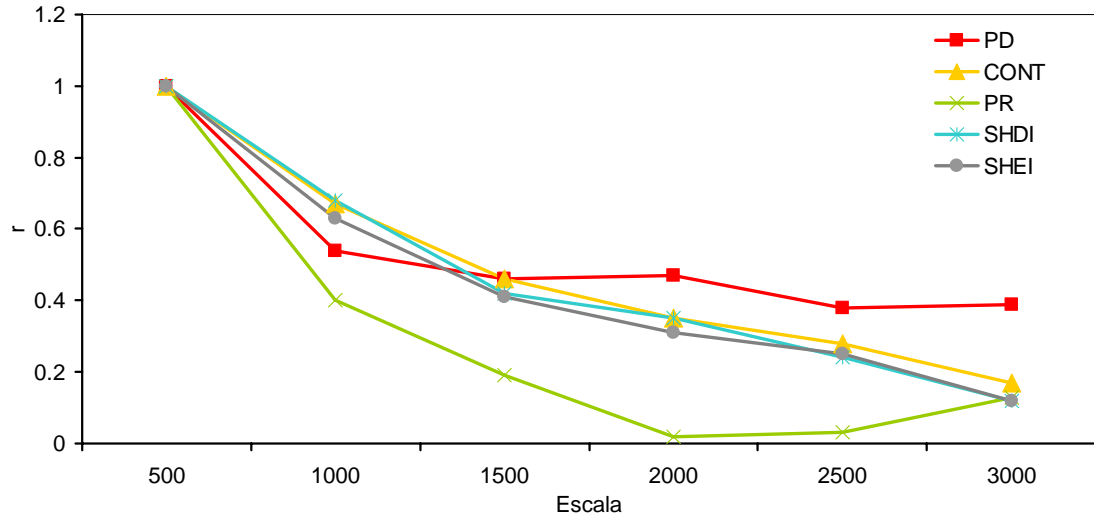


Figura 4. Coeficientes de correlación de Spearman producto de la correlación del valor de cada una de las variables de composición y estructura del paisaje medidas a una escala de 500 m contra el valor de las mismas variables medidas en distintas escalas (1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m).

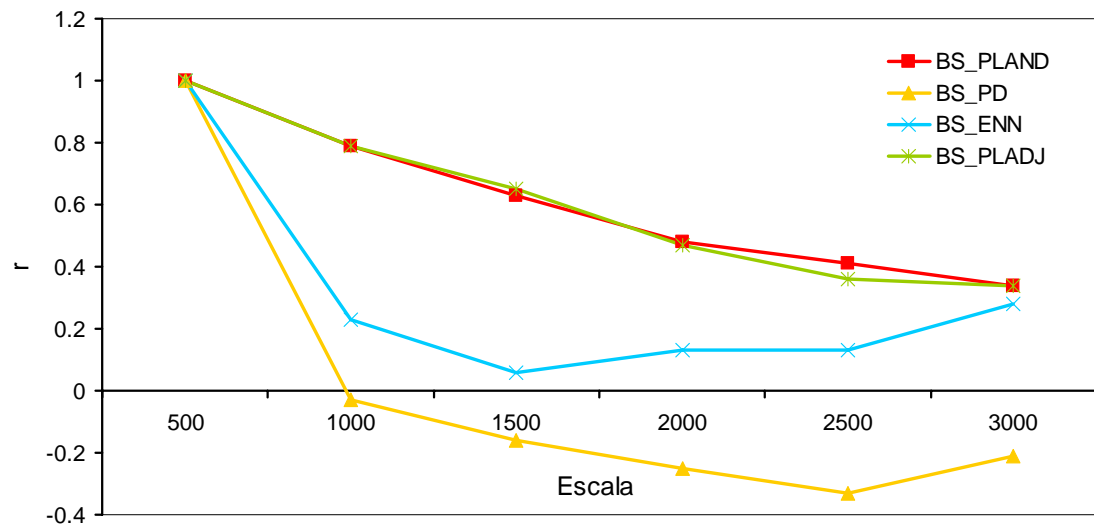


Figura 5. Coeficientes de correlación de Spearman producto de la correlación del valor de cada una de las variables de composición y estructura del bosque medidas a una escala de 500 m contra el valor de las mismas variables medidas en distintas escalas (1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m).

Para el caso de las variables que caracterizan al bosque presente en el paisaje a diferentes escalas sucede algo similar. La correlación de los valores del porcentaje de bosque, el porcentaje de adyacencias iguales y la densidad de parches medidos a escalas pequeñas con los valores de los mismos medidos a escalas más grandes, disminuye conforme la escala se

aumenta. La variable de la distancia euclídea al vecino más cercano se estabiliza a partir de los 1500 m, indicando que los valores obtenidos a escalas mayores podrían ser similares.

