

UNIVERSIDAD ESTATAL A DISTANCIA
VICERRECTORIA ACADEMICA
ESCUELA DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Programa de Maestría en Manejo de Recursos Naturales
con énfasis en Gestión de la Biodiversidad

Plantaciones forestales como mecanismo para la recuperación de
zonas degradadas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica

Tesis sometida a la consideración del Tribunal Examinador del Programa de Maestría
de Manejo de Recursos Naturales de la Escuela de Ciencias Exactas y Naturales para
optar por el grado de:

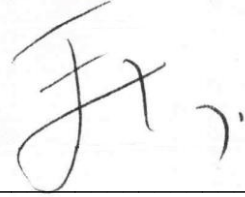
Magister Scientiae

Ricardo Bedoya Arrieta

San José, Costa Rica
2009

Esta tesis ha sido aceptada y aprobada, en su forma presente, por el Tribunal Examinador del Programa de Estudios de la Maestría en Manejo de Recursos Naturales de la Escuela de Ciencias Exactas y Naturales de la UNED, como requisito parcial para optar al grado de:

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
CON MENCIÓN EN GESTIÓN DE LA BIODIVERSIDAD**

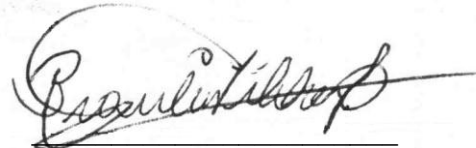


Eugenio González Jiménez, Ph.D.
Director de tesis

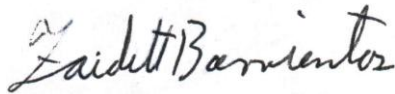
Nidia Lobo Solera, Ph.D.
Directora del Sistema de
Estudios de Posgrado



Olman Díaz S., M.Sc.
Director de la Escuela de Ciencias
Exactas y Naturales



Braulio Vilchez Alvarado, M.Sc.
Lector



Zaidett Barrientos Llosa, M.Sc.
Coordinadora del Programa de Maestría
en Manejo de Recursos Naturales



Daniel Barrantes Arias, M.Sc.
Lector



Ricardo Bedoya Arrieta
Estudiante

Agradecimientos

El autor extiende su agradecimiento a la Fundación Nacional de Ciencia de los Estados Unidos por el aporte financiero del trabajo, a través del fondo número DEB 0236502.

A James W. Raich y Ann E. Russell por permitirme desarrollar el trabajo de investigación dentro de las parcelas experimentales del proyecto ECOS y facilitarme el uso de materiales, equipo y personal de campo.

A Eugenio González quién como investigador principal de proyecto ECOS, no solo me apoyo en el uso de las parcelas experimentales, el uso de equipo, materiales y personal del proyecto, sino que además enriqueció el trabajo con valiosos aportes y aceptó ser mi director de tesis.

A Braulio Vílchez y Daniel Barrantes, en primer lugar por aceptar ser mis lectores de tesis y además de sus valiosos aportes y comentarios en la formulación y elaboración del documento final.

A Eduardo Paniagua, Róger Gómez, Marlon Hernández y Dennes Chavarría por su valiosa colaboración en las mediciones de campo.

A Orlando Vargas, José González, Nelson Zamora y Mauricio Gaitán por su colaboración en la correcta identificación de las plantas encontradas durante el muestreo. Igualmente un agradecimiento al personal del Herbario del Museo Nacional por permitirme revisar sus colecciones botánicas.

Índice de contenido

| | |
|---|-----|
| Agradecimientos..... | III |
| Índice de cuadros..... | VI |
| Índice de figuras..... | VII |
| Resumen..... | 1 |
| Abstract..... | 2 |
| 1. Introducción..... | 4 |
| 2. Objetivos..... | 6 |
| 2.1. Objetivo general..... | 6 |
| 2.2. Objetivos específicos..... | 6 |
| 2.3. Hipótesis..... | 6 |
| 3. Marco Teórico..... | 8 |
| 3.1. La degradación de tierras..... | 8 |
| 3.2. Sucesión secundaria..... | 9 |
| 3.3. Las plantaciones forestales..... | 12 |
| 4. Metodología..... | 18 |
| 4.1. Área de estudio..... | 18 |
| 4.1.1. Ubicación..... | 18 |
| 4.1.2. Historia del sitio..... | 20 |
| 4.2. Evaluación de la estructura y composición de la regeneración establecida..... | 21 |
| 4.2.1. Clasificación de la vegetación a medir..... | 21 |
| 4.2.2. Medición de la regeneración dentro de las plantaciones forestales..... | 21 |
| 4.2.2.1. Fustales..... | 21 |
| 4.2.2.2. Latizales..... | 22 |
| 4.2.2.3. Brinzales..... | 22 |
| 4.2.2.4. Abundancia de gramíneas y helechos..... | 22 |
| 4.2.3. Medición de la regeneración en el bosque y pasto abandonado..... | 24 |
| 4.2.3.1. Bosque..... | 24 |
| 4.2.3.2. Pasto abandonado..... | 24 |
| 4.2.4. Medición de las variables consideradas en la evaluación de la regeneración natural..... | 25 |
| 4.2.4.1. Altura..... | 25 |
| 4.2.4.2. DAP..... | 25 |
| 4.2.4.3. Determinación de la especie..... | 26 |
| 4.2.4.4. Ejes múltiples, lianas y plantas hemiepífitas..... | 26 |
| 4.3. Evaluación de las variables que pueden influenciar la regeneración Natural..... | 26 |
| 4.4. Análisis de los datos..... | 28 |
| 4.4.1. Estructura de la regeneración natural..... | 28 |
| 4.4.2. Composición de la regeneración natural..... | 29 |
| 4.4.3. Comparación de la regeneración natural entre ambientes..... | 30 |
| 4.4.4. Variables que pueden influir en la regeneración natural..... | 32 |
| 5. Resultados..... | 33 |
| 5.1. Regeneración dentro de las especies plantadas..... | 33 |
| 5.1.1. Fustales..... | 33 |
| 5.1.2. Latizales..... | 39 |
| 5.1.3. Brinzales..... | 46 |
| 5.1.4. Regeneración de gramíneas y helechos..... | 53 |

| | |
|---|----|
| 5.2. Análisis de variables..... | 58 |
| 5.2.1. Distancia promedio a remanentes de bosque y árboles aislados.. | 59 |
| 5.2.2. Pendiente promedio del terreno..... | 59 |
| 5.2.3. Cobertura de copa del dosel | 59 |
| 5.2.4. Densidad de copas de la especie plantada..... | 60 |
| 5.2.5. Densidad de la plantación..... | 60 |
| 5.2.6. Área basal de la plantación..... | 60 |
| 5.2.7. Altura media de la plantación..... | 61 |
| 5.2.8. Hojarasca acumulada sobre el suelo..... | 61 |
| 5.2.9. Producción de hojarasca..... | 61 |
| 5.2.10. Abundancia de helechos..... | 62 |
| 5.2.11. Densidad aparente del suelo..... | 62 |
| 5.2.12. El pH del suelo..... | 62 |
| 5.2.13. Carbono orgánico del suelo..... | 62 |
| 5.2.14. Nitrógeno total..... | 63 |
| 5.2.15. Fósforo extraíble..... | 63 |
| 5.2.16. Cationes..... | 63 |
| 6. Discusión | 70 |
| 6.1. Especies plantadas..... | 70 |
| 6.1.1. Análisis de variables..... | 77 |
| 6.2. Pasto abandonado..... | 80 |
| 6.3. Bosque..... | 83 |
| 7. Conclusiones y recomendaciones..... | 85 |
| Referencias..... | 89 |
| Anexos..... | 99 |

Índice de cuadros

| No. | Título | Pág. |
|-----|---|------|
| 1 | Resumen de los valores promedio por especie plantada de la regeneración \geq 10 cm DAP para el DAP, altura total, abundancia, dominancia, riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y su equitabilidad. | 33 |
| 2 | Riqueza de especies en el estrato de fustales encontrada en el área total de muestreo y dentro de cada sitio evaluado para cada una de las formas de crecimiento establecidas. | 34 |
| 3 | Índices de Sørensen sin modificar (Ks), Sørensen cuantitativo (Kn), Sørensen basado en la dominancia (Kd) para la regeneración de fustales (\geq 10 cm DAP) en cada una de las especies plantadas. | 38 |
| 4 | Riqueza de especies en el estrato de latizales encontrada en el área total de muestreo y dentro de cada sitio evaluado para cada una de las formas de crecimiento establecidas | 39 |
| 5 | Resumen de los valores promedio por especie plantada de la regeneración de 150 cm altura a 9.9 cm DAP para el DAP, altura total, abundancia, dominancia, riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y su equitabilidad. | 44 |
| 6 | Índices de Sørensen sin modificar (Ks), Sørensen cuantitativo (Kn), Sørensen basado en la dominancia (Kd) para la regeneración de fustales (150 cm altura a 9.9 cm DAP) en cada una de las especies plantadas. | 45 |
| 7 | Riqueza de especies en el estrato de brinzales encontrada en el área total de muestreo y dentro de cada sitio evaluado para cada una de las formas de crecimiento establecidas. | 47 |
| 8 | Resumen de los valores promedio por especie plantada de la regeneración de 30 cm a 150 cm de altura para altura total, abundancia, riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y su equitabilidad. | 51 |
| 9 | Índices de Sørensen sin modificar (Ks) y Sørensen cuantitativo (Kn) para la regeneración de brinzales (30 cm a 149 cm de altura) en cada una de las especies plantadas. | 52 |
| 10 | Resumen de los valores promedio de la abundancia (plantas por hectárea), riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y Equitabilidad para los helechos y pastos encontrados en los ambientes evaluados | 55 |
| 11 | Resultado del análisis de regresión para la abundancia de helechos dentro de todas las especies plantadas estudiadas. | 58 |
| 12 | Valores medios de las variables complementarias medidas en cada una de las especies plantadas a los 16 años de edad. | 58 |
| 13 | Resultado del análisis de regresión para <i>Hyeronima alchorneoides</i> de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. | 64 |
| 14 | Resultado del análisis de regresión para <i>Pentaclethra macroloba</i> de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. | 65 |
| 15 | Resultado del análisis de regresión para <i>Pinus patula</i> de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. | 66 |
| 16 | Resultado del análisis de regresión para <i>Virola koschnyi</i> de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. | 67 |
| 17 | Resultado del análisis de regresión para <i>Vochysia ferruginea</i> de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. | 68 |
| 18 | Resultado del análisis de regresión para <i>Vochysia guatemalensis</i> de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. | 69 |

Índice de figuras

| No. | Título | Pág |
|-----|---|-----|
| 1 | Ubicación de las parcelas experimentales del Proyecto ECOS | 18 |
| 2 | Esquema de la distribución original de las especies plantadas entre 1988 y 1989 dentro de cada uno de los bloques experimentales | 19 |
| 3 | Diseño experimental para la evaluación de la regeneración dentro de cada especie plantada en cada uno de los cuatro bloques experimentales del proyecto ECOS | 23 |
| 4 | Diseño experimental para la evaluación de la regeneración dentro del pasto abandonado. | 25 |
| 5 | Sistema de dispersión de las plantas leñosas de la categoría de fustales encontradas en todos los sitios muestreados. | 36 |
| 6 | Índice del Valor de Importancia Relativo por tipo de hábito para las plantas fustales encontradas en la forma de crecimiento de plantas leñosas en todos los sitios muestreados | 37 |
| 7 | Abundancia total de plantas para la regeneración entre 150 cm de altura a 9.9 cm DAP en los diferentes sitios muestreados | 40 |
| 8 | Índice de valor de importancia relativo de las plantas leñosas por tipo de hábito en cada uno de los sitios muestreados para el estrato de latizales | 41 |
| 9 | Sistema de dispersión de las plantas leñosas de la categoría de latizales encontradas en todos los sitios muestreados | 42 |
| 10 | Abundancia de plantas por forma de crecimiento para la regeneración entre 30 cm y 150 cm de altura dentro de las especies plantadas, bosque natural y pasto abandonado | 48 |
| 11 | Abundancia relativa de las leñosas por tipo de hábito en cada uno de los sitios muestreados para el estrato de brinzales | 49 |
| 12 | Abundancia de plantas por tipo de dispersión de la categoría de brinzales encontradas en todos los sitios muestreados | 50 |
| 13 | Abundancia y riqueza de especies de pastos y helechos encontrados en cada ambiente muestreado | 54 |

Plantaciones forestales como mecanismo para la recuperación de zonas degradadas en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica

Ricardo Bedoya-Arrieta ^{a,b}

^aMaestría en Manejo de Recursos Naturales, Universidad Estatal a Distancia, Costa Rica.

^bEstación Biológica La Selva, Organización para Estudios Tropicales. Apartado 676-2050, San Pedro Costa Rica. rbedoya@sloth.ots.ac.cr

Resumen

Se comparó la estructura y composición de la regeneración natural establecida en plantaciones forestales de 16 años de edad con las especies *Hyeronima alchorneoides*, *Pentaclethra macroloba*, *Pinus patula*, *Virola koschnyi*, *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis*, plantadas en un diseño de bloques completos al azar (n=4). Adicionalmente, la regeneración dentro de las plantaciones se comparó con la de una zona de pasto abandonado (mismo uso anterior del suelo que las plantaciones) y con la de un bosque primario, ambos sitios con las mismas características de suelo y topografía que las plantaciones. Finalmente, variables explicativas como cobertura y área de copa, densidad, área basal y altura de la plantación, distancia de las fuentes potenciales de semilla, pendiente, abundancia de helechos, producción y acumulación de hojarasca, densidad aparente del suelo, pH, carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo extraíble y cationes (Ca, Mg, K) fueron consideradas en los sitios plantados. La regeneración fue analizada en tres estratos: fustales (dap ≥ 10 cm), latizales (1.5 m de altura a 9.9 cm dap) y brinzales (0.3 a 1.49 m de altura). La abundancia de plantas registrada bajo el dosel de las especies plantadas fue de 83 a 147 plantas ha⁻¹ en el estrato de fustales, 5444 a 13639 plantas ha⁻¹ en el estrato de latizales y 7694 a 40083 plantas ha⁻¹ en el estrato de brinzales, con diferencias significativas solamente en los estratos de latizales y brinzales (P=0.008 y P<0.001 respectivamente). Se registraron en total 255 especies en las especies plantadas (3.76 ha de muestreo), 44 especies en el estrato de fustales, 188 en el estrato de latizales y 189 especies en el estrato de brinzales, con diferencias significativas solamente en los estratos latizales y brinzales (P<0.001 y P=0.024 respectivamente). No se encontraron diferencias significativas en la dominancia de la regeneración establecida dentro de las especies plantadas (P>0.05). Las leñosas dominaron en todos los sitios evaluados (61 a 100% de la abundancia total), a excepción del estrato de latizales en el pasto y el bosque, en donde las lianas alcanzaron porcentajes entre 51 y 70 % de la abundancia total respectivamente. La dispersión zoócora presentó valores entre 67 y 98% de la abundancia total en todos los sitios y estratos considerados, con excepción de los fustales en el pasto, que solo alcanzaron un 48%. En las especies plantadas *Simarouba amara* fue la especie más importante en el estrato de fustales, mientras que *Piper colonense* lo fue en los estratos latizales y brinzales. Aunque la respuesta de la regeneración a las variables explicativas medidas varió entre cada especie plantada evaluada y entre los diferentes estratos estudiados, las características de las plantaciones, el suelo (con excepción de la densidad aparente) y la producción de hojarasca estuvieron positivamente correlacionadas con la estructura de la regeneración en el sotobosque (P<0.05), mientras que la pendiente, la densidad aparente del suelo, la abundancia de helechos y la cercanía de las fuentes de semilla estuvieron correlacionadas negativamente (P<0.05). El helecho exótico *Nephrolepis biserrata* parece ser la barrera mas importante para el establecimiento de plantas en los estratos bajos, principalmente en las

plantaciones de *H. alchorneoides* y *V. koschnyi*. La comparación con el bosque demostró que la regeneración, tanto en el pasto abandonado como en las plantaciones, se encuentra en una etapa muy joven de sucesión, principalmente en los estratos latizales y fustales. A nivel general las especies plantadas *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* resultaron los sitios más exitosos en el establecimiento de la regeneración natural, pero la mortalidad y el manejo forestal introducen una incertidumbre por lo que monitoreos a largo plazo se hacen necesarios para entender a fondo la dinámica de la regeneración ante éstos cambios.