4.5 Respuesta de la vegetación a la estructura y composición del paisaje: ¿qué dicen los modelos de regresión?

4.5.1 Respuestas generales

Los modelos de regresión múltiple se realizaron sólo para aquellas variables medidas de la vegetación que presentaron independencia espacial, la riqueza, el índice de diversidad de Shannon y el estimador de riqueza Chao 1 para el total de especies, así como las variables de estructura de número de árboles, área basal y dap promedio de árboles por parcela. Quedaron excluidas las variables de diversidad y estructura de las palmas, así como las variables de estructura que toman en cuenta a los árboles y palmas juntos. Los modelos mostraron que la vegetación se relacionó con seis métricas, de un total de 12 métricas medidas, tanto a nivel de paisaje como a nivel de la clase bosque (Cuadro 5). Además, estas respuestas se observaron a múltiples escalas, desde las más pequeñas con paisajes de radio de 500 m hasta paisajes con radios de 3000 m, y únicamente la escala a 2000 m no presentó relación alguna con las variables que caracterizan la vegetación. A continuación se hablará de escalas de 500 m, 1000 m, 2000 m, 2500 m y 3000 m en referencia a los paisajes de diferente extensión en los que fueron obtenidas las métricas.

En general la vegetación respondió de manera muy similar a las diferentes escalas de medición de las métricas, en proporciones iguales a las variables medidas para todo el paisaje y a las medidas para la clase bosque. La vegetación respondió más a variables estructurales que a variables de composición del paisaje, entre ellas particularmente a la densidad de parches presentes en todo el paisaje y al aislamiento de los parches de bosque, este último medido a través de la distancia al vecino más cercano de bosque; y en menor medida a otras variables de estructura asociadas a la dispersión del paisaje y del bosque, como son el grado de contagio y la proporción de adyacencias iguales del bosque, y a la densidad de parches de bosque (Cuadro 5). De las métricas que caracterizan la composición del paisaje únicamente la riqueza de parches en el paisaje estuvo relacionada con la vegetación.

Cuadro 5. Resumen de frecuencias de la respuesta de la diversidad y estructura de la vegetación (árboles ≥ 30 cm de dap y palmas ≥ 10 cm dap) a las variables que caracterizan la estructura y composición del paisaje a diferentes escalas, en el área de influencia de la red de conectividad estudiada (PR: riqueza de parches, PD: densidad de parches, CONT: contagio, BS_PLADJ: número de adyacencias iguales, BS_PD: densidad de parches de bosque, BS_ENN: distancia al vecino más cercano de bosque).

	Respuesta general	Respuesta de la diversidad	Respuesta de la estructura	Respuesta de árboles y palmas juntos	Respuesta de árboles
Escala					
500	3	0	3	0	3
1000	3	3	0	2	1
1500	2	2	0	1	1
2000	0	0	0	0	0
2500	3	2	1	2	1
3000	3	2	1	2	1
Métricas					
Bosque	7	5	2	3	4
Paisaje	7	4	3	4	3
Métricas de composición					
PR	2	2	0	2	0
Métricas de estructura					
BS_ENN	3	3	0	2	1
BS_PD	2	1	1	0	2
BS_PLADJ	2	1	1	1	1
PD	3	1	2	1	2
CONT	2	1	1	1	1

La diversidad y la estructura de la vegetación respondieron a escalas de medición distintas, la primera respondió con mayor frecuencia a escalas iguales o mayores a los 1500 m, y la segunda a escalas menores, en particular a la escala de 500 m (Cuadro 5). En proporción ambas características de la vegetación respondieron de manera similar a las métricas que caracterizan a todo el paisaje y a aquellas que caracterizan únicamente a al clase bosque, aunque la diversidad respondió un mayor número de veces a las métricas del bosque que la estructura de la vegetación. Además, se observaron diferencias en la respuesta de la diversidad y estructura de la vegetación a las métricas estructurales y de composición del paisaje. Así por ejemplo, la diversidad respondió más al aislamiento del bosque y a la riqueza de parches en el paisaje, mientras que la estructura de la vegetación más a la densidad de parches en el paisaje (Cuadro 5).

Cuando se midió la diversidad total de la vegetación (árboles y palmas juntos) ésta respondió mejor a escalas grandes, en particular a las escala de 2500 y 3000 m, mientras que la respuesta de la estructura y diversidad de los árboles fue con mayor frecuencia a escalas más pequeñas (Cuadro 5). La diversidad total de la vegetación respondió más a la riqueza de parches en el paisaje y al aislamiento de los parches de bosque, mientras que la diversidad y estructura de los árboles respondieron más frecuentemente a la densidad de parches de bosque y la densidad de parches total en todo el paisaje (Cuadro 5).

4.5.2 Modelos de regresión múltiple

A continuación se muestran los modelos regresión múltiple para cada una de las variables que caracterizaron a la vegetación en la red de conectividad. En general los modelos se ajustaron mejor para las variables de riqueza y diversidad, que para las variables que miden la estructura de la vegetación.

El modelo de mejor ajuste para la relación de la riqueza de especies con las características del paisaje ($R^2 = 0.33$) incluyó la distancia al vecino más cercano para la clase bosque (una medida de aislamiento) a la escala de 2500 m con una relación negativa, y el índice de contagio del paisaje a una escala de 1000 con una relación positiva (Cuadro 6). Por otro lado, el modelo que mejor explicó la varianza del estimador de riqueza total Chao1 ($R^2 = 0.38$) incluyó la distancia al vecino más cercano para la clase bosque a una escala de 3000 m y la riqueza y la densidad de parches en el paisaje, a 3000 y 2500 m respectivamente. La distancia al vecino más cercano de bosque y la densidad de parches se relacionaron negativamente con la diversidad, mientras que la riqueza de parches lo hizo positivamente.

Las variables del modelo más ajustado para el índice diversidad de Shannon ($R^2 = 0.13$) fueron la riqueza de parches del paisaje medida a 1500 m, con una relación positiva, el porcentaje de adyacencias iguales de bosque medido a 1000 m, con una relación negativa; sin embargo ninguna de ellas presentó un nivel de significancia adecuado (≤ 0.05). Por último, la variable con el mayor peso en el modelo que explicó la riqueza de árboles ($R^2 = 0.16$) fue la distancia al vecino más cercano a 1000 m, con una relación positiva, seguida de la densidad de parches de bosque a 1500 m, con una relación negativa.

Cuadro 6. Modelos de regresión múltiple entre las métricas de paisaje y las medidas de riqueza y diversidad de plantas. Se observan los coeficientes de determinación (ECMP: error cuadrático medio de predicción, AIC: criterio de información de Akaike), y las métricas que explican la riqueza y diversidad de plantas (%SC: porcentaje de la suma de cuadrados, p : probabilidad de la variable en el modelo).

Variable dependiente	Riqueza total			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.33	0.29	0.2	42.93
Modelo	Variable regresora	Relación	p	%SC
	C2500_BS_ENN	-	0.0096	14.83
	C1000_CONT	+	0.0132	13.51

Variable dependiente	Chao total			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.38	0.32	1.79	124.55
Modelo	Variable regresora	Relación	P	%SC
	C3000_BS_ENN	-	0.0007	14.13
	C3000_PR	+	0.002	8.97
	C2500_PD	-	0.0021	7.44

Variable dependiente	H total			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.13	0.08	0.13	28.29
Modelo	Variable regresora	Relación	p	%SC
	C1000_BS_PLADJ	-	0.0718	8.8
	C1500_PR	+	0.1376	5.8

Variable dependiente	Riqueza de árboles			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.16	0.11	0.23	49.86
Modelo	Variable regresora	Relación	p	%SC
	C1000_BS_ENN	+	0.0174	15.39
	C1500_BS_PD	-	0.0923	7.38

En cuanto a los modelos que explican las variables de estructura de la vegetación, el área basal de los árboles estuvo explicada positivamente por la densidad de parches a la escala de 500 m ($R^2 = 0.17$). El mejor modelo para explicar el número de individuos de árboles por área ($R^2 = 0.23$), incluyó el número de adyacencias iguales a la escala de 3,000 m, la densidad de parches de bosque a 500 m y el nivel de contagio del paisaje a 2,500, sin embargo estas dos últimas

variables regresoras no presentaron relaciones significativas (Cuadro 7). El número de adyacencias iguales de bosque presentó una relación negativa. Por último, el dap de los árboles (≥ 30 cm de dap), según el modelo de regresión obtenido, estuvo explicado positivamente por la densidad de parches medida a la escala más pequeña (500 m), que explicó el 27.5% de la variación de esta variable estructural (Cuadro 7).

Cuadro 7. Modelos de regresión múltiple entre las métricas de paisaje y las medidas de estructura de la vegetación. Se observan los coeficientes de determinación (ECMP: error cuadrático medio de predicción), y las métricas que explican la riqueza y diversidad de plantas (%SC: porcentaje de la suma de cuadrados, p : probabilidad de la variable en el modelo).

Variable dependiente	AB árboles			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.17	0.15	0.11	23.55
Modelo	Variable regresora	Relación	p	%SC
	C500_PD	+	0.0105	17.34

Variable dependiente	N árboles			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.23	0.16	0.32	60.59
Modelo	Variable regresora	Relación	p	%SC
	C3000_BS_PLADJ	-	0.0222	13.4
	C500_BS_PD	-	0.0746	7.9
	C2500_CONT	+	0.1027	6.6

Variable dependiente	dap árboles			
Coefficientes de determinación	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC
	0.28	0.26	0.01	-59.76
Modelo	Variable regresora	Relación	p	%SC
	C500_PD	+	0.0008	27.45

5 Discusión

Según el porcentaje de bosque presente, el paisaje que abarca la red de conectividad puede ser considerado como un paisaje fragmentado al conservar más del 40% del bosque natural, dentro de la categoría entre el 10 y 60% propuesta por McIntyre y Hobbs (1999). En general el paisaje, según el índice de contagio obtenido, presenta un nivel de agregación alto, y se puede hablar de un paisaje que contiene parches grandes y contiguos bien diferenciados de los

parches de otras clases, apoyado también por el porcentaje de adyacencias iguales que presentaron las clases mejor representadas en el paisaje, las cuales tienen distancias similares entre parches de su mismo tipo. A pesar de su condición de fragmentación actual los bosques presentaron el tamaño promedio de parche más grande, un nivel de baja fragmentación, dado por la medición de adyacencias iguales, y fueron la clase con menos aislamiento en el paisaje al presentar las distancias más cortas entre parches de su misma clase. Aunado a lo anterior, se sabe que la diversidad de especies que conserva la red es relativamente alta y que existe un recambio importante de especies (Chain *in press*), lo cual resalta la importancia de la implementación de estrategias de conservación en la red.

Los análisis de regresión múltiple realizados, como en otros estudios (Hill y Curran 2003, Hernández-Stefanoni 2005, Michalski et ál. 2007, Galanes y Thomlinson 2009), permitieron encontrar relaciones entre la vegetación y el paisaje que las circunda. En particular los análisis para probar la independencia de las variables medidas de la vegetación y los análisis que prueban que no existe redundancia en la información proporcionada por las métricas de paisaje a diferentes escalas, permiten concluir que las relaciones encontradas entre la vegetación y el paisaje son robustas, sin que haya confundimiento en la respuesta de la vegetación a las variables o métricas medidas a nivel de todo el paisaje y del bosque.