Palabras claves: sucesión, restauración ecológica, especies nativas, dispersión de semilla, formas de vida, hojarasca.

Abstract

Forest plantations can facilitate regeneration of native species in degraded lands. However more studies that include plantations of different ages, sites, and tree species are needed to understand their effects on the quantity and quality of vegetation established in the understory. The main objective of this study was to compare the structure and composition of the natural regeneration under the planted species *Hyeronima alchorneoides*, *Pentaclethra macroloba*, *Pinus patula*, *Virola koschnyi*, *Vochysia ferruginea* and *Vochysia guatemalensis* at 16 years of age. Three size classes were considered: mid-canopy trees (dbh ≥ 10 cm), saplings (1.5 m of height to 9.9 cm dbh), and ground flora (0.3 to 1.49 m of height). The forest plantations were planted in 0.25 ha plots in a randomized complete block design (n=4). In addition, using the same approaches for each size class of vegetation, the structure and composition of vegetation on abandoned pasture plots having the same use land history as the plantations, and in a primary forest, were compared with vegetation under the tree plantations. All sites have the same soil type and topographic characteristics. Finally, for each planted tree species, some explanatory variables were considered, which included canopy cover, tree density, crown area of the planted trees, basal area and height of the plantations, distance to potential seed sources, slope, grass and fern abundance, litterfall production, litter accumulation, bulk density, pH, soil organic carbon, total nitrogen, Olsen-extractable P, and cations (Ca, Mg, K). The plant abundance registered under the tree plantations ranged from 83 to 147 plants ha⁻¹ in the mid-canopy trees, from 5444 to 13,639 plants ha⁻¹ in the saplings, and from 7694 to 40083 plants ha⁻¹ in the ground flora, but only saplings and ground flora values were significantly different (P= 0.008 and P <0.001, respectively). A total of 255 species were found in the understory of tree plantations (3.76 ha of sampling area), 44 mid-canopy tree species, 188 sapling species, and 189 ground flora species. Species richness had significant differences only in the sapling and the ground flora strata (P <0.001 and P=0.024, respectively). No significant differences were found in the dominance of the established regeneration under the planted species (P > 0.05). Woody plants were the dominant growth form under the tree plantations, the forest and the abandoned pasture (61 - 100% of the total abundance), with the exception of the sapling stratum in last two sites mentioned, where lianas reached 51 and 70% respectively of the total abundance. Seeds with zoochorous dispersal form comprised 67 to 98% of the total abundance, except for mid-canopy trees in the pasture, which reached only 48%. The composition analysis indicated that *Simarouba amara* was the most important species in the mid-canopy trees, while *Piper colonense* was most important among saplings and ground flora. The understory plants was positively correlated with the characteristics of the tree plantations, soil properties measures (except bulk density), and litter production

($P < 0.05$), whereas the structure of the understory plants was negatively correlated to the slope, the bulk density, and the fern abundance ($P < 0.05$), although some variations between tree plantations and size classes were found. The exotic fern *Nephrolepis biserrata* seems to be the main barrier to the plant establishment in the smaller stratas beneath *H. alchorneoides* and *V. koschnyi*. In comparison with the understory in the forest, the regeneration under the tree plantations was at an early successional stage, especially for mid-canopy tree and sapling classes. The planted species *V. guatemalensis* and *V. ferruginea* were very successful environments for establishment of plant regeneration, although changes in the forest plantations due to mortality and forest management might have a greater effect on regeneration and long-term studies are necessary to understand the regeneration dynamics caused by these changes.

Key words: *succession, ecological restoration, native species, seed dispersion, life forms, litterfall.*

1. Introducción

La pérdida de la cobertura forestal en zonas tropicales es un tema de relevancia a nivel mundial, debido a las implicaciones negativas que esto tiene en la pérdida de la erosión, la fertilidad del suelo (Montagnini 1992), la fragmentación de los bosques (Kattan 2002) y más recientemente sobre el calentamiento global (Santilli *et al.* 2005). Aunque sus efectos han sido discutidos y bien documentados en algunos casos, la deforestación en los trópicos continúa, reportándose tasas anuales de hasta 13 millones de hectáreas en el período entre 1990 al 2005 (FAO 2005).

La restauración de ecosistemas se vuelve necesaria para revertir muchos de los procesos negativos desencadenados por la deforestación. En las zonas tropicales húmedas y muy húmedas, donde los incendios no son una limitación, los bosques secundarios se consideran como la mejor herramienta de restauración, debido a los bajos costos y porque se considera como un proceso natural, en donde el tiempo y los mecanismos de sucesión pueden recuperar la cobertura vegetal (Lamb *et al.* 2005).

Sin embargo, algunas áreas en zonas tropicales tienen barreras naturales que pueden limitar los procesos de sucesión secundaria. Algunos ejemplos son la falta de fuentes de semilla y la poca presencia de fauna dispersora de semillas (Holl 1999, Holl *et al.* 2000, Hooper *et al.* 2005), la baja fertilidad del suelo (Holl 1999, Loik y Holl 1999) y la abundancia de helechos y pastos (Parrota 1992, Kuusipalo *et al.* 1995, Lamb 1998, Guariguata y Ostertag 2002, Hooper *et al.* 2005).

Estas barreras pueden retrasar los procesos de sucesión secundaria en décadas, antes de que las primeras especies pioneras puedan establecerse en el sitio y comiencen a cambiar las características microclimáticas del lugar, dando mejores condiciones para el establecimiento de las especies pertenecientes a etapas sucesionales más avanzadas (Parrota 1992, 1995, Kuusipalo *et al.* 1995, Lugo, 1997).

Las plantaciones forestales pueden ser una alternativa para eliminar esos obstáculos que afectan el establecimiento de especies pioneras y existe evidencia de que pueden inclusive acelerar los procesos de sucesión en un sitio determinado (Parrota *et al.* 1997, Martínez y Howe 2003). Así, la densidad de los pastos y helechos puede ser limitada por la cobertura de los árboles plantados (Kuusipalo *et al.* 1995, Hooper *et al.* 2005), disminuyendo la competencia con las plantas recién germinadas. Además, la especie plantada puede mejorar las propiedades físicas y químicas del suelo mediante la adición de hojarasca (Montagnini y Sancho 1990, Fisher 1995, Russell *et al.* 2007). Finalmente, algunas especies plantadas pueden actuar como atractivos para la fauna dispersora de semillas (Guevara *et al.* 1992, Lugo 1997), lo que puede

mejorar la llegada de propágulos a un sitio y aumentar el potencial en la calidad de especies (desde el punto de vista sucesional) que pueden establecerse.

Aunque existen muchos estudios sobre la regeneración en plantaciones forestales (ver por ejemplo Lugo 1992, Parrota 1992, Guariguata *et al.* 1995, Gerwing 1995, Parrota 1995, Michelsen *et al.* 1996, Fimbel y Fimbel 1996, Chapman y Chapman 1996, Geldenhuys 1997, Haggart *et al.* 1997, Oberhauser 1997, Powers *et al.* 1997, Mariscal 1998, Hummel 2000b, Carnevale y Montagnini 2002, Cusack y Montagnini 2004, Lee *et al.* 2005, Butler *et al.* 2008, Leopold y Salazar 2008), muchos han sido realizados en un número limitado de especies plantadas.

Estudios que incluyan una mayor variedad de especies plantadas (en su mayoría nativas del lugar) y bajo diferentes esquemas de plantación (monocultivos o ensayos mixtos), son necesarios principalmente si se considera que cada especie plantada puede también influir sobre la cantidad y el tipo de especies que se establece en el sotobosque (véase por ejemplo Parrota 1995, Guariguata *et al.* 1995, Powers *et al.* 1997, Cusack y Montagnini 2004).

Por otro lado, muchos de los estudios sobre regeneración son evaluaciones realizadas a una edad específica de plantación, teniendo pocos datos para determinar los cambios florísticos que se dan a través del tiempo y los factores que intervienen en la dinámica sucesional. Es por ello que sin monitoreos a largo plazo, las evaluaciones de la regeneración dentro de una especie plantada a diferentes edades de plantación y en el mejor de los casos, en el mismo sitio, pueden brindar datos importantes sobre el comportamiento del sotobosque a través del tiempo.

Adicionalmente, de los estudios realizados en Costa Rica sobre el tema, pocos han sido realizados en plantaciones cuya edad supera los 10 años (por ejemplo Butler *et al.* 2008). Las evaluaciones en plantaciones de mayor edad son indispensables, ya que algunos cambios morfológicos pueden producirse durante el crecimiento de las especies plantadas (Menalled *et al.* 1998, Hummel 2000a, Reich *et al.* 2004) o puede haber cambios en la densidad de árboles plantados por la mortalidad producto de causas naturales como plagas o enfermedades, el viento, la competencia intraespecífica o por actividades de manejo (como podas y raleos).

Estos cambios pueden afectar la hidrología del ecosistema (Cavelier y Vargas 2002) y variar la calidad y la cantidad de luz que llega al suelo (Hogan y Machado 2002), lo que a su vez puede tener un efecto directo o indirecto en las tasas de la germinación y el establecimiento de especies en el sotobosque (Kitajima y Fenner 2000, Dalling 2002). Además pueden haber modificaciones dentro de las plantaciones, convirtiéndolas en ambientes más o menos atractivos para la fauna dispersora de semillas (Wunderle, 1997).

El objetivo principal del estudio fue evaluar la composición y estructura de la regeneración natural presente bajo el dosel de seis especies plantadas a los 16 años de edad, dentro de la

Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Además, se comparó la composición y estructura de la regeneración establecida dentro de las especies plantadas con la de una zona de pasto abandonado y de un bosque natural cercanos a las plantaciones. Finalmente, se analizaron variables como suelo, hojarasca, cobertura y densidad de copas, densidad y área basal de los árboles plantados, la altura de la plantación, la abundancia de helechos, la pendiente del terreno y la distancia de las plantaciones a sitios remanentes de vegetación, para determinar su influencia en la actual composición y estructura de las plantas regeneradas en las plantaciones forestales.

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

- Evaluar la estructura y composición de la regeneración natural presente bajo el dosel de plantaciones forestales de seis especies plantadas con un diseño experimental de bloques completos al azar de 16 años de edad, dentro de la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Heredia.

2.2 Objetivos específicos

1. Comparar la estructura y composición de la regeneración establecida bajo el dosel de las plantaciones forestales de las seis especies estudiadas.
2. Comparar la estructura y composición de la regeneración natural dentro de las plantaciones con respecto a una zona de pasto abandonado y una zona con cobertura de bosque natural en un sitio cercano.
3. Evaluar la influencia que el suelo, hojarasca, cobertura y densidad de copas, densidad y área basal de los árboles plantados, la altura de la plantación, la abundancia de helechos, la pendiente del terreno y la distancia de las plantaciones a sitios remanentes de vegetación puedan tener sobre la composición y estructura de la vegetación establecida en las especies plantadas.

2.3 Hipótesis

- La abundancia, dominancia, diversidad y riqueza de especies de la regeneración natural establecida dentro de las plantaciones forestales de las seis especies evaluadas es diferente.
- Existe una mayor abundancia, dominancia, riqueza y diversidad de especies leñosas dentro de las plantaciones con respecto a las zonas de pasto abandonado.

- La abundancia de lianas en la vegetación regenerada es mayor en el pasto abandonado que dentro de las plantaciones y el bosque.
- La dominancia, riqueza y diversidad de las especies regeneradas dentro de las plantaciones es menor que los valores encontrados en el bosque.
- La abundancia de plantas regeneradas dentro de las plantaciones es mayor que la encontrada dentro del bosque.
- Las condiciones de suelo, hojarasca, cobertura y densidad de copas, densidad y área basal de los árboles plantados, la altura de la plantación, la abundancia de helechos, la pendiente del terreno y la distancia de las plantaciones a sitios remanentes de vegetación afectan la riqueza, abundancia y dominancia de la regeneración natural dentro de las especies plantadas.

3 Marco Teórico

3.1 La degradación de tierras

El ser humano históricamente ha afectado los ecosistemas boscosos. García-Montiel (2002) menciona, por ejemplo, que bosques considerados durante muchos años como prístinos ya habían sido anteriormente alterados u ocupados por el ser humano, lo que pudo haber influido en la actual estructura y composición vegetal.

La deforestación es considerada como uno de los impactos más importantes del ser humano sobre el ambiente, principalmente debido a cuatro factores en los que esta actividad incide directamente: 1) la extinción global y regional de especies, producto de la fragmentación y a la reducción en la cantidad y diversidad de hábitat, dejando aisladas muchas de las poblaciones de organismos (Kattan 2002); 2) la disminución de la capacidad de retención y almacenaje de carbono, importante sobre los esfuerzos globales en la estabilización del efecto invernadero (Santilli *et al.* 2005); 3) la exposición, erosión y en algunos casos a la compactación de suelos, bajando su capacidad de retención de agua y disminuyendo la calidad del agua en las cuencas hidrográficas (Montagnini 1992); y 4) por los efectos directos sobre la salud humana (Lugo 1988).

A pesar de diferentes esfuerzos realizados y el despliegue de campañas que han dado la voz de alerta sobre sus perjudiciales efectos, la pérdida de la cobertura vegetal continúa, reportándose una tasa anual de deforestación de hasta 13 millones de hectáreas entre el período de 1990 hasta el 2005 (FAO 2005).

Un terreno sin cobertura vegetal es propenso a la degradación. Cuando una zona presenta suelos empobrecidos o erosionados, hidrológicamente inestables, con su productividad primaria reducida y con una diversidad biológica disminuida, es considerada como una tierra degradada (Parrota 1992).

La restauración ecológica es el mecanismo propuesto para revertir la degradación de hábitats. Esta busca acelerar los procesos de sucesión natural, incrementar la productividad biológica, reducir las tasas de erosión y recuperar la fertilidad del suelo (Parrota 1992).

El término restauración de un ecosistema implica el retornarlo a su estado original, lo que es muy difícil de determinar, principalmente cuando muchas de las relaciones y funciones son desconocidas (Lugo 1988). Sin embargo, Hobbs y Norton (1996) establecen que la restauración ecológica debe ser entendida como la aplicación de muchas actividades aplicadas a lo largo de un tiempo continuo, con el objetivo de restaurar o mejorar la productividad de tierras degradadas y además para aumentar el valor de conservación de áreas tanto protegidas como productivas, independientemente de que se usen diversas terminologías como restauración, rehabilitación, reemplazo, reconstrucción, entre otras.

Dentro de los procesos claves para una adecuada restauración ecológica, Hobbs y Norton (1996) mencionan los siguientes: 1) identificar los procesos de degradación; 2) desarrollar procesos que detengan o reduzcan la degradación; 3) determinar metas reales para el reestablecimiento de especies y funcionamiento de ecosistemas; 4) desarrollar e implementar técnicas prácticas; 5) documentar y transmitir éstas técnicas; y finalmente, 6) aplicar sistemas de monitoreo que permitan valorar los progresos y ajustar los procedimientos en caso necesario.

El abandono de tierras por ciertos períodos de tiempo ha sido una práctica tradicional para la recuperación de tierras degradadas, principalmente en la agricultura de subsistencia en todas las regiones tropicales (Lugo 1988, Parrota *et al.* 1997), pero estos períodos de descanso han sido acortados o eliminados principalmente debido al aumento demográfico, las presiones económicas para intensificar la producción agrícola, un manejo inadecuado de los recursos y la necesidad de continuar aumentando el área de cultivo disponible (Parrota 1992, Montagnini 1992).