Al igual que en otros trabajos (Metzger 1997, Metzger 2000, Ospina y Cardona 2005, Galanes y Thomlinson 2009) el arreglo espacial del paisaje y del bosque fue más significativo para explicar las variaciones en la diversidad de especies que las métricas relacionadas con la composición de los mismos, y únicamente la riqueza de parches indicó la importancia de la heterogeneidad y calidad de hábitat del paisaje sobre la diversidad de plantas. Entre las métricas de la configuración espacial del paisaje resaltan el aislamiento de los parches de bosque y la densidad de los mismos, la primera mide tanto la dispersión como la entremezcla de diferentes tipos de parches, y la segunda el grado de fragmentación del paisaje en general. De esta manera en paisajes donde los parches de bosque presentes están más aislados se esperaría una menor diversidad de especies, al igual que en paisajes en donde el número de parches es mayor y estos están más dispersos, cambiando más rápido de un tipo de hábitat a otro. La relación negativa entre la diversidad de la vegetación y el aislamiento del bosque y la fragmentación del paisaje ha sido encontrada por otros estudios como el de Metzger (1997) y Hernández-Stefanoni (2005). La relación positiva no esperada encontrada entre la distancia al

vecino más cercano de bosque a 1000 m, y la diversidad de especies de árboles se explica porque a esa escala los paisajes estudiados en su mayoría estuvieron compuestos por un solo parche de bosque. Lo anterior se debe a que en el paisaje aún encontramos parches de bosque de tamaños considerables y al delimitar los paisajes a diferentes escalas el bosque cubre una gran proporción de estos, teniendo medidas similares de diversidad de árboles relacionadas con medidas diferentes de su estructura.

La diversidad de especies en la red respondió a la estructura y composición del paisaje de manera similar a todas las escalas por arriba de los 500 m; la múltiple respuesta a diferentes escalas podría explicarse por los diferentes requerimientos de las especies de árboles y palmas, en particular a su capacidad de dispersión o características ambientales para su establecimiento y crecimiento, como es sugerido por otros estudios (Miller y Curran 2003, Michalski et ál. 2007, Metzger 2000). De esta manera, aunque hay una tendencia responder a escalas relativamente grandes no parece existir una escala apropiada a la cual la comunidad de plantas responda al paisaje.

La dificultad para encontrar una relación con la riqueza y estructura de las palmas reside en que éstas presentan un patrón de distribución espacial a lo largo del área de estudio, en un gradiente altitudinal, sobre el que se encuentra la red de conectividad (Chain *in press*). En efecto, se ha encontrado que la abundancia de las palmas es mayor en los bosques de bajura, que presentan características de suelo y clima distintos, ubicados más al sureste de la red. De esta manera, como las palmas estuvieron ausentes de muchos sitios de muestreo, o presentaron valores muy bajos de abundancia y riqueza, no se exploró su relación el paisaje circundante, como sugiere Holland (2004).

La estructura de la vegetación medida por la abundancia de individuos, el área basal y su dap promedio en cada parcela, respondió únicamente a la estructura espacial del paisaje. El área basal de árboles y el dap promedio por parcela estuvo relacionada positivamente con la densidad de parches a 500 m, indicando que la biomasa aumenta conforme aumenta el número de parches por unidad de área. Esta es una relación no esperada con base en la idea de que a mayor fragmentación del hábitat se perderían árboles grandes característicos de bosques bien conservados, y pueden existir varias explicaciones a la misma. Primero que el grado de fragmentación del paisaje a través del número de parches se está midiendo en función de otros

usos de suelo diferentes al bosque, pues en general a las diferentes escalas utilizadas los paisajes se encuentran dominados por un solo parche de bosque de gran tamaño rodeado de parches pequeños de otros usos; de esta manera aunque aumente el número de parches no necesariamente significa que el bosque se está fragmentando, manteniéndose constante o aumentando por la proporción de biomasa del bosque con respecto al aumento del número de parches de otros usos en el paisaje. Otra explicación a la relación encontrada puede ser la medición sesgada de árboles grandes (≥ 30 cm de dap), y/o, por otro lado, que el proceso de fragmentación de estos bosques sea relativamente nuevo sin que haya afectado todavía la estructura de los mismos, hasta hace poco muy bien conservados y/o con historias de intervenciones mínimas o seleccionadas. Por otro lado, la respuesta de esta variable estructural de la vegetación a una sola escala, indica que la densidad de parches, como medida de fragmentación del paisaje, presenta valores similares a lo largo de las diferentes escalas de medición, otorgando la misma información conforme se cambia de escala, como fue ya demostrado en el análisis de la correlación de las métricas a través de las diferentes escalas.

El número de árboles por unidad de área fue mejor explicado por el número de adyacencias iguales de bosque, una medida del contagio de la clase bosque, o de la dispersión del mismo. A medida que aumenta el número de adyacencias iguales, es decir, la dispersión disminuye, disminuye el número de individuos de árboles, indicando que los parches de bosque tendrían una densidad menor conforme se aumenta su tamaño y disminuye su aislamiento. Esto concuerda con la idea de que los bosques conservados o de áreas núcleo presentan una densidad de individuos menor a bosque secundarios o en procesos de regeneración o pertenecientes al borde característicos de fragmentos de bosque más pequeños y aislados (Brokaw 2002).