En lugares donde el abandono no es una opción viable o deseable, la intervención humana puede ser requerida para recuperar la productividad de un sitio (Lugo 1988, Parrota 1992). Claramente el grado de alteración que haya recibido el sitio tiene mucho que ver con el nivel de degradación y es por ello que las metodologías de restauración son variadas. Sin embargo, todas estas metodologías se enfocan en reestablecer los procesos detenidos de sucesión secundaria, donde se logren al menos restaurar en el ecosistema los mecanismos de estructura y función y en el mejor de los casos, de composición (Hobbs y Norton 1996).

3.2 Sucesión secundaria

Grime (1979) definió sucesión como una alteración progresiva en la estructura y composición de especies en una comunidad vegetal. Una sucesión secundaria aparece luego de que la cobertura vegetal original ha sido totalmente eliminada por acción del ser humano (Lamprecht 1990, Brown y Lugo 1990, Finegan 1992, Guariguata y Ostertag 2001, 2002). Sin embargo, es importante mencionar que aún existe controversia de si el nivel de intervención a una comunidad vegetal y la acción de eventos naturales (como fuegos y huracanes), pueden producir una sucesión vegetal que pueda ser considerada como secundaria (Corlett 1994, Wadsworth 2000, Chokkalingam y de Jong 2001).

La sucesión secundaria en sitios alterados se inicia con el establecimiento de especies pioneras (Ganade 1991), las que a su vez cambian las condiciones del sitio (microclima y ciertas características del suelo) permitiendo el establecimiento de nuevas especies dentro de diferentes estadios sucesionales hasta llegar a un estado climácico (Lamprecht 1990).

En general, los procesos de sucesión secundaria pueden tomar varios decenios y la velocidad en que ocurra pueden ser resultado de una combinación de factores, entre ellos: la disponibilidad de semillas, la presencia de fuegos, competencia con vegetación herbácea (pastos y helechos), sequías, depredación de semillas y la disponibilidad de nutrientes del suelo (Zimmerman *et al.* 2000, Hooper *et al.* 2005).

El banco de semillas del suelo es considerado como uno de los factores más importantes en los procesos de sucesión secundaria (Wijdeven y Kuzee 2000, Zimmerman *et al.* 2000, Guariguata y Ostertag 2002). Aunque la presencia de raíces y tocones capaces de rebrotar son una fuente importante para la recuperación vegetal (Whitmore y Burnham 1984, Bazzaz 1991), la mayoría de los sitios del trópico regenera su vegetación utilizando este medio. Sin embargo, la intensidad de uso que haya recibido el sitio (como la presencia de maquinaria pesada y el fuego) afecta significativamente la viabilidad del banco de semillas y tocones, lo que puede influir en la disminución de la capacidad de los sitios alterados en iniciar los procesos de sucesión secundaria (Ulh 1982, Bazzaz 1991, Guariguata y Ostertag 2002).

La duración de la intensidad también afecta el banco de semillas. Para el caso de especies de bosque primario, muchas de ellas son recalcitrantes, por lo que poseen una baja latencia y poca longevidad en sus semillas (Whitmore y Burnham 1984, Bazzaz 1991). Las semillas de mayor latencia y longevidad generalmente pertenecen a las especies secundarias y pioneras (Bazzaz 1991, Dalling 2002). Guariguata y Ostertag (2002) mencionan que aunque la longevidad máxima de las semillas entre las especies arbóreas heliófitas es variable, normalmente no es mayor a un año después de ocurrida la dispersión al suelo. Sin embargo, se reportan algunas excepciones en ciertas especies, en donde se ha encontrado que pueden durar hasta décadas en el suelo antes de germinar (Dalling 2002).

La disponibilidad de semilla no solo depende de la presencia de semilla en el suelo, sino que también existe un aporte importante producto de la ganancia de semillas provenientes de sitios cercanos (Wijdeven y Kunzee 2000). Es por ello que cuando el banco de semillas se encuentra empobrecido o la longevidad de las semillas sea un problema, la proximidad de un remanente de vegetación se convierte en otro factor decisivo en el proceso de colonización inicial (Guariguata y Ostertag 2002).

Aunque algunas semillas pueden ser transportadas por agentes abióticos (viento y agua), muchas de las especies tropicales dependen de la dispersión de animales (Howe y Smallwood 1982). Así, la llegada de semillas a sitios alterados depende de la habilidad de los agentes dispersores para transportar semillas (Jansen y Vázquez-Yanes 1991).

Cuando el área alterada es muy grande, la recuperación de zonas alteradas se vuelve muy lenta (Guariguata y Ostertag 2002), ya que la lluvia de semillas puede ser muy restringida. Se

ha reportado que inclusive semillas transportadas por el viento, pueden no ser capaces de alcanzar zonas más allá de 100 m desde el límite del bosque (Augspurger 1984). Además, existe evidencia de que muchos de los dispersores de semilla de bosque primario no se aventuran a ingresar a sitios abiertos (Jansen y Vázquez-Yanes 1991, Hooper *et al.* 2005), por lo que la dispersión de semillas en estas áreas es limitada y aunque mucha de la semillas que aparece es traída principalmente por frugívoros voladores (aves y murciélagos) y éstos generalmente transportan especies que poseen semillas pequeñas (Nepstad *et al.* 1991, 1996) La presencia de frutos apetecibles para la avifauna juegan un papel fundamental en la colonización de un sitio abandonado (Guariguata y Ostertag 2002), pero la falta de perchas o sitios de alimentación hacen difícil la llegada de semillas a los sitios alterados.

Finalmente, suelos muy erosionados o tierras frecuentemente quemadas y compactadas, pueden ser invadidos de pastos y helechos (Lugo 1988), que posteriormente pueden interferir significativamente con el establecimiento y crecimiento de las plántulas de árboles, principalmente por la densa sombra que proyectan o por la intensa competencia radicular bajo el suelo (Guariguata y Ostertag 2002).

Por otro lado, los pastos pueden llegar a su madurez reproductiva en un tiempo muy corto, por lo que pueden rápidamente formar un banco de semillas de ellos mismos, lo que hace que su permanencia en el sitio se prolongue (Whitmore 1991).

En tierras que presentan uno o varios de los anteriores problemas, los cuales limitan el establecimiento de una adecuada vegetación secundaria, se han propuesto una serie de mecanismos que pueden ayudar a restaurar los procesos naturales de sucesión. Por ejemplo están la adición de semilla obtenidas de bosques lejanos o la introducción de plántulas en forma artificial, de manera que se pueda superar el problema de escasas fuentes de semilla o de acelerar los procesos de establecimiento de especies arbóreas (ver por ejemplo Dyer *et al.* 2000, Lortie y Turkington, 2002, Wilsey y Polley, 2003). Otros métodos propuestos son el colocar perchas artificiales para intentar acelerar de ese modo la sucesión en los pastizales abandonados, a través del uso de fauna (principalmente aves y murciélagos) como dispersores de semilla. Esto se ha dado principalmente es sitios extensos y abiertos cubiertos principalmente por pastos (algunas veces exóticos) y la idea es que a largo plazo se puedan establecerse árboles núcleo dentro del pastizal, que sirvan como sombra y que lentamente compitan y eliminen el pasto y permitan el establecimiento de nuevas plantas bajo éstos, que a su vez darán semillas y alimento a la fauna (ver por ejemplo McClanahan y Wolfe 1993, Holl *et al.* 2000).

Sin embargo, estos métodos requieren un proceso largo y muchas veces no garantizan que la semilla aportada por la fauna o la adicionada de forma artificial logre establecerse en el sitio, principalmente cuando las condiciones del suelo se encuentran muy alteradas.

Otro de los métodos propuestos es el establecimiento de plantaciones forestales, el cual es el método de interés en este estudio. Las plantaciones forestales (principalmente con especies de rápido crecimiento), como método de restauración vegetal y de recuperación de sitios degradados, han sido mencionadas y recomendadas por varios autores (por ejemplo Parrota *et al.* 1997, Hooper *et al.* 2005, Holl *et al.* 2000, Martínez-Garza y Howe 2003, Montagnini 2001, Montagnini *et al.* 2005) y su función consiste en eliminar la competencia con hierbas, mejorar las características del suelo y atraer a muchas especies dispersoras de semillas, muy similar al efecto que producen la presencia de árboles aislados en zonas de pasto abandonado (Guevara *et al.* 1992, Harvey *et al.* 1999, Esquivel-Sheik y Calle-Díaz 2002) , pero en forma más acelerada.

3.3 Las plantaciones forestales

Una plantación forestal es un cultivo de especies arbóreas, compuesta de una sola especie o en forma mixta y establecida por medio de especies exóticas o nativas. La visión inicial y principal de las plantaciones forestales ha sido la de suplir necesidades de leña y una alternativa a la demanda de madera de un mercado creciente (Wadsworth 2000).

Las plantaciones se han establecido principalmente en zonas donde la extensión del bosque natural productor es insuficiente, donde los bosques naturales crecen demasiado despacio para cumplir con la demanda por productos forestales de manera sostenible, donde los bosques naturales se encuentran demasiado dispersos para permitir su aprovechamiento económico o donde la madera del bosque natural está ubicada en sitios demasiado remotos para ser transportada con un costo aceptable (Wadsworth 2000).

En la actualidad el área que abarcan las plantaciones forestales establecidas es considerable, teniendo reportadas para 1995 unas 70,85 millones de hectáreas plantadas en 89 países, 78 de los cuales están ubicados en zonas tropicales y con un 14,1% de esta área plantada se encuentra específicamente en América Latina (FAO 2002). Para Costa Rica, después de 20 años de experiencia, se estiman unas 150 000 hectáreas plantadas (Morera 2002) y aunque muchas son de especies exóticas, a partir de la década de los noventa se ha dado un crecimiento de plantaciones forestales con especies nativas en nuestro país (Mora 2002).

Las plantaciones forestales también han tenido críticas importantes. Una de las más importantes se ha dado porque en algunos casos se han establecido sobre zonas de bosque natural, reemplazando la cobertura original por considerarse que son sitios que crecen en forma

más lenta que las plantaciones. Además, la presencia de especies exóticas se ha asociado con empobrecimientos del suelo, algunas veces con efectos alelopáticos o porque podrían significar competencia por ocupar espacio con otras especies nativas, al poder adaptarse al medio en el que fueron introducidas (Wadsworth 2000).

A pesar de ello, las plantaciones forestales se han visto como una alternativa a la deforestación (Montagnini 2001) gracias a la producción de materiales importantes para las comunidades rurales como leña y materiales de construcción o de madera industrializada que reducen la presión de utilizar la madera proveniente de bosques naturales (Evans 1999, Wadsworth 2000). Matthews *et al.* (2000) menciona por ejemplo que cerca del 22% de la madera rolliza utilizada por la industria mundial proviene de las plantaciones forestales.

También se les han atribuido una serie de servicios ambientales, dentro de los que destacan la captura de carbono, la recuperación de la biodiversidad (Montagnini *et al.* 2005), estabilización de suelos, restauración de tierras degradadas (Lugo, 1988, Powers *et al.* 1997, Piotta *et al.* 2003), zonas de amortiguamiento alrededor de bosques o áreas protegidas (Evans 1999) y a que pueden ayudar a conservar cuencas hidrográficas (Lugo 1988).

Desde el punto de vista de recuperación de la fauna, usualmente se han visto como hábitats inadecuados debido a su homogeneidad, estructura simple y muchas veces por la falta de troncos huecos o cierto tipo de frutos necesarios para algunas especies (Guariguata *et al.* 1995). Sin embargo los resultados de algunos estudios han demostrado que muchas de las especies vegetales que logran establecerse dentro de las plantaciones, lo hacen solo gracias a la dispersión de aves y murciélagos (ver por ejemplo Guariguata *et al.* 1995, Powers *et al.* 1997), lo que demuestra que aunque no funcionan como sitios de anidamiento para algunas especies, éstas no interfieren con su movimiento (Guariguata *et al.* 1995, Lamb 1998).

Wunderle (1997) menciona que la composición de una plantación de árboles es la que hace que muchas especies de animales sean atraídas a ellas, principalmente cuando su potencial como fuente de alimento aumenta. Un ejemplo es el estudio realizado por Perla *et al.* (2002), quienes reportan que no hubo diferencias significativas en los valores de abundancia, riqueza y diversidad de especies de aves en tres ambientes diferentes (sitios abiertos dominados por pasto, plantaciones de teca de 2 y 4 años y fragmentos de bosque), pero si en la composición de especies y estas diferencias las explica básicamente con el tipo de vegetación asociado a los ambientes estudiados.

Mitra y Sheldom (1993) citados por Wunderle (1997), mencionan que el atractivo de las plantaciones para la fauna encontrada en los bosques depende de muchos factores, dentro de los que se encuentran el tipo, edad y mezcla de especies de la plantación, la fisonomía del terreno y la presencia y frecuencia de plagas que puedan servir de alimento a otras especies.

Otros aspectos importantes para la atracción de fauna por las especies plantadas, es la de tener flores productoras de néctar o la capacidad de producir frutos comestibles (Wunderle, 1997).

El efecto que las plantaciones tienen sobre el establecimiento de plantas, es que pueden ayudar a eliminar las barreras que afectan los procesos de sucesión secundaria. Algunas veces cierta vegetación establecida afecta o retarda los procesos de sucesión secundaria (como los pastos y los helechos), pero la sombra proyectada por las plantaciones puede competir y eliminar esta barrera e incrementar las posibilidades de establecimiento de muchas especies que esperan una oportunidad (Guariguata y Ostertag 2002). Un ejemplo es el estudio realizado por Guariguata *et al.* (1995) en donde a pesar de tener una cantidad similar de semillas de la especie *Conostegia subcrustulata* (Beurl.) Triana en el suelo de sitios de pasto abandonado y en plantaciones forestales, el éxito de establecimiento dentro de las parcelas forestales fue mucho mayor que en los sitios de pasto abandonado, lo que fue atribuido al efecto de competencia de pastos y helechos.

El que las plantaciones puedan colaborar en el establecimiento de otras plantas, generalmente es atribuido a cambios microclimáticos ocurridos en el suelo bajo ellas, muchas veces similares a los encontrados en bosques secundarios maduros y hasta de algunos bosques primarios (Guariguata y Ostertag 2002).

Dalling (2002) indica que la germinación de semillas depende de ciertas señales ambientales como luminosidad (tanto cantidad como calidad) y temperatura, además de la humedad del suelo. Igualmente la hojarasca producida tiene mucha influencia sobre la germinación y establecimiento de plántulas (Kitajima y Fenner 2000).

También, las plantaciones forestales pueden atraer cierta fauna dispersora de semilla que eleve las posibilidades de mejorar la sucesión secundaria en sitios limitados en su banco de semillas. La semilla dispersada por animales es a menudo una importante forma de diseminación de propágulos, además de elevar las probabilidades de germinación de muchas especies, al escarificar y romper su latencia a través de su ingestión y posterior defecación o regurgitación (Wunderle, 1997).

Otro efecto importante que las plantaciones tienen sobre el establecimiento de plantas en el sotobosque es que puede mejorar las condiciones físicas y químicas del suelo (Lugo 1988, Guariguata y Ostertag 2002). Aunque los efectos de las especies arbóreas sobre los suelos son muy variables, se ha encontrado que algunas pueden tener impacto sobre el aumento del pH y sobre el contenido de cationes, lo cual es importante de considerar en suelos tropicales donde un pH bajo, una baja disponibilidad de fósforo o la toxicidad de aluminio tienen influencia negativa sobre el crecimiento de las plantas (Montagnini y Sancho 1990, Fisher 1995). También

pueden ayudar a recuperar los procesos del reciclaje de nutrientes (Guariguata y Ostertag 2002). Por ejemplo, Montagnini y Sancho (1990) evaluaron una plantación en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica con más de dos años de edad y encontraron que los niveles de materia orgánica y nitrógeno fueron mayores a los pastos y muy cercanos a los valores de un bosque secundario adyacente. De igual forma encontraron tendencias similares en el contenido de Ca, Mg, saturación de bases, Cu, Mn y Fe.

En otros estudios, Parrota (1992) encontró en el suelo mineral (0-20 cm de profundidad) bajo plantaciones de *Albizia lebbek* (L.) Benth. en Puerto Rico, valores significativamente altos de carbono orgánico y nitrógeno total en las plantaciones, comparado con sitios control adyacentes, en tanto que el fosfato disponible y los cationes intercambiables fueron similares. De la misma forma Montagnini *et al.* (1995) presentan los resultados de un estudio realizado en Brasil, donde se evaluaron 20 especies nativas plantadas en monocultivo, una parcela mixta (que también incluye especies exóticas de *Eucalyptus spp.* y *Pinus spp.*) de 14 y 15 años de edad, comparando los resultados con un bosque secundario de 20 años de edad y un bosque primario. Los resultados obtenidos muestran que las especies mixtas tuvieron similares valores de pH del suelo, C, N, Mg, ligeramente mayor P y más bajo K y Mg que el bosque primario. También 15 de las 20 especies en monocultivo tuvieron efectos positivos sobre algunos parámetros del suelo, entre los que destacan C y N totales, menor compactación y mayor contenido de humedad, incrementos en pH y algunos cationes y leves aumentos del P extraíble en el suelo superficial.

Fisher (1995), realizó muestreos de suelo en 11 especies plantadas en Costa Rica (tres de ellas exóticas) en dos momentos: antes de plantar y 4 años después de establecidas. Encontró que aunque la densidad aparente decreció significativamente en ocho de las 11 especies, el carbono orgánico sí incrementó significativamente en tres especies. Además encontró aumentos significativos de cationes en la mayoría de las especies y mejoró la disponibilidad de P en dos especies del género *Vochysia*.

A pesar de que existen muchas variables que pueden afectar la composición y estructura de la regeneración establecida dentro de las plantaciones, tales como la edad de la plantación, el tamaño, su intensidad de manejo y la ubicación de la plantación en el paisaje (Guariguata *et al.* 1995, Powers *et al.* 1997), es claro que la especie plantada (por comportamiento y morfología), afecta el tipo de regeneración que puede establecerse dentro del sotobosque (Gerwing, 1995, Guariguata y Ostertag 2002). Un ejemplo claro de ello son los cambios que cada especie plantada pueden tener sobre las propiedades del suelo (tal y como se mencionó anteriormente), pero existen otros factores que pueden ser influenciados directamente por la especie plantada.

Uno de ellos es la producción y acumulación de hojarasca en el suelo, la cual puede afectar el establecimiento de ciertas especies, especialmente especies de semilla pequeña debido a que pueden verse inhibidas por la hojarasca acumulada, mientras que plantas de semillas grandes con gran acumulación de biomasa en sus raíces, pueden penetrar las capas de hojarasca incrementando así su éxito de establecimiento (Kitajima y Fenner 2000).

Diferentes estudios demuestran que las especies plantadas tienen diferencias en la caída, tasas de descomposición y acumulación de hojarasca (ver por ejemplo Montagnini *et al.* 1995, Montagnini *et al.* 1995, Hiremath *et al.* 2002, Raich *et al.* 2007), pero el efecto de la hojarasca sobre la composición y abundancia de la regeneración que se establece bajo ellas ha sido variable en diferentes estudios. Por ejemplo, Carnevale y Montagnini (2002) encontraron un efecto positivo de la profundidad de la hojarasca con la abundancia de la regeneración, pero Parrota (1995) encontró que la profundidad y la masa de la hojarasca del suelo se correlacionaron negativamente con la abundancia y la riqueza de especies. Lo mismo encontró Powers *et al.* (1997) evaluando la profundidad de la hojarasca, mientras que Harrington y Ewel (1997) y Cuasack y Montagnini (2004) no tuvieron correlación alguna entre la regeneración establecida y la profundidad o masa de la hojarasca.

Lovelock y Ewel (2005) evaluaron plantaciones de 12 años de edad de tres especies forestales, encontraron que la especie plantada tiene influencia sobre la composición de la comunidad de hongos micorriza, sin importar que esta se encuentre plantada en monocultivo o en policultivo (árboles mezclados con otras formas de vida) y que además, esta diversidad de hongos micorriza se relaciona significativamente y en forma positiva, con la productividad primaria neta del ecosistema. A nivel de regeneración, las micorrizas pueden ayudar al establecimiento de una sucesión secundaria, a través de una mejor captura de nutrientes por las plántulas establecidas y a la protección de sus raíces contra patógenos (Kitajima y Fenner 2002).

También se sabe que las especies tropicales varían en su arquitectura y pueden ocasionar cambios microclimáticos a nivel de sotobosque. Uno de ellos es la entrada de luz, la cual puede variar en cantidad y calidad, y puede afectar la germinación de semillas de ciertas especies y crecimiento de plantas establecidas (Hogan y Machado 2002). También, la forma de las copas puede tener diferentes efectos en la interceptación de lluvia, lo que sumado a diferentes tasas de transpiración, pueden afectar la humedad del suelo en ciertos sitios (Cavelier y Vargas 2002).

Los efectos de cada especie además, puede que no sean estáticos y cambien con la edad de la plantación. Se han reportado cambios morfológicos importantes para algunas especies desde plántulas hasta árboles maduros (Reich *et al.* 2004), además de cambios en el tamaño de las copas de acuerdo con la edad propios de cada especie o debidos a factores de competencia (Menalled *et al.* 1998, Hummel 2000a).

Montagnini (2001) indica que las plantaciones mixtas pueden promover la regeneración en una mayor densidad de especies en el sotobosque que los monocultivos, ya que permiten una mayor variabilidad de condiciones de hábitat que pueden favorecer dispersiones de semillas, así como la germinación y crecimiento de especies de árboles. Sin embargo a nivel de productividad, las plantaciones mixtas pueden afectar a la regeneración, principalmente por efectos de competencia y disponibilidad de recursos (Hummel 2000b).

Dentro de las plantaciones forestales pueden existir especies exóticas, lo que ha sido una toda una controversia sobre las ventajas y desventajas de utilizar plantaciones con especies exóticas y su papel en la recuperación de tierras degradadas. A pesar de ello, se ha demostrado que las especies exóticas pueden tener potencial para recuperar sitios degradados y ejemplos en la recuperación de suelos con diferentes especies exóticas plantadas son encontrados en varios estudios (ver por ejemplo Parrota 1992 y Fisher 1995) al igual que resultados en la recuperación de la vegetación nativa (ver por ejemplo Parrota 1992, 1995, Kuusipalo *et al.* 1995, Fimbel y Fimbel 1996, Loumeto y Huttel 1997, Geldenhuys 1997, Hagggar *et al.* 1997, Powers *et al.* 1997)

El uso de especies exóticas en la reforestación se ha dado principalmente por la existencia de información producto de previas investigaciones (principalmente de adaptabilidad y desempeño) y a exitosas experiencias con plantaciones muy productivas y muchas veces libre de plagas y enfermedades (Evans 1992, Wadsworth 2000). Sin embargo, la investigación y uso de especies nativas en la reforestación ha aumentado en área y especies, principalmente porque son especies que crecen naturalmente en el sitio, están mejor adaptadas al ambiente (a pesar del inconveniente de que pueden ser más susceptibles a plagas y enfermedades), son consideradas ecológicamente mejores para la fauna y la flora y son conocidas en el mercado local (Evans 1992).

No obstante, se debe tener cuidado con el uso de especies exóticas, principalmente por las experiencias tenidas en lugares como Hawaii y otras islas del Pacífico, en donde la introducción de especies ha ocasionado severas pérdidas de la fauna y flora nativa, además de intensos y costosos programas para su control y erradicación (Denslow 2002).

Es por ello que el documentar los efectos (tanto positivos como negativos) que las diferentes especies forestales plantadas puedan causar sobre los ecosistemas es importante, principalmente para poder seleccionar adecuadamente la especie o especies a utilizar en futuros esfuerzos de restauración de tierras degradadas y de acuerdo con un objetivo planteado.

4 Metodología

4.1 Área de estudio

4.1.1 Ubicación

El estudio se realizó en parcelas experimentales de seis especies forestadas plantadas en el Anexo El Peje, en la Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica ($10^{\circ} 26' N$, $83^{\circ} 9' W$) (Fig.1).

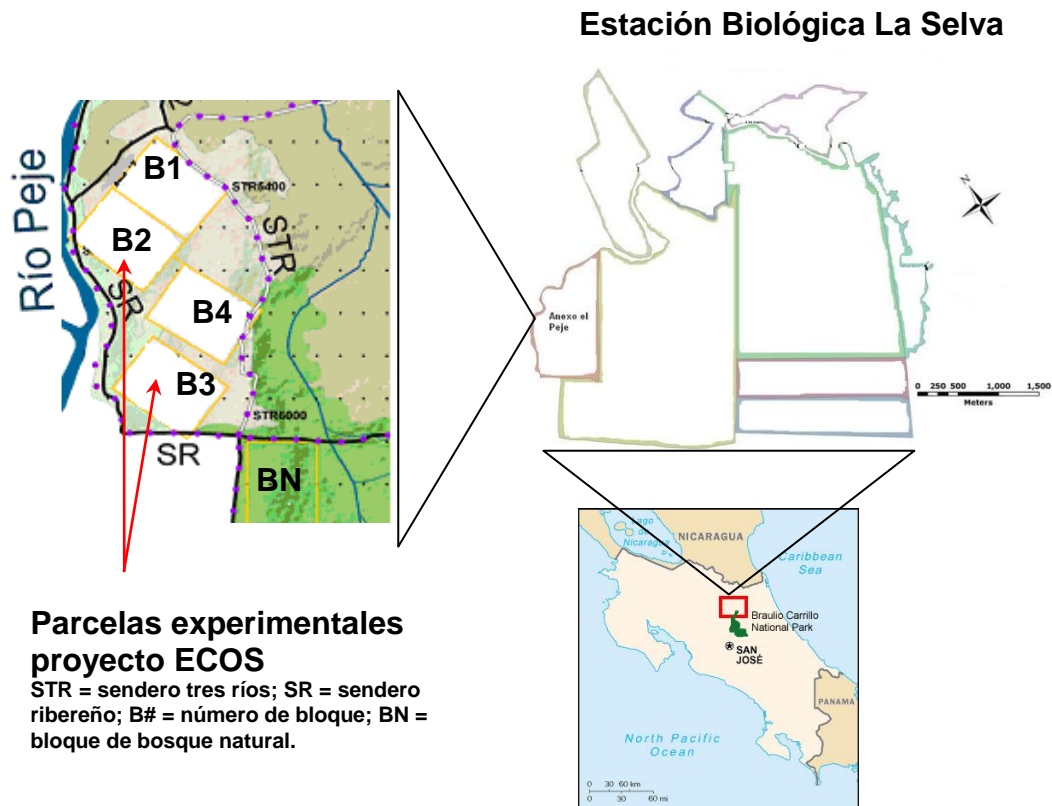


Figura 1: Ubicación de las parcelas experimentales del Proyecto ECOS, dentro de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (Fuente: SIG, La Selva).

Las especies plantadas evaluadas corresponden a cinco especies nativas de Costa Rica (*Hyeronima alchorneoides* Allemão, *Virola koschnyi* Warb., *Vochysia guatemalensis* J.D. Smith, *Vochysia ferruginea* Mart. y *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Ktze.) y la especie exótica *Pinus patula* subsp. *tecunumanii* (Eguiluz & J.P. Perry) Styles, referida posteriormente en el documento como *Pinus patula* (Fig. 2).

Todos los árboles de las parcelas experimentales fueron plantados en forma consecutiva en el sitio desde Junio de 1988 hasta Febrero de 1989 (González y Fisher 1994). En el sitio se reporta una lluvia promedio anual de 4000 mm, con una temperatura media anual de 25.8 grados centígrados (Sandford *et al.* 1994). La elevación del sitio esta entre 44 a 87 msnm,

cuenta con una topografía ondulada. El suelo ha sido clasificado como Typic Tropohumult (Sollins *et al.* 1994), el cual es un suelo derivado de flujos de lava volcánica (Alvarado 1990), ácido (pH entre 4.15 a 4.48), altamente lixiviado, bajo en saturación de bases y relativamente alto en materia orgánica (Russell *et al.* 2007)

El diseño experimental de las plantaciones es de cuatro bloques completos al azar, con un área de plantación para cada especie de 0.25 ha (50 m x 50 m) dentro de cada bloque.

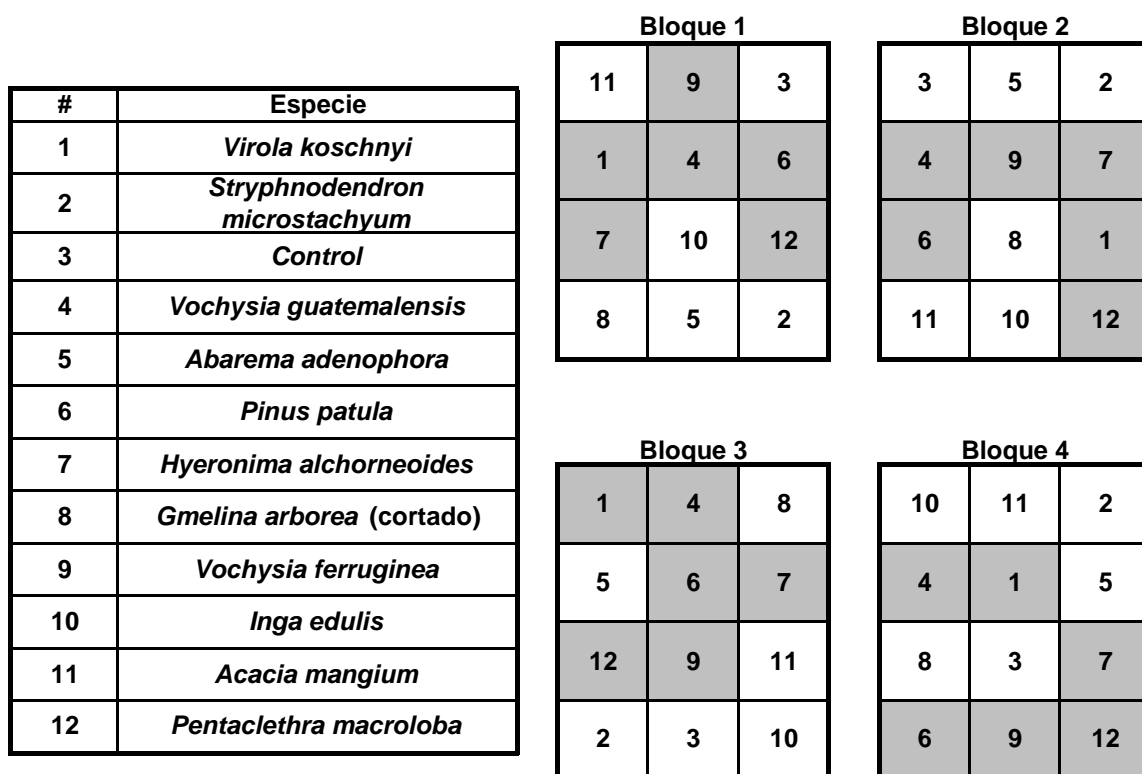


Figura 2: Esquema de la distribución original de las especies plantadas entre 1988 y 1989 dentro de cada uno de los bloques experimentales. Los cuadros en gris corresponden a las especies evaluadas dentro del presente estudio (Fuente: Proyecto ECOS).

Las parcelas cuentan con un área efectiva de medición de 0.13 ha (36 m x 36 m) en la zona central y el área restante (0.12 ha) corresponde a una zona de amortiguamiento para reducir el efecto de borde. El espaciamiento de siembra inicial entre árboles en todas las especies plantadas fue de 3m x 3m (González y Fisher 1994).

La zona de bosque donde se midió la regeneración que fue comparada con la de las plantaciones, corresponde un bloque de 150 m x 200 m establecido en un bosque natural cercano a las plantaciones y ubicado aproximadamente a 600 metros horizontales en promedio

de los cuatro bloques plantados, en dirección SE (Fig. 1). Este bosque mantiene las mismas características de topografía y suelo que las plantaciones.