La proporción de bosque presente en la red parece mantener bien la alta diversidad de plantas encontrada (Chain *in press*), sin embargo la diversidad vegetal presente en los parches remanentes, sobre todo en los más pequeños, está amenazada por el aislamiento y aumento en la dispersión de los mismos, como consecuencia del cambio de uso de suelo; en particular resalta la amenaza sobre las áreas protegidas de bosque por la expansión de cultivos intensivos como es la palma africana en la zona sur de la red, las cuales están cada vez más aisladas y presentan un alto contraste entre los usos de suelo que la rodean.

El muestreo de la vegetación es otro factor que seguramente afecta las relaciones encontradas; con un muestreo en parcelas más grandes y abarcando un mayor intervalo de diámetros de los individuos de árboles, las relaciones del paisaje con la vegetación podrían resaltar otras características del paisaje que expliquen estos patrones, en particular aquellas relacionadas con la estructura de los bosques, pudiendo realizar por ejemplo un análisis de la relación de la configuración del paisaje con el número y frecuencia de clases diamétricas, relacionada con la estructura horizontal de los bosques.

Por último, la importancia de la inclusión de grupos funcionales, por ejemplo según su capacidad de dispersión o densidad de madera, relacionadas con la capacidad de respuesta de las especies al disturbio (Cornelissen et ál. 2003), no debe dejarse pasar. Los análisis exploratorios particionados por gremios de plantas permitirían entender mejor la respuesta de las diferentes especies de plantas a la estructura del bosque y el paisaje, en particular con el grado de aislamiento.

6 Conclusiones

Este estudio sugiere que la estructura espacial del paisaje a diferentes escalas influye más sobre la diversidad y estructura de la vegetación, que las métricas de composición, relacionadas con la heterogeneidad o disponibilidad de hábitats en el paisaje.

La diversidad responde mejor a métricas relacionadas con el aislamiento y fragmentación del bosque y la riqueza de parches en el paisaje

La estructura responde únicamente a métricas relacionada con la estructura. La relación encontrada entre la biomasa de árboles y la estructura del paisaje no parecen indicar que ésta sea afectada por la fragmentación, mientras que la densidad de individuos sí.

No parece haber una escala emergente en la respuesta de la diversidad de la vegetación al paisaje que la circunda, lo cual sugiere que existe una variedad de respuestas asociadas a características funcionales diferenciales entre las especies, que el manejo de la biodiversidad en estos paisajes tropicales fragmentados no es una tarea fácil, y que la conservación de los bosque debe asentarse sobre la idea de conservación a escalas grandes, como es al caso de las

redes de conectividad y corredores biológicos, que protejan los bosque remanente a múltiples escalas.

Existe una proporción de la diversidad y estructura de la vegetación no explicada por los patrones de composición y estructura del paisaje, la cual seguramente está relacionada con gradientes edáficos y climáticos presentes a lo largo de la red de conectividad, distribuida en un rango altitudinal considerable.

Para posteriores trabajos se sugiere la inclusión de escalas más grandes para la evaluación de la relación entre la vegetación y el paisaje que la circunda, que permita determinar si la estructura y diversidad de la vegetación continua respondiendo a la disposición espacial de los elementos del paisaje o si su respuesta a la escala máxima determinada en este estudio es la escala a la que mejor responde la vegetación.

A la escala y resolución utilizada para el presente trabajo se registraron un total de 9 clases de uso de suelo. Un análisis de la relación entre la estructura y composición del paisaje y la diversidad y estructura de la vegetación que integre la disposición y proporción del resto de los hábitats presentes en el paisaje podría ayudar a encontrar otras relaciones que expliquen otra proporción de la estructura y diversidad de la vegetación; es decir, el entender si por ejemplo la presencia de alguna clase en especial se relaciona con la abundancia de individuos o el aumento o disminución de especies en los fragmentos de bosque que la rodean.

Este estudio representa un aporte más al conocimiento de la respuesta de la vegetación a distintas características de la composición y estructura del bosque y del paisaje en un área de conectividad entre dos zonas de relevancia para la conservación de la biodiversidad en la región Mesoamericana.

7 Bibliografía

Arroyo-Mora, JP; Sánchez-Azofeifaa, GA; Rivarda, B; Calvob, JC; Janzen, DH. 2005. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106: 27–39

Bennett, AG. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. UICN, San José, CR. 276 p.

- Begon, M; Townsend, CR; Harper, JL. 2006. Ecology : from individuals to ecosystems. 4a ed. Blackwell Science, Oxford.
- Berry, P. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In Guariguata, MR; Kattan, GH (eds.). Ecología y Conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. 83-96.
- Brokaw, N. 2002. La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical. En Guariguata, MR; Kattan, GH. (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR, Cartago, CR. Pp. 564-565.
- Burke, VJ. 2000. Landscape ecology and species conservation. *Landscape Ecology* 15: 1–3.
- Calderón, R; Boucher, T; Bryer, M; Sotomayor, L; Kappelle, M. 2004. Setting biodiversity conservation priorities in Central America: Action site selection for the development of a first portfolio. The Nature Conservancy, San José, CR. 32 p.
- Céspedes, M. 2006. Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 164 p.
- Céspedes, M; Finegan, B; Herrera-F, B. 2007. Propuesta de una red de ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas de la Península de Osa, Costa Rica. Edición 1. Boletín Técnico TNC-CATIE.
- Colwell, RK. 2007. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8. Guía de usuario y aplicación disponibles en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Dale, VH; King AW; Mann, LK; Washington, RA; McCord, RA. 1999. Assessing land-use impacts on natural resources. *Environmental Management* 22(2): 203–211.