La zona de pasto abandonado corresponde a sitios que fueron potrero y se abandonaron desde 1987. El área utilizada se encuentra localizada alrededor de las plantaciones estudiadas en un ámbito no mayor a los 200 metros desde cualquier borde de los bloques plantados. Esta zona, además de mantener la misma historia de uso que las plantaciones (terrenos de pastoreo), comparte características en el tipo de suelo y topografía.

4.1.2 Historia del sitio

El sitio de estudio fue una finca ganadera que mantuvo este uso del suelo por más de 20 años (González y Fisher 1994). Esta finca fue adquirida por la Organización para Estudios Tropicales en el año de 1987 en lo que se denominó anexo El Peje, con el fin de ampliar el área de la Estación Biológica La Selva. En 1988, inicia el proyecto denominado Ensayos Forestales (o proyecto TRIALS), el cual ubica el ensayo en el sitio, limpia a través de medios mecánicos y químicos la zona del ensayo y planta entre Junio de 1988 y Febrero de 1989, árboles de 11 especies (cuatro de ellas exóticas). Además mantiene dentro del diseño experimental una zona sin plantar como medio de control para evaluar el efecto en el tiempo (principalmente sobre el suelo) de las especies plantadas (González y Fisher 1994).

Durante los primeros tres años se realizaron actividades de mantenimiento y control de malezas a través de la corta manual (Powers *et al.* 1997). Aproximadamente a la edad de tres años, las plantaciones de *H. alchorneoides*, *P. patula*, *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* fueron raleadas en todos los bloques a una intensidad del 50% de los árboles en pie (Porrás 1993, Powers *et al.* 1997). A los seis años de edad, las plantaciones de *H. alchorneoides*, *P. patula*, *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* fueron nuevamente raleadas a una intensidad del 30% de los árboles remanentes, mientras que las restantes siete especies fueron raleadas por primera vez a una intensidad del 50%. Sin embargo, éste último raleo fue efectuado solo en los bloques experimentales 1, 2 y 3, dejando el bloque 4 sin ralear (ver Fig. 1) (Guevara y Zamora 1997, Powers *et al.* 1997).

En 1996 termina el proyecto ensayos, dejando abandonadas las plantaciones forestales, pero ya para esa fecha algunas de las especies plantadas mueren total o parcialmente de forma natural (*Inga edulis* Mart., *Stryphnodendron microstachyum* Poepp., *Abarema adenophora* (Ducke) Barneby & J.W. Grimes y *Acacia mangium* Willd.), mientras que *Gmelina arborea* Roxb. fue cortada poco después de 1996, principalmente por tratarse de una especie exótica de

rápida propagación. Sin embargo, una de las especies exóticas plantadas (*P. patula*), no murió y se mantuvo en el sitio.

En el año de 2003, inició el proyecto Ecosistemas Forestales (proyecto ECOS), el cual retomó las plantaciones y continúa las mediciones de crecimiento y productividad en las seis especies que fueron incluidas en este estudio. Es importante mencionar que no se realizaron actividades de manejo forestal o de control de malezas en esta etapa.

4.2 Evaluación de la estructura y composición de la regeneración establecida

4.2.1 Clasificación de la vegetación a medir

Primeramente, la regeneración evaluada dentro de las plantaciones se dividió en cuatro categorías de tamaño: 1) plantas con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 10 cm (en adelante denominadas **fustales**); 2) plantas con una altura o largo del tallo desde su base igual o mayor a 150 cm hasta 9.9 cm de DAP (en adelante denominadas **latizales**); 3) plantas de 30 cm hasta 149.9 cm de altura o largo del tallo desde su base (en adelante denominadas **brinzales**); y 4) **helechos y gramíneas** que tengan desde su base a la hoja más desarrollada, una altura mayor o igual a 30 cm. Adicionalmente, dentro de las tres primeras categorías de tamaño y para facilitar la interpretación de la información las plantas encontradas en el muestreo se dividieron en cuatro categorías de forma de crecimiento.

Estas formas de crecimiento están basadas principalmente en la clasificación de mencionada por Vallejos-Joyas *et al.* (2005): 1) **plantas leñosas** con crecimiento secundario, incluyendo árboles, arbustos, y plantas pequeñas leñosas en la base; 2) **hierbas** que incluyen las plantas sin crecimiento secundario o poco aparente. Aquí se consideraron las plantas de la división PTERIDOPHYTA, incluyendo los helechos arbóreos. 3) **lianas** que para el caso de este estudio incluye las trepadoras leñosas y las enredaderas herbáceas (plantas sin crecimiento secundario o poco notorio, pero que siempre mantiene contacto de sus raíces con el suelo); y finalmente 4) **palmas** que incluye a todos los individuos de la familia ARECACEAE.

4.2.2 Medición de la regeneración en las plantaciones forestales

4.2.2.1 Fustales

Se hizo a través de la búsqueda y medición de individuos en parcelas de 36 x 36 m (100% de la zona efectiva de medición de las especies plantadas sin incluir el borde) y equivalente a 0.13 ha (Fig. 3a). Las variables medidas fueron especie, DAP y altura total.

4.2.2.2 Latizales

Se evaluaron a través de transectos con el fin de abarcar la mayor variabilidad posible de la regeneración que ha crecido en dichas plantaciones. Inicialmente se dividió cada parcela experimental de cada especie plantada dentro de cada bloque en cuatro cuadrantes. Dentro de cada cuadrante se estableció de forma aleatoria un transecto de 3 metros de ancho por 15 metros de largo, para un área de muestreo de 0.018 ha (13.9 % de área efectiva de cada especie plantada dentro cada bloque) (Fig. 3). Las variables a considerar en este caso fueron también especie, DAP y altura total.

4.2.2.3 Brinzales

Cada transecto establecido para la medición de latizales, fue dividido en dos fajas de 15 m de largo por 1.5 m de ancho, con un área de muestreo de 0.009 ha (6.9 % de área efectiva de cada especie plantada dentro cada bloque). De forma sistemática se seleccionó solo la faja del lado derecho partiendo del centro de la parcela hacia los bordes y a las plantas bajo esta categoría se les midió la altura y se determinó la especie (Fig. 3b).

4.2.2.4 Abundancia de gramíneas y helechos

Finalmente, dentro de la anterior faja para medición de brinzales se establecieron subparcelas rectangulares de 1 m por 1.5 m y distanciadas a cada 2 metros de manera sistemática y se inició a partir del primer metro en el transecto (5 subparcelas por transecto). En cada subparcela se realizó un conteo por especie de los pastos y helechos encontrados (Fig. 3b). Este tuvo un área de muestreo de 0.003 ha (2.3 % de área efectiva de cada especie plantada dentro cada bloque).

Donde hubo grandes concentraciones de helechos y por su dificultad en el conteo a nivel de superficie, se arrancaron todos los individuos encontrados dentro de la subparcela y cada rizoma que concentró un grupo de hojas se consideró como una planta independiente.

Para el caso de pastos, estos fueron cortados a una altura de 10 cm para facilitar su conteo en sitios con una alta concentración de cepas. En este caso, grupos de hojas con un eje común fueron consideradas como plantas individuales.

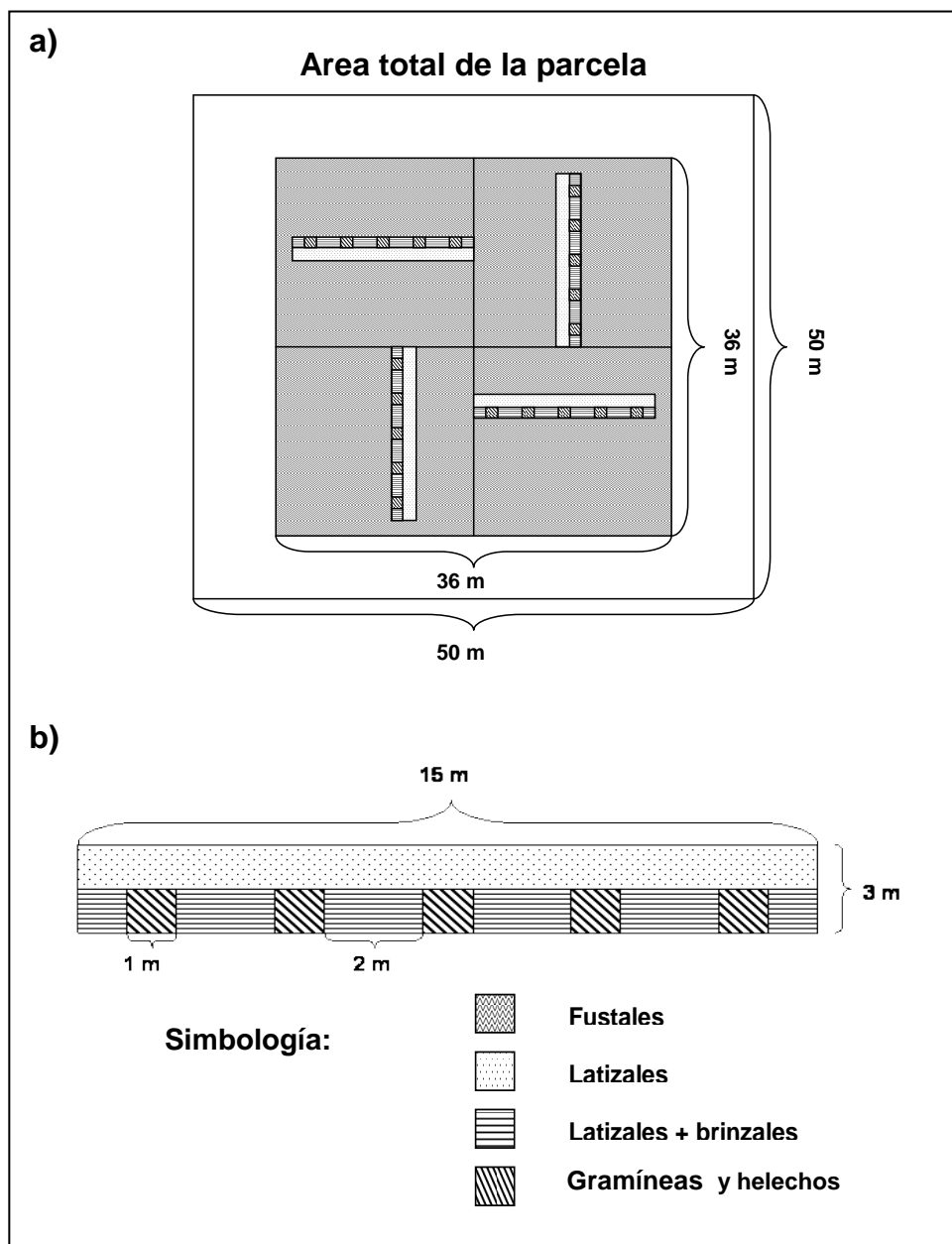


Figura 3. Diseño experimental para la evaluación de la regeneración dentro de cada especie plantada en cada uno de los cuatro bloques experimentales del proyecto ECOS, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. a) Zona de medición de la regeneración b) Detalle de los transectos de medición de los estratos de latizales, brinzales y para la medición de la abundancia de pastos y helechos.

4.2.3 Medición de la regeneración en el bosque y pasto abandonado

4.2.3.1 Bosque

La medición de la regeneración en el bosque, se realizó de forma similar a las parcelas experimentales de las especies plantadas. El bloque de bosque seleccionado de 150 x 200 m fue dividido en 12 cuadrados de 50 x 50 m. De todos ellos se seleccionaron en forma aleatoria cuatro de estos cuadrados. En el centro de cada uno de los cuadros seleccionados se establecieron parcelas de 36 x 36 m para la evaluación de los fustales.

La evaluación de los brinzales, latizales y las gramíneas y los helechos en el bosque se hizo de la misma forma que en las parcelas experimentales de las especies plantadas (ver Fig. 3).

Las variables evaluadas en cada categoría de tamaño de la vegetación fueron las mismas a las utilizadas dentro de las plantaciones forestales.

4.2.3.2 Pasto abandonado

Para el caso de la zona de pasto abandonado, debido a la complejidad en la forma del sitio y a la accesibilidad de esta zona, se procedió a establecer al azar cuatro transectos de 60 m de largo. Se tomó como puntos de partida los tubos de metal encontrados en el campo y que corresponden al sistema de coordenadas de La Selva. La orientación de cada transecto se hizo igualmente de forma aleatoria, con ocho posibles direcciones alrededor del tubo seleccionado (N, NE, E, SE, S, SO, O y NO).

El ancho de la faja en cada transecto de 60 m de largo varió dependiendo de las diferentes categorías de vegetación evaluada, de manera que el área considerada fuera la misma que la establecida en el bosque y dentro de cada especie plantada en los bloques experimentales.

Así, los fustales se midieron en una faja de 21.6 m de ancho, con 10.3 m a ambos lados del centro del transecto (0.13 ha). Los latizales fueron evaluados en transectos de 3 m de ancho (1.5 m a cada lado del transecto) para un área total de 0.018 ha. De forma sistemática, los brinzales solo fueron evaluados en una faja de 1.5 m de ancho ubicada totalmente del lado derecho del transecto, con inicio siempre desde el tubo de metal del sistema de coordenadas de La Selva (0.009 ha). Finalmente, dentro de la faja de evaluación de brinzales, se midieron los helechos y las gramíneas en 20 parcelas de 1.5 m de ancho por 1 m largo y distanciadas a cada 2 metros de manera sistemática, iniciando a partir del primer metro en el transecto (0.003 ha) (Fig. 4).

Las variables evaluadas en cada categoría de tamaño de la vegetación fueron las mismas a las utilizadas dentro de las plantaciones forestales.

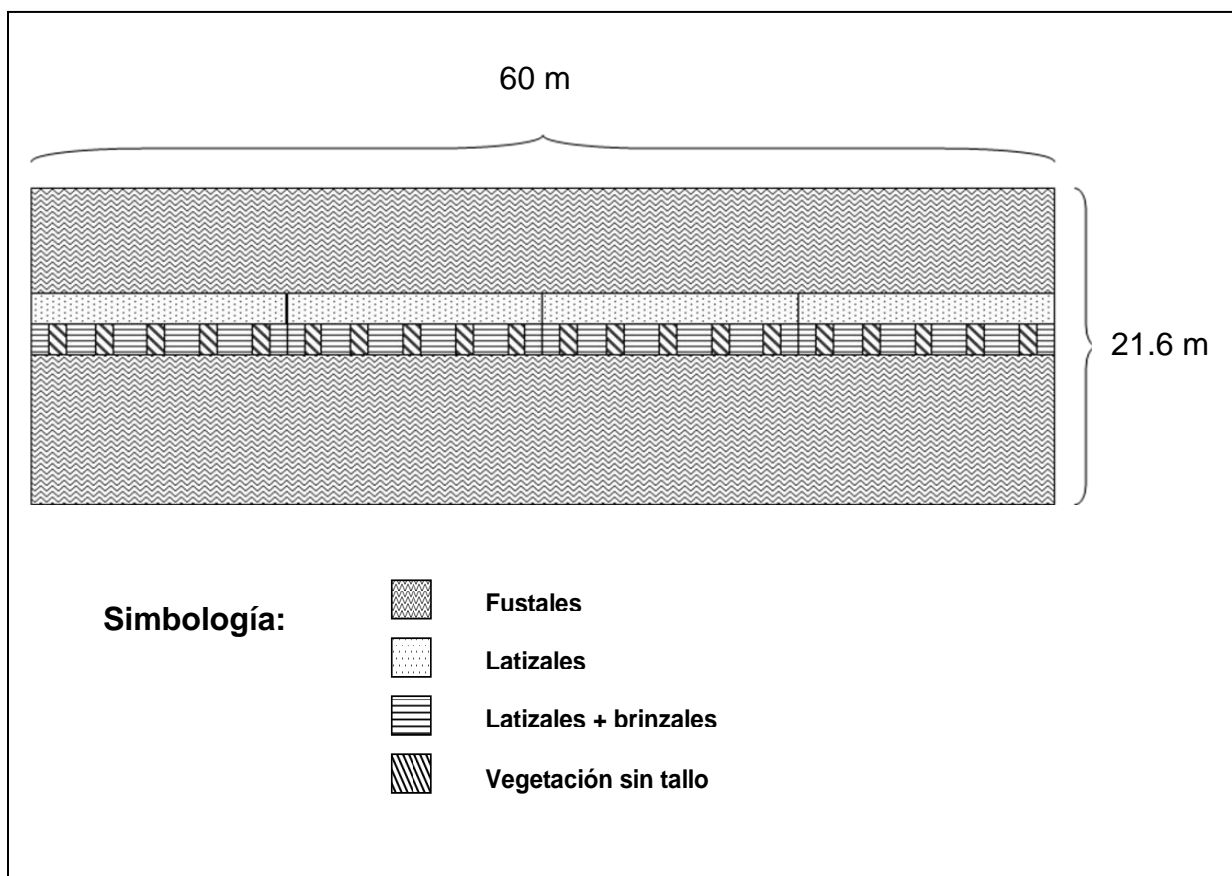


Figura 4. Diseño experimental para la evaluación de la regeneración dentro del pasto abandonado, Estación Biológica La Selva, Costa Rica.