- de Blois, S; Domon, G; Bouchard, A. 2002. Landscape issues in plant ecology. *Ecography* 25: 244–256.
- de Mendoza, L.H; Jiménez, JA. 1995. A country study of Costa Rica's biodiversity. In: Bissonette, J.A. (Ed.), P.R.Krausman *Integrating People and Wildlife for a Sustainable Future*. The Wildlife Society, Bethesda, MD, pp. 123–127. EN BIBLIOTECA
- Ernault, A; Tremauville, Y; Cellier, D; Margerie, P; Langlois, E; Alard, D. 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation* 127: 1-17.
- Farina, A. 2006. *Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape*. Springer. The Netherlands. 412 p.
- Galanes, IT; Thomlinson, JR. 2009. Relationships between spatial configuration of tropical forest patches and woody plant diversity in northeastern Puerto Rico. *Plant Ecology* 201:1, 101-113.
- Gascon, C; da Fonseca, GAB; Sechrest, W; Billmark, KA; Sanderson, J. 2004. Biodiversity conservation on deforested and fragmented tropical landscapes: an overview. En Schroth, G; da Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, H. L; Izac, A-N N. (eds). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Pp. 15-32.
- Goklany, IM 1998. Saving habitat and conserving biodiversity on a crowded planet. *BioScience* 48 (11): 941-953.
- Hernandez-Stefanoni, JL. 2005. Relationships between landscape patterns and species richness of trees, shrubs and vines in a tropical forest. *Plant Ecology* 179:53–65.
- Hill, JL; Curran, PJ. 2001. Species composition in fragmented forests: conservation implications of changing forest area. *Applied Geography* 21:157–174.
- Hill, JL; Curran, PJ. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30: 1391–1403.

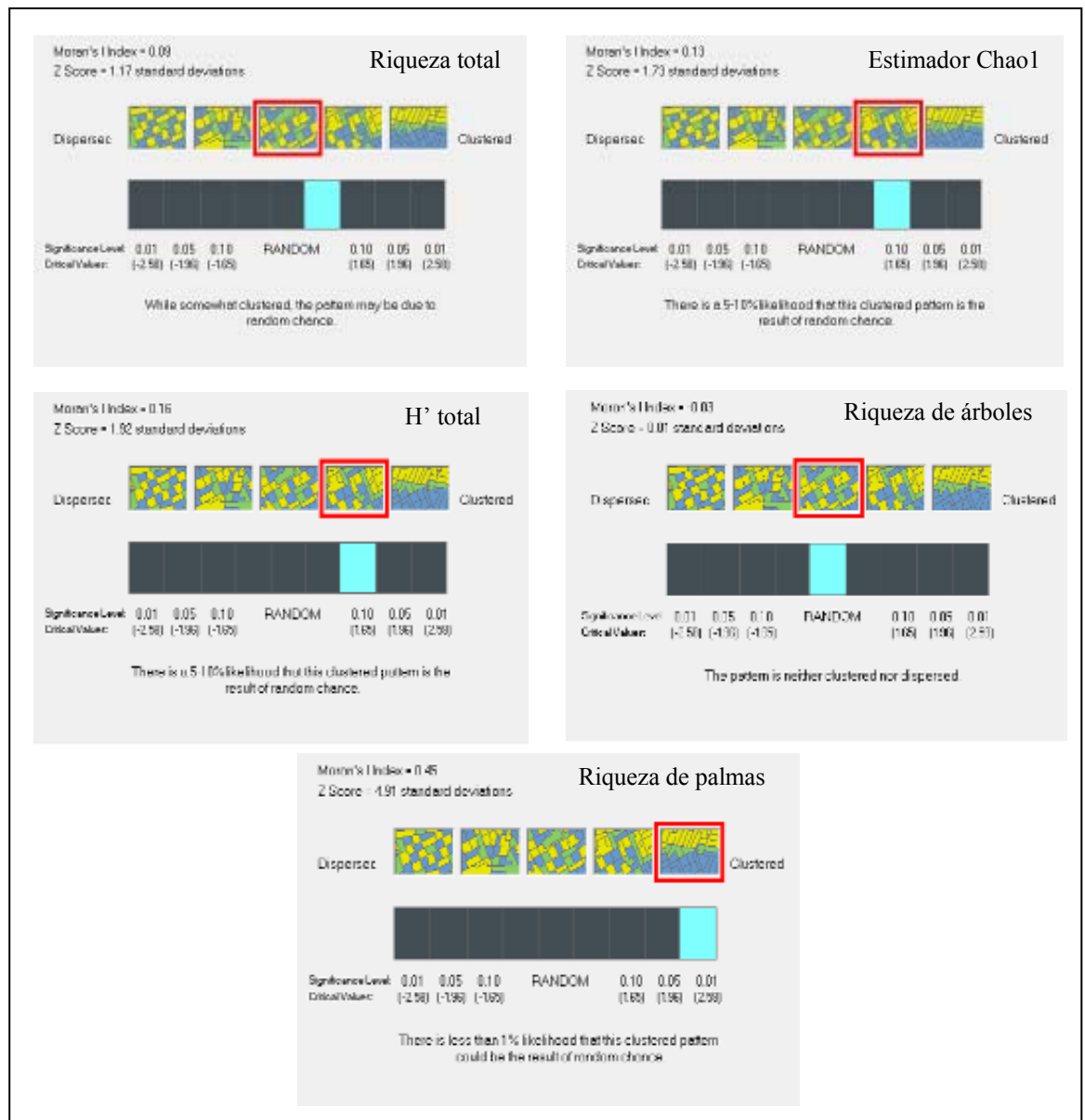
- Hobbs, R. 1997. Future landscapes and the future of landscape ecology. *Landscape and Urban Planning* 37: 1-9.
- Holland, JD; Bert, DG; Fahrig, L. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *BioScience* 54 (4): 227-233.
- InfoStat. 2007. InfoStat Versión 2007a. Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Kattan, GH. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En Guariguata, MR; Kattan, GH. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, CR. pp.561-590.
- Kohn, DD; Walsh, DM. 1994. Plant Species Richness--The Effect of Island Size and Habitat Diversity. *The Journal of Ecology*, 82 (2): 367-377.
- Laurance, WF. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91:109-117.
- Laurance, WF; Lovejoy, TE; Vasconcelos, HL; Bruna, EM; Didham, RK; Stouffer, PC; Gascon, C; Bierregaard, RO; Laurance, SG; Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16, 605-618.
- Legendre, P; Fortin, MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis, *Vegetatio* 80: 107-38.
- Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Serie Técnica, Manual Técnico No. 46. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 265 p.
- McGarigal, K; Marks, BJ. 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA For.Serv.Gen.Tech.Rep. PNW-351.

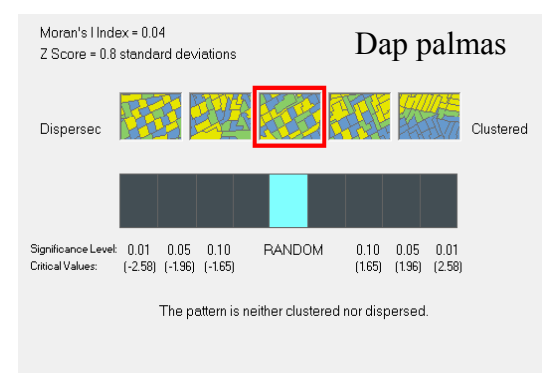
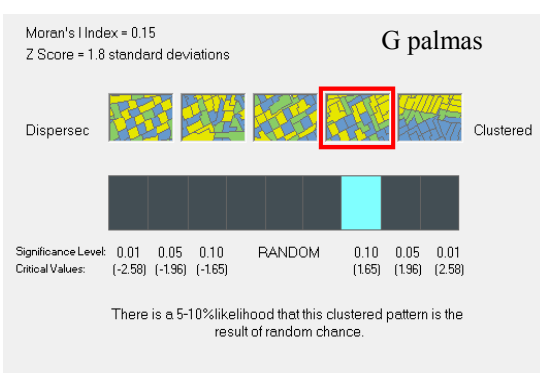
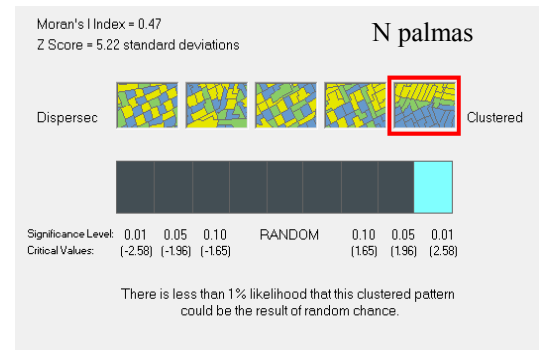
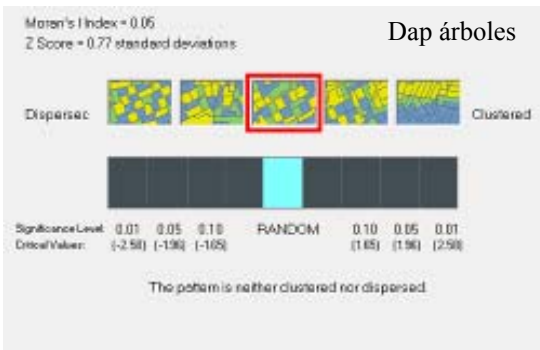
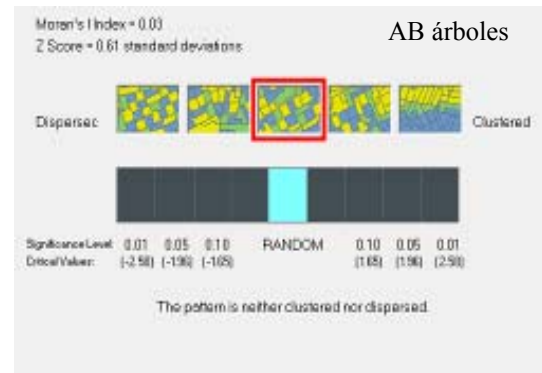
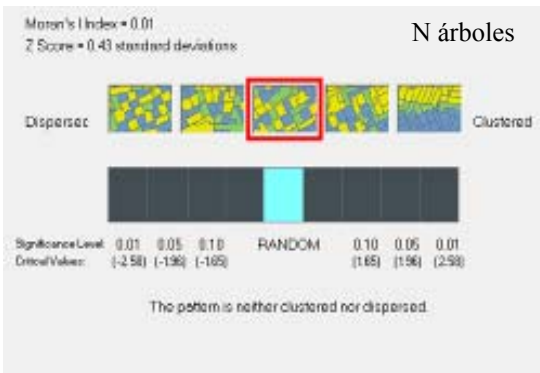
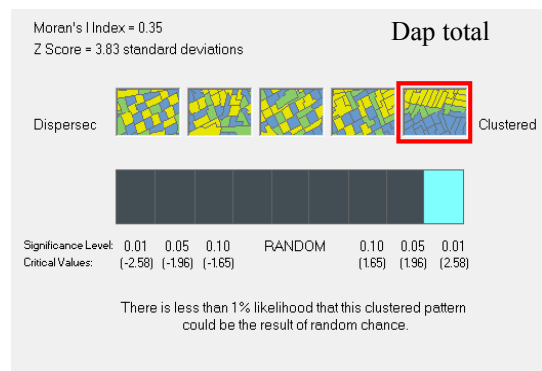
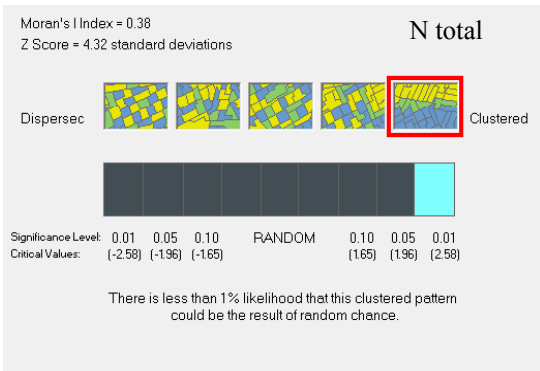
- McIntyre, S; Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13 (6): 1282-1292.
- Matteucci, SD; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. USA, OEA. 163 p.
- Metzger, JP. 1997. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil. *Landscape and Urban Planning* 37:29-35.
- Metzger, JP. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10(4): 1147-1 161.
- Michalski, F; Nishi, I; Peres, CA. 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39(6): 691–701.
- Moreno, CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza. 84 p.
- Myers, RH. 1990. Classical and modern regresión with applications. PWS-KENT Publishing Company. Second Edition. 488 p.
- Ospina, R; cardona, G. 2005. Análisis del paisaje y su influencia sobre las características florísticas de los bosques dominados por *Guadua angustifolia* en el eje cafetero colombiano. *Revista Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial* 3 (1): 64-74.
- Palminteri, S; Powell, G; Fernández, A; Tovar, D. 1999. Talamanca Montane Istmian Pacific Ecoregion Based conservation plan: Preliminary reconnaissance phase. Tropical Science Center, San José, CR. 118 p.
- Pielou, EC. 1995. Biodiversity versus old-style diversity: measuring biodiversity for conservation. En Pielou, EC; Boyle, TJB; Boontawew, B (eds.). *Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests, proceedings, IUFRO Symposium (1994, Chiang Mai, Thailand) Proceedings*. Malaysia.