4.2.4 Medición de las variables consideradas en la evaluación de la regeneración natural

4.2.4.1 Altura

La altura de las plantas fue tomada con una vara telescópica de 7.5 m (Crain Enterprises Inc., Mound City, Illinois, USA) y para árboles de mayor altura, se utilizó un clinómetro (Suunto PM-5/360PC, Finlandia) y una cinta métrica de 30 m (Keson Industries, Aurora, Illinois, USA).

4.2.4.2 DAP

El DAP se midió, para la categoría de plantas mayores a 10 cm de DAP, con una cinta diamétrica de 5 m (Forestry Suppliers Inc., Jackson, Mississippi, USA), la vegetación entre 2 y 9.9 cm DAP con una cinta diamétrica Lufkin (Lufkin®, modelo W606 PM) y para el caso de

plantas muy delgadas (menores a 2 cm de DAP) se utilizó un vernier con precisión 1/20 mm (S-T industries Inc., St James, Minnesota, USA).

El DAP de los bejucos, cuando se encontraban enrollados o sobre el suelo, se tomaron a 1.30 cm de distancia a lo largo del tallo desde su base o desde la última raíz (para el caso de bases compuestas de varias raíces).

4.2.4.3 Determinación de la especie

La identificación de las especies se hizo directamente en el campo y las plantas no determinadas, se colectaron y se identificaron con la ayuda del personal del proyecto Flórmula Digital de la Estación Biológica La Selva. En el caso de especies raras o difíciles de determinar a nivel de especie, se llevaron al herbario del Museo Nacional para su correcta identificación.

4.2.4.4 Ejes múltiples, lianas y plantas hemiepífitas

En las plantas de múltiples ejes, cada eje que inició desde el nivel del suelo se consideró como una planta independiente. Para el caso de bejucos, todos fueron tomados en consideración siempre y cuando tuvieran su base dentro del transecto de muestreo. Cuando fueron parte de las categorías de brinzales o latizales, se registró su especie y únicamente se les midió el DAP, ya que la determinación de la altura en muchos casos es impráctico y casi imposible de realizar. Algunas plantas hemiepífitas de la familia AREACEAE fueron medidas en muchos de sus diferentes estadios de crecimiento. Cuando se estaban en estado adulto y a mucha altura, solo se tomaron en cuenta las plantas que tuvieran la mayoría de sus raíces adventicias dentro del transecto. Estas raíces fueron medidas como si fueran tallos y el DAP fue calculado a partir de la suma del área basal ocupado por el total de raíces que tuviera cada planta.

4.3 Evaluación de las variables que pueden influenciar la regeneración natural

Existe evidencia de que ciertas variables pueden ayudar a explicar, a través de análisis de correlación, las posibles diferencias en estructura, abundancia y composición de la regeneración establecida dentro de las especies plantadas. En el presente estudio se consideraron las siguientes:

- **Cobertura del dosel de la plantación:** Se realizaron cuantificaciones con ayuda de un Densiómetro Hemisférico Modelo A, para cada cuadrante en cada especie plantada dentro de cada bloque experimental (cuatro lecturas por cuadrante y 16 por cada especie plantada dentro de cada bloque).

Adicionalmente se calculó la densidad de copas en metros cuadrados (m^2) de los árboles plantados. Para ello se midió la amplitud de la copa proyectada desde el suelo (de extremo a extremo) y tomando dos medidas perpendiculares en cada árbol (en forma de cruz). Como las medidas se realizaron en forma directa en solo en el 50 % de los árboles vivos de cada especie plantada, se obtuvo una ecuación por especie plantada por medio de análisis de regresión usando el DAP como variable independiente. Los modelos alométricos desarrollados se aplicaron a los datos del inventario de los árboles plantados realizado en el 2005 y disponibles en el proyecto ECOS, para obtener así la cobertura total de las copas de cada cuadrante de cada especie plantada dentro de cada bloque.

- **Densidad y altura de la plantación:** se determinó dentro de cada cuadrante de plantación el número de árboles plantados vivos, del área basal total y de la altura promedio de la plantación. La base son los datos del inventario realizado sobre los árboles plantados en el 2005.
- **Densidad de pastos y helechos:** la presencia de pastos y helechos puede producir barreras en el establecimiento de la regeneración natural (Lugo 1988, Kuusipalo *et al.* 1995, Guariguata y Ostertag 2002). Estos se cuantificaron por medio del conteo de individuos siguiendo la metodología descrita en el punto 4.2.2.4.
- **Características físicas y químicas del suelo:** la base a utilizar es la publicación de Russell *et al.* (2007), basado en un muestreo realizado en el 2003. Las variables consideradas fueron pH (en agua), densidad aparente (g/m^3), porcentaje de materia orgánica, porcentaje de carbono orgánico, cationes Ca, Mg, K (cmol/kg), N (g/kg) y P (mg/kg).
- **Pendiente promedio del terreno:** como los transectos para evaluar la regeneración fueron establecidos en cuadrantes dentro de las parcelas, la pendiente promedio se calculó por cuadrante. Las mediciones se tomaron con un clinómetro Suunto®.
- **Distancia promedio de las plantaciones al bosque primario, bosques secundarios o árboles remanentes cercanos:** se obtuvo a través de una imagen de satélite propiedad de la OET (Quickbird, Febrero del 2003 y georeferenciada a coordenadas UTM), la cual se encuentra disponible en el laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, de la estación biológica La Selva. La distancia se calculó utilizando el programa ArcView® 3.2 (ESRI, USA) alimentado con la imagen de satélite correspondiente y la ubicación de los diferentes sitios de muestreo.

- **Producción y masa de la hojarasca en el suelo:** La producción de hojarasca considerada corresponde a un periodo de tiempo de 365 días, partiendo desde el 29 de diciembre de 2003 hasta el 30 de diciembre de 2004. La masa de hojarasca sobre el suelo se obtuvo a partir del promedio del material recolectado a partir de tres muestreos hechos durante el 2004 (Marzo, Julio y Noviembre). Todos los datos fueron tomados de Raich *et al.* (2007).

4.4 Análisis de los datos

4.4.1 Estructura de la regeneración natural

Se analizó la estructura horizontal de la regeneración establecida bajo el dosel de las plantaciones, el bosque y el pasto abandonado. Se calculó la abundancia y la dominancia de cada especie encontrada por unidad de área (en este caso hectárea). De acuerdo con Lamprecht (1990), la abundancia se define como el número de plantas por especie encontradas y la dominancia como el espacio ocupado por cada especie, obtenido a través de las sumas de las áreas basales y expresado en metros cuadrados.

La frecuencia es la presencia o ausencia de una especie en una determinada subparcela y generalmente expresada en porcentaje (Lamprecht 1990). En este estudio la frecuencia se analizó por medio de cuadros de distribución de frecuencias, por especie y por forma de crecimiento, para diferentes categorías diamétricas en cada uno de los sitios evaluados (especie plantada, bosque y pasto abandonado).

Para facilitar la interpretación de la información, también se hicieron resúmenes por sitio de la abundancia, dominancia y frecuencia para cada una de las cuatro formas de crecimiento mencionadas anteriormente y gráficas para resumir la abundancia, la frecuencia y la dominancia, ésta última solo para la regeneración mayor a 150 cm de altura, debido a que no existen medidas de diámetro para las regeneración menor a esta altura.

Dentro del análisis de los datos, también se consideró el sistema de dispersión de las especies regeneradas bajo el dosel de cada uno de los sitios evaluados. Esto se realizó con ayuda de la información encontrada en la literatura, principalmente las bases de datos de Vargas (2000) y las bases de datos del Programa de Ciencias Ambientales del Instituto Smithsoniano de Investigación Tropical (http://striweb.si.edu/esp/tesp/plant_species_a.htm). Esto se realizó para todas las formas de crecimiento en todos los estratos vegetales establecidos. Los sistemas de dispersión considerados fueron:

- **Zoocoría:** dispersión de semillas por animales e incluye las formas de endozoocoría y ectozoocoría.

- **Anemocoría:** dispersión de semillas por viento.
- **Autocoría:** dispersión de semillas hecho por la misma planta, principalmente con dispersión explosiva.
- **Desconocido:** cuando no existe información verificada de la especie o para plantas no identificadas.

Finalmente y para el caso específico de las especies encontradas dentro de la forma de crecimiento de leñosas, se dividieron en tres categorías de hábito o tamaño, para determinar el potencial de las especies en formar y ocupar un espacio en el dosel superior. Estas categorías fueron:

- **Árboles de dosel superior:** especies que potencialmente pueden alcanzar alturas superiores a los 20 metros de altura.
- **Árboles de dosel medio:** especies que por su fisiología no pueden sobrepasar los 20 metros de altura, pero que potencialmente pueden estar arriba de los ocho metros de altura en su máximo desarrollo.
- **Árboles de dosel inferior:** son especies arbustivas que no logran alcanzar los ocho metros de altura e incluyen las especies leñosas que son consideradas típicas del sotobosque.

La información base para catalogar las especies leñosas encontradas dentro de las categorías mencionadas, será la información reportada en la literatura.

4.4.2 Composición de la regeneración natural

Para evaluar la composición de la regeneración igual o mayor a 150 cm de altura y comparar el peso ecológico de cada especie dentro de la regeneración, se obtuvo un índice de valor de importancia (IVI), calculado a partir de la suma de la abundancia relativa, la frecuencia relativa y la dominancia relativa de cada especie. El IVI puede ayudar a distinguir semejanzas en la composición y estructura de la regeneración establecida bajo el dosel de las diferentes especies plantadas (Lamprecht, 1990).

Para el caso del análisis de la composición de la regeneración menor a 150 cm de altura (brinzales y abundancia de gramíneas y helechos), los análisis de composición se hicieron basados solamente en la abundancia por unidad de área, debido a que el IVI no se puede determinar al no existir valores de dominancia para esta categoría de tamaño.

También se analizó la riqueza de especies, definida por Magurran (1988) como el número de especies en una definida unidad de muestreo. Esta se hizo considerando el sitio y las formas de crecimiento propuestas.

Se hicieron cálculos de diversidad a través del índice de diversidad de Shannon-Weiner por especie plantada, para el bosque y el pasto abandonado y por tipo de forma de crecimiento. Aunque este índice asume que los individuos son aleatoriamente muestreados de una población infinita y que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 1988), es ampliamente utilizado en estudios sobre diversidad.

El índice se calculó por la siguiente ecuación:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i \quad (\text{Ecuación 1})$$

Donde:

p_i = es la proporción de individuos en la i -ésima especie obtenido por n_i/N

n_i = número de individuos pertenecientes a la i -ésima especie en la muestra en la muestra.

N = Número total de individuos en la muestra.

\ln = logaritmo natural.

Aunque la ecuación de Shannon-Weiner toma en consideración la equitabilidad de la abundancia de especies, también se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$E = H' / \ln S \quad (\text{Ecuación 2})$$

Donde:

H' se calcula a través de la ecuación 1

\ln = logaritmo natural.

S = número total de especies

4.4.3 Comparación de la regeneración entre ambientes

Se realizó una comparación de la riqueza de especies, abundancia y dominancia de la regeneración establecida las especies plantadas estudiadas. Esto se hizo con un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías ($\alpha=0.05$), aprovechando el diseño experimental existente de bloques completos al azar. El modelo estadístico para este diseño experimental es el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + \beta_i + t_j + e_{ij} \quad (\text{Ecuación 3})$$

donde:

μ = media de los tratamientos

β_i = efecto del bloque $i = 1,2,3,4$.

t_j = efecto de la especie $j = 1$ hasta 6.

e_{ij} = error experimental

Las medias obtenidas en la estructura entre las especies plantadas fueron comparadas usando la prueba de comparación múltiple de Tukey-Kramer con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

Cuando las pruebas de homogeneidad de varianzas y de normalidad fallaron, se realizaron transformaciones logarítmicas de los datos. Si la normalidad de los datos no fue alcanzada a pesar de las transformaciones, la prueba de Friedman fue aplicada en el análisis estadístico.

Para el caso del bosque y del pasto abandonado, no fueron incluidos en el análisis estadístico debido a que no son parte del diseño experimental, por lo que las comparaciones son enteramente de carácter cuantitativo y descriptivo.

Adicionalmente, se calculó el coeficiente de afinidad de Sørensen (K_s) el cual sirve para comparar muestreos desde el punto de vista florístico (Lamprecht, 1990). Este se calculó por la siguiente ecuación:

$$K_s = (2C) / (A + B) \quad (\text{Ecuación 4})$$

Donde:

C = cantidad de especies comunes en los sitios A y B.

A = número total de especies del sitio A

B = número total de especies del sitio B

Otros índices de similitud utilizados para comparar la estructura de la regeneración fueron dos modificaciones del índice de Sørensen:

1. La modificación mencionada por Magurran (1988), denominada Sørensen cuantitativo (K_n), el cual utilizan las abundancias de las especies y su cálculo fue a través de la siguiente ecuación:

$$K_n = (2n_C) / (n_A + n_B) \quad (\text{Ecuación 5})$$

Donde:

n_C = la abundancia más baja encontrada entre los sitios A y B.

n_A = número total de individuos del sitio A

n_B = número total de individuos del sitio B

2. La modificación mencionada por Lamprecht (1990), denominado Sørensen basado en la dominancia (K_d), el cual utiliza la dominancia y permite caracterizar el espacio de dominio propio de cada especie. Este coeficiente solo fue determinado para la regeneración igual o mayor a 1.5 m de altura y se calculó por la siguiente ecuación:

$$K_d = (\sum d_C) / (\sum d_A + \sum d_B) * 100 \quad (\text{Ecuación 6})$$

Donde:

$\sum d_C$ = suma de las dominancias de las especies comunes del sitio a y b

$\sum d_A$ = suma de las dominancias en el sitio A

$\sum d_B$ = suma de las dominancias en el sitio B

4.4.4 Variables que pueden influir en la regeneración natural

Finalmente, por medio de una prueba de regresión se evaluó la relación de las variables potenciales de explicación (distancia a fuentes potenciales de semilla, cobertura y densidad de copas, densidad, altura y área basal de las plantaciones, la hojarasca, la abundancia de helechos, la pendiente del terreno y las características del suelo) con los valores de abundancia, dominancia y riqueza de especies obtenidos.

5 Resultados

5.1 Regeneración bajo el dosel de las especies plantadas

5.1.1 Fustales

En el estrato de fustales, se encontró que las plantaciones de *V. ferruginea*, *V. koschnyi* y *V. guatemalensis* fueron los sitios plantados que concentraron los valores más altos en abundancia y dominancia de la regeneración. La especie plantada *P. macroloba*, aunque es la plantación con menos abundancia en la regeneración, tuvo una dominancia de fustales mayor que la encontrada bajo el dosel de las plantaciones de *P. patula* y *H. alchorneoides* (Cuadro 1).