- Rosenberg, MS. 2009. PASSAGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis version 2 (beta) (en línea). Consultado el 24 marzo 2009. Disponible en <http://www.passagesoftware.net/index.php>
- Sánchez-Azofeifa, GA; Harriss, RC; Skole, DL. 2001. Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica* 33 (3): 378–384.
- SINAC-MINAE (Sistema Nacional de Áreas de Conservación-Ministerio de Ambiente y Energía). 2007. GRUAS II: propuesta de ordenamiento territorial para la conservación de la biodiversidad de Costa Rica. Volumen 1: análisis de vacíos en la representatividad e integridad de la biodiversidad terrestre. San José, C.R. 100 pp.
- Smith, RL; Smith, TM. 2001. *Ecología*. Ed. Addison-Wesley. Madrid. 629 pp.
- Turner, MG. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20: 171-197.
- Turner, IM. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200–209.
- Turner, IM; Corlett, RT. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330–333.
- Turner, MG; Gardner, RH; O'Neil, RV. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer. USA. 400 p.
- Wohlgemuth, T; Nobis, MP; Kienast, F; Plattner, M. 2008. Modelling vascular plant diversity at the landscape scale using systematic samples. *Journal of Biogeography* 35:1226–1240.
- Wu, J; Hobbs, R. 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology* 17: 355–365.

Anexos

Anexo 1. Gráficos que muestran los resultados de la prueba de autocorrelación espacial de las variables de diversidad y estructura (AB: área basal, dap: diámetro a la altura del pecho, N: número de individuos por parcela) de árboles y palmas obtenidas para las 37 parcelas de muestreo distribuidas a lo largo de la red de conectividad. El marco resaltado en rojo muestra el tipo de patrón observado para la variable en cuestión. Se muestra el índice calculado de Moran (Moran's Index) y su valor Z (Z score), que al ser comparados en la escala gráfica permiten identificar el nivel de significancia de la prueba. En el presente trabajo se trabajó con un alpha de 0.05.





Anexo 2. Correlogramas de Mantel para las variables de riqueza, índice de Shannon (H') y estimador Chao1, y las variables estructurales (dap: diámetro a la altura del pecho, AB: área basal, y N: número de individuos por parcela) de árboles.