Cuadro 1: Resumen de los valores promedio por especie plantada de la regeneración de fustales (≥ 10 cm DAP) para el DAP, altura total, abundancia, dominancia, riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y su equitabilidad. Los valores entre paréntesis corresponden al error estándar de la media. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Sitio | DAP (cm)* | Altura (m) * | Abundancia (plantas/ha) * | Dominancia (m ² /ha) * | Riqueza especies/ha* | Diversidad | Equitabilidad |
|----------|-------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------------|--------------------------|------------|---------------|
| HYAL | 15.2 (1.1) ^a | 14.46 (0.89) ^a | 95 (18) ^a | 1.70 (0.18) ^a | 38.6 (6.3) ^a | 1.94 | 0.69 |
| PEMA | 12.8 (4.3) ^a | 11.06 (3.70) ^a | 83 (61) ^a | 1.78 (1.16) ^a | 28.9 (15.9) ^a | 1.76 | 0.77 |
| PIPA | 15.4 (1.1) ^a | 14.58 (0.84) ^a | 95 (39) ^a | 1.74 (0.53) ^a | 34.7 (7.4) ^a | 1.52 | 0.66 |
| VIKO | 15.5 (1.5) ^a | 14.83 (1.53) ^a | 114 (30) ^a | 2.16 (0.36) ^a | 38.6 (5.5) ^a | 1.98 | 0.77 |
| VOFE | 14.3 (0.3) ^a | 13.36 (0.60) ^a | 147 (38) ^a | 2.57 (0.63) ^a | 59.8 (5.8) ^a | 1.99 | 0.64 |
| VOGU | 14.6 (1.0) ^a | 14.69 (0.93) ^a | 106 (22) ^a | 2.13 (0.70) ^a | 50.2 (7.4) ^a | 2.26 | 0.78 |
| TOTAL** | 14.6 (1.8) | 13.83 (1.71) | 106 (35) | 2.01 (0.61) | 41.8 (9.4) | 2.54 | 0.67 |
| PASTO** | 19.0 (0.7) | 9.91 (1.71) | 131 (57) | 4.52 (2.03) | 55.9 (17.9) | 2.62 | 0.82 |
| BOSQUE** | 16.8 (0.2) | 14.66 (0.74) | 492 (21) | 12.69 (0.99) | 241.1 (20.0) | 3.60 | 0.84 |

Notas: * Valores seguidos con la misma letra indican que no hay diferencia significativa (prueba Tukey, $\alpha=0.05$).

** Los totales para las especies plantadas, el pasto y el bosque no fueron analizados estadísticamente.

A pesar de las anteriores tendencias, la alta variabilidad de la regeneración de fustales en los diferentes bloques experimentales dió como resultado que la estructura de la regeneración dentro de las diferentes especies plantadas no fuera estadísticamente significativa para las variables de abundancia de plantas (ANDEVA, $F=0.397$, $P=0.843$), dominancia (Prueba de Friedman, $X^2= 3.489$; $P=0.849$), riqueza de especies (ANDEVA, $F=1.657$, $P=0.206$), DAP medio (Prueba de Friedman, $X^2= 2.48$, $P=0.779$) y altura media de las plantas (Prueba de Friedman, $X^2=0.887$, $P=0.887$) (Cuadro 1).

La estructura horizontal del pasto refleja en promedio arboles gruesos en DAP pero de porte bajo. Esto hizo que la dominancia de la regeneración en el pasto fuera mucha más alta en

comparación con los valores registrados de la regeneración de fustales bajo el dosel de las especies plantadas (Cuadro 1).

En el caso del bosque, aunque el DAP y la altura media se asemejan a fustales bajo el dosel de las especies plantadas, los valores de abundancia, riqueza de especies y dominancia fue mucho más alta, indicando una estructura horizontal dentro del bosque es más compleja que la registrada por los fustales bajo el dosel de las especies plantadas y el pasto inclusive (Cuadro 1).

En el análisis de riqueza de especies fustales se encontró un total de 113 especies (área total de muestreo de 4.16 ha), siendo las leñosas la forma de crecimiento más importante (Cuadro 2).

Cuadro 2: Riqueza de especies en el estrato de fustales encontrada en el área total de muestreo y dentro de cada sitio evaluado para cada una de las formas de crecimiento establecidas. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Sitio | Formas de crecimiento | | | | |
|----------------------|-----------------------|---------|--------|--------|-------|
| | Leñosas | Hierbas | Lianas | Palmas | Total |
| HYAL* | 17 | 0 | 0 | 0 | 17 |
| PEMA* | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| PIPA* | 10 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| VIKO* | 13 | 0 | 0 | 0 | 13 |
| VOFE* | 21 | 0 | 1 | 1 | 23 |
| VOGU* | 18 | 0 | 0 | 0 | 18 |
| Total Plantaciones** | 42 | 0 | 1 | 1 | 44 |
| Pasto* | 24 | 0 | 0 | 0 | 24 |
| Bosque* | 69 | 0 | 2 | 4 | 75 |
| Gran Total*** | 106 | 0 | 3 | 4 | 113 |

Notas: * Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.52 ha
 ** Cantidad de especies para un área de muestreo de 3.11 ha
 *** Cantidad de especies para un área de muestreo de 4.16 ha

Dentro de las plantaciones forestales (3.11 ha) se encontró un total de 44 especies, en donde la gran mayoría corresponden a plantas leñosas. Un resumen por cada especie plantada (0.52 ha de muestreo en cada sitio) mostró que la plantación de *V. ferruginea* fue la especie plantada que concentró el mayor número de especies (incluyendo las únicas especies de liana y palma registradas bajo el dosel de las plantaciones para este estrato), seguida por *V. guatemalensis*, *H. alchorneoides*, *V. koschnyi* y finalmente *P. macroloba* y *P. patula* como las plantaciones con menor riqueza (Cuadro 2).

La composición de especies para la regeneración de fustales varió entre las especies plantadas, pero de manera general fueron 23 especies (52% del total) las que concentran el 90% del IVI total calculado (Anexo 2).

Para el caso de *H. alchorneoides*, *V. koschnyi*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*, la especie con mayor IVI fue *Simarouba amara* Aubl. Para las plantaciones de *P. patula* y *P. macroloba*, las especies con mayor IVI fueron *Miconia affinis* DC. y *Alchorneopsis floribunda* (Benth.) Müll. Arg. respectivamente (Anexo 2). Estas tres especies juntas, representaron casi el 50% del IVI acumulado para la regeneración igual o mayor a 10 cm DAP.

En el pasto se registraron 24 especies (todas ellas leñosas) en un área de muestreo de 0.52 ha (Cuadro 2). Allí, la regeneración natural de *P. macroloba* (IVI de 60.4) significó más del 20% del IVI total calculado. Otras especies encontradas en pasto con un IVI alto fueron *V. ferruginea* (IVI de 22.0), *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don. (IVI de 19.4), *S. amara* (IVI de 17.7), *A. floribunda* (IVI de 16.4) y *Xylopia sericophylla* Standl. & L.O. Williams (IVI de 15.3) (Anexo 2).

En el bosque (área de muestreo de 0.52 ha) se encontró la mayor cantidad de especies, principalmente leñosas (69), pero además se registraron 2 especies de lianas con diámetro mayor o igual a 10 cm y 4 especies de palmas (Cuadro 2). Las palmas *Welfia regia* Mast. (IVI de 26.4), *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. (IVI de 26.3) y *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (IVI de 15.2) ocuparon más del 22% del IVI total calculado para este ambiente (Anexo 2). Su mayor abundancia se encontró concentrada en la categoría diamétrica entre 10 y 20 cm. Posterior a este diámetro, la especie arbórea *P. macroloba* (IVI de 23.0) se volvió la más abundante (Anexo 1).

La mayoría de las plantas medidas en todos los sitios, corresponde a especies con una dispersión zoócora. Dentro de las especies plantadas, la mayor abundancia de plantas anemócoras registradas se dio principalmente bajo el dosel de la plantación de *P. macroloba*, debido a la presencia de *J. copaia* (Fig. 4).

En el caso del bosque y del pasto abandonado, la abundancia de plantas con otros sistemas de dispersión importantes, aparte de la zoocoría, fueron las plantas anemócoras (debido a *J. copaia* y *V. ferruginea* en el pasto y *Warszewiczia coccinea* (Vahl) Klotzsch en el bosque) y las plantas autócoras (principalmente por la presencia de *P. macroloba* en estos sitios) (Fig. 4).

Según el análisis de diversidad de Shannon-Weiner, el sitio más diverso fue el bosque, seguido del pasto y finalmente las plantaciones. La plantación más diversa fue *V. guatemalensis*, seguida por *V. ferruginea*, *V. koschnyi*, *H. alchorneoides* (estas tres últimas con valores similares), *P. macroloba* y finalmente *P. patula* como la menos diversa (Cuadro 1).

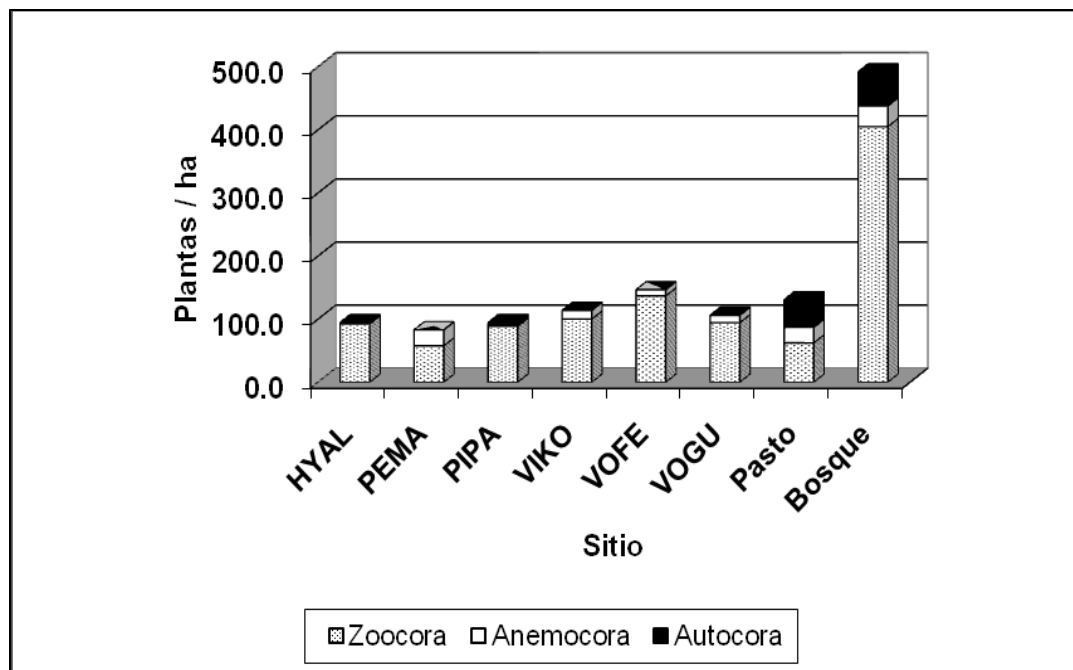


Figura 5: Sistema de dispersión de las plantas leñosas de la categoría de fustales encontradas en todos los sitios muestreados, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculoba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

El resultado para la equitabilidad mostró como los mayores valores fueron alcanzados por el bosque, el pasto, *V. guatemalensis*, *V. koschnyi* y *P. maculoba*, mientras que los valores más bajos correspondieron a *H. alchorneoides*, *P. patula* y *V. ferruginea* (Cuadro 1).

Un gran porcentaje de las plantas leñosas de la categoría de fustales encontradas en todos sitios evaluados, corresponden a plantas consideradas del dosel superior (Fig. 5). El menor porcentaje fue alcanzado por las plantas fustales establecidas bajo el dosel de la especie plantada de *P. patula*, principalmente por la gran abundancia de la especie *M. affinis*, la cuál no alcanza gran altura (Fig. 5).

Al analizar la similitud entre sitios, basado en la riqueza de especies presentes (índice Sørensen sin modificar, K_s), los ambientes más similares fueron las plantaciones de las especies de *H. alchorneoides* y *P. maculoba*, *H. alchorneoides* y *V. koschnyi*. Las plantaciones menos similares fueron *P. maculoba* y *V. ferruginea*, *P. patula* y *V. ferruginea* y *P. patula* y *V. guatemalensis* (Cuadro 3).

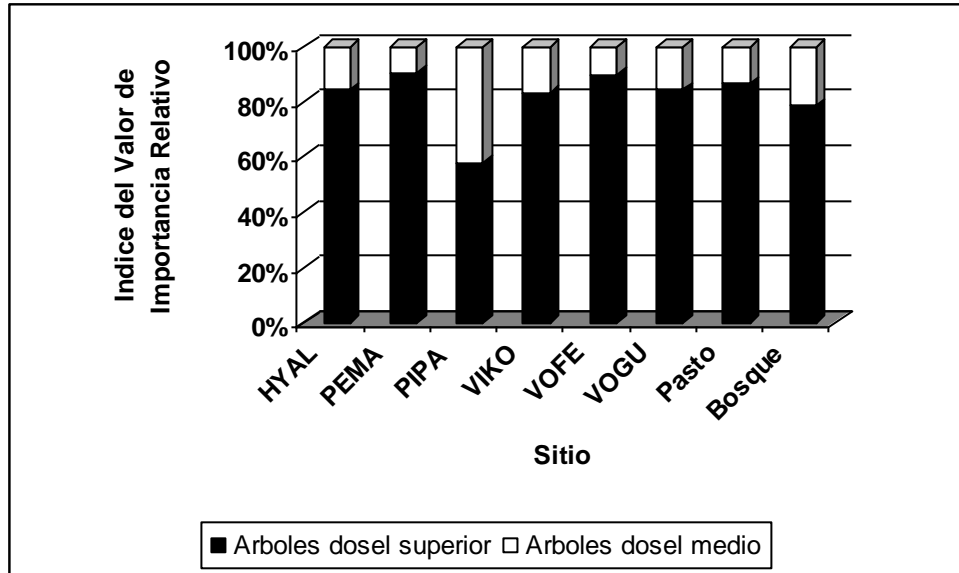


Figura 6: Índice del Valor de Importancia Relativo por tipo de hábito para las plantas fustales encontradas en la forma de crecimiento de plantas leñosas en todos los sitios muestreados, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

De acuerdo con las especies presentes, la plantación de *H. alchorneoides* resultó ser el ambiente más similar al pasto, seguida por *P. macroloba*, *V. ferruginea*, *V. guatemalensis*, *V. koschnyi* y la menos similar *P. patula* (Cuadro 3).

Las especies registradas en el bosque resultaron ser menos similares al resto de ambientes estudiados. El valor más alto se obtuvo con el pasto, seguido de la plantación de *V. ferruginea*. El resto de especies plantadas prácticamente no tuvieron ninguna similitud a nivel de fustales con el bosque, con valores ≤ 0.07 (Cuadro 3).

Los índices de similitud para la regeneración ≥ 10 cm DAP, desde el punto de vista de la abundancia de plantas (Sørensen cuantitativo, K_n), fueron bastante altos entre las especies plantadas, principalmente para las plantaciones de *H. alchorneoides* y *P. patula* y la de *V. koschnyi* y *V. guatemalensis*. Por su parte, el índice de similitud más bajo se encontró entre las plantaciones de *P. macroloba* y *V. ferruginea* (Cuadro 3).

El pasto fue más similar a las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. koschnyi*, en tanto que el menor valor de similitud lo obtuvo la plantación de *P. macroloba*. Para el caso del bosque, nuevamente los valores resultaron ser bajos, aunque esta vez el ambiente más similar al

bosque fue la plantación de *V. ferruginea*, seguido por el pasto, mientras que el sitio menos similar fue la plantación de *P. maculosa* (Cuadro 3).

Cuadro 3: Índices de Sørensen sin modificar (K_s), Sørensen cuantitativo (K_n), Sørensen basado en la dominancia (K_d) para la regeneración de fustales (≥ 10 cm DAP) en cada una de los sitios evaluados. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculosa*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Similitud Sorensen sin modificar (K_s) | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|-------|--------|
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.59 | 0.37 | 0.53 | 0.45 | 0.46 | 0.49 | 0.07 |
| PEMA | | 1.00 | 0.40 | 0.43 | 0.30 | 0.43 | 0.41 | 0.02 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.43 | 0.30 | 0.29 | 0.29 | 0.05 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.50 | 0.45 | 0.38 | 0.07 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.44 | 0.38 | 0.12 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.38 | 0.04 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.16 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |
| Similitud Sorensen cuantitativo (K_n) | | | | | | | | |
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.93 | 1.00 | 0.91 | 0.78 | 0.94 | 0.83 | 0.32 |
| PEMA | | 1.00 | 0.93 | 0.84 | 0.72 | 0.88 | 0.77 | 0.29 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.91 | 0.78 | 0.94 | 0.83 | 0.32 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.87 | 0.96 | 0.92 | 0.38 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.84 | 0.95 | 0.46 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.89 | 0.35 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.43 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |
| Similitud Sorensen basado en la dominancia (K_d) | | | | | | | | |
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.77 | 0.78 | 0.85 | 0.78 | 0.66 | 0.53 | 0.09 |
| PEMA | | 1.00 | 0.57 | 0.70 | 0.67 | 0.73 | 0.59 | 0.02 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.83 | 0.61 | 0.51 | 0.44 | 0.15 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.80 | 0.75 | 0.41 | 0.08 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.76 | 0.45 | 0.18 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.47 | 0.07 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.29 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |

El análisis Sørensen basado en la dominancia (Kd), mostró que los mayores índices de similitud estuvieron entre a las plantaciones de *V. koschnyi* y *H. alchorneoides*, *V. koschnyi* y *P. patula* y entre *V. koschnyi* y *V. ferruginea*. El menor índice de similitud se presenta entre las especies de *P. patula* y *V. guatemalensis* (Cuadro 3).

La similitud de la regeneración en las especies plantadas con el pasto fue bastante baja, pero los valores más altos se obtuvieron al compararlo con las plantaciones de *P. maculoba* y *H. alchorneoides* (Cuadro 3). Para el caso del bosque, los resultados fueron muy similares a los obtenidos con el índice de Sørensen sin modificar (Ks), siendo el pasto el más similar y *P. maculoba* como el ambiente con menor similitud a éste (Cuadro 3).

5.1.2 Latizales

En este estrato, la riqueza de especies resultó en un total de 288 especies encontradas dentro de todos los ambientes muestreados (0.576 ha), teniendo que las leñosas y lianas fueron las formas de crecimiento con mayor riqueza de especies (Cuadro 4).

Dentro de todas las especies plantadas evaluadas (área de muestreo de 0.432 ha) se obtuvo un total de 188 especies, siendo la mayor parte especies leñosas y lianas (Cuadro 4).

Cuadro 4: Riqueza de especies en el estrato de latizales encontrada en el área total de muestreo y dentro de cada sitio evaluado para cada una de las formas de crecimiento establecidas. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculoba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Sitio | Formas de crecimiento | | | | |
|----------------------|-----------------------|---------|--------|--------|-------|
| | Leñosas | Hierbas | Lianas | Palmas | Total |
| HYAL* | 37 | 1 | 15 | 0 | 53 |
| PEMA* | 45 | 2 | 27 | 0 | 74 |
| PIPA* | 39 | 6 | 32 | 0 | 77 |
| VIKO* | 52 | 2 | 30 | 1 | 85 |
| VOFE* | 63 | 4 | 40 | 1 | 108 |
| VOGU* | 51 | 3 | 38 | 0 | 92 |
| Total Plantaciones** | 106 | 11 | 69 | 2 | 188 |
| Pasto* | 30 | 3 | 41 | 0 | 74 |
| Bosque* | 81 | 7 | 43 | 9 | 140 |
| Gran Total*** | 163 | 16 | 99 | 10 | 288 |

Notas: * Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.072 ha
 ** Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.432 ha
 *** Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.576 ha

Analizando cada una de las especies plantadas (área de muestreo de 0.072 ha), la mayor abundancia y riqueza de especies de la regeneración de latizales se encontró bajo el dosel de

las plantaciones de *V. ferruginea*, *V. koschnyi* y *V. guatemalensis*, mientras que la especie plantada *H. alchorneoides* fue la que tuvo la menor abundancia y riqueza de especies de regeneradas en la categoría de latizales (Cuadro 4 y Fig. 6).

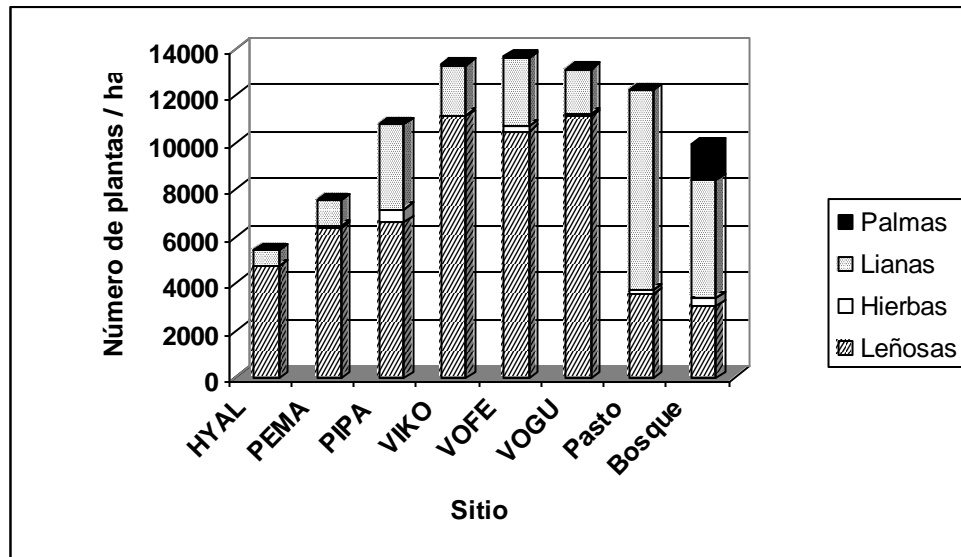


Figura 7: Abundancia total de plantas para la regeneración entre 150 cm de altura a 9.9 cm DAP en los diferentes sitios muestreados, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

Las especies que dominan bajo el dosel de las plantaciones forestales fueron prácticamente dos: *Piper colonense* C. DC. con valores altos de IVI en las plantaciones de *H. alchorneoides* (7.2), *V. koschnyi* (10.7) y mucho más altos dentro de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* (15.0 y 20.1 respectivamente); y *M. affinis*, que se encontró concentrada bajo el dosel de las plantaciones de *P. macroloba* y *P. patula* (IVI de 5.7 y 7.2 respectivamente) (Anexo 3).

Las plantas herbáceas tuvieron muy poca presencia, pero dentro de las más importantes se pueden mencionar *Costus laevis* Ruiz & Pav. bajo el dosel de las plantaciones de *H. alchorneoides* y *V. koschnyi* (IVI de 0.2 en ambos casos), *Costus bracteatus* Rowlee (IVI de 0.1) bajo el dosel de *P. patula*, *Heliconia pogonantha* Cufod. bajo el dosel de *V. guatemalensis* (IVI de 0.3), *Heliconia latispatha* Benth. bajo el dosel de *V. ferruginea* (IVI de 0.5) y *Besleria columneoides* Hanst. bajo el dosel de *P. macroloba* (IVI de 0.2) (Anexo 3).

La composición de las plantas de la forma de crecimiento liana fue variable, teniendo como las más importantes *Davilla nitida* (Vahl) Kubitzki dentro de *H. alchorneoides* (IVI de 0.7), *Sabicea panamensis* Wernham dentro de *V. koschnyi* (IVI de 1.6), *Piptocarpa poepiggiana* (DC.) Baker

bajo *V. guatemalensis* (IVI de 1.2) y *Piper multiplinervium* C. DC. dentro de las plantaciones de *P. macroloba*, *P. patula* y *V. ferruginea* (IVI de 1.3, 3.4 y 2.1 respectivamente) (Anexo 3).

Fueron pocas las palmas que aparecieron dentro de las plantaciones en la categoría de latizales (Cuadro 4). Las dos especies encontradas fueron *Geonoma congesta* H. Wendl. ex Spruce bajo el dosel de *V. koschnyi* (IVI de 0.2) y *Chamaedorea tepejilote* Liebm. ex Mart. encontradas bajo el dosel de *V. ferruginea* (IVI de 0.3) (Anexo 3).

Con ayuda de los valores del índice de valor de importancia, se pudo determinar que las plantas leñosas regeneradas dentro de las especies plantadas, son principalmente arbustos de porte bajo (Fig. 7). A pesar de ello, la presencia de árboles de porte mediano y grande (los cuales ocupan los estratos altos y medios del dosel de un bosque), llegaron a alcanzar valores superiores al 50 % del IVI relativo dentro de cada especie plantada (a excepción de las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*) (Fig. 7).

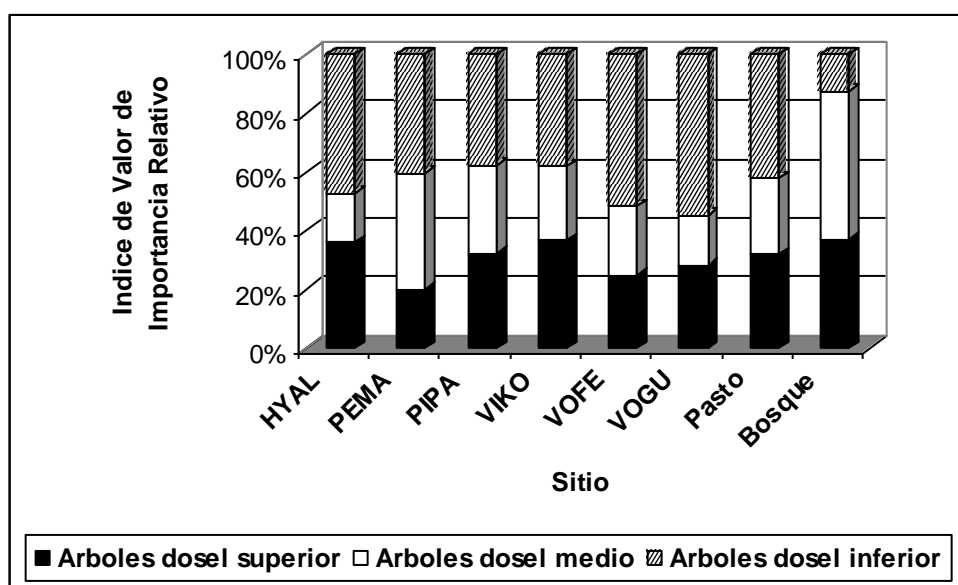


Figura 8: Índice de valor de importancia relativo de las plantas leñosas por tipo de hábito en cada uno de los sitios muestreados para el estrato de latizales, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

La presencia de regeneración de árboles de dosel superior tuvo en promedio un 30% del IVI total para las plantas leñosas, siendo *P. macroloba* la especie plantada con la menor proporción de este tipo de especies (20%) y *H. alchorneoides* y *V. koschnyi* como los sitios de mayor presencia de árboles de porte alto (36 y 37% respectivamente) (Fig. 7).

La abundancia de plantas en la categoría de latizales dentro de todos los ambientes muestreados, corresponde en su mayoría a plantas con una dispersión zoócora (Fig. 8). Las plantas anemócoras tuvieron presencia solamente bajo el dosel de las especies plantadas *P. patula*, *V. koschnyi*, *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* (Fig. 8). En las tres primeras especies plantadas, se debió a la presencia de regeneración de la especie *V. guatemalensis*, mientras que para la última especie plantada se debió a la presencia de regeneración de *V. guatemalensis*, *V. ferruginea* y *W. coccinea*.

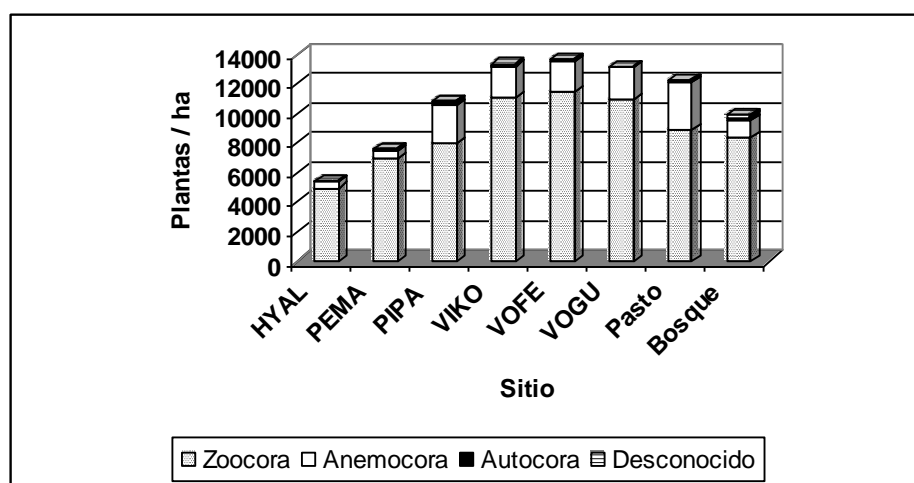


Figura 9: Sistema de dispersión de las plantas leñosas de la categoría de latizales encontradas en todos los sitios muestreados, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculosa*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

En el pasto abandonado (área de muestreo de 0.072 ha) se registraron 74 especies de latizales, siendo la mayoría lianas, seguidas de las leñosas y no se encontró ninguna especie de palma (Cuadro 4). Dentro de las plantas leñosas encontradas en el pasto dominan las especies *P. colonense* (IVI de 23.3), *M. affinis* (IVI de 16.6) y *A. floribunda* (IVI de 12.3). Dentro de las hierbas, el helecho arborescente *Alsophila cuspidata* (Kunze) D.S. Conant (IVI de 9.6) fue la especie de mayor importancia. Finalmente, las lianas *P. multiplinervium* (IVI de 22.2), *Doliocarpus multiflorus* Standl (IVI de 21.2) y *Paragonia pyramidata* (Rich.) Bureau (IVI de 12.6) fueron las especies de mayor importancia en este sitio (Anexo 3).

En el estrato de latizales, la abundancia de plantas en el pasto abandonado fue la mas alta registrada en todos los ambientes estudiados, pero al igual que con la riqueza de especies, un gran aporte de la abundancia de plantas fue debida a las lianas (Fig. 6).

La gran mayoría de las plantas encontradas en el pasto corresponden a la categoría de dispersión zoócora, aunque existe una presencia importante de plantas de dispersión anemócora (Fig. 8), principalmente por la abundancia de las lianas *Paragonia pyramidata* (Rich.) Bureau y dos especies del género *Anemopegma*.

La presencia de árboles de dosel inferior dentro de las plantas leñosas en el pasto, alcanzó valores de cercanos al 42% del IVI total para esta forma de crecimiento. (Fig.7).

Dentro del bosque (0.072 ha de área de muestreo) se encontraron un total de 140 especies, la mayoría leñosas y una cantidad importante de palmas (Cuadro 4). La composición en las leñosas mostró un dominio de este estrato por *Anaxagorea crassipetala* Hemsl. (IVI de 17), mientras que para las hierbas no se encontraron especies particularmente dominantes.

Para la forma de crecimiento de liana, la especie *Phyllodendron alliodorum* Croat & Grayum (IVI de 18) se mostró como una especie dominante. Las palmas por su parte, tuvieron a la especie *G. congesta* con un alto índice de valor de importancia (IVI de 23) (Anexo 3).

La abundancia de plantas latizales dentro del bosque fue baja, pero logró superar las plantaciones de *H. alchorneoides* y *P. maculosa*. Las lianas contienen una importante abundancia en este sitio y también fue notoria la presencia de palmas (Fig. 6)

La presencia de especies arbustivas en el bosque en el estrato de latizales resultó bastante baja (poco más del 13% del IVI total de las plantas leñosas), mientras que la presencia de plantas leñosas del dosel medio fue bastante (Fig. 7).

Al igual que en los otros ambientes, la mayoría de plantas latizales medidas en el bosque corresponden a una dispersión zoócora (Fig. 8). La abundancia de plantas de dispersión anemócora presentes (Fig. 8), corresponde principalmente al helecho *Salpichlaena volubilis* (Kaulf.) J. Sm., que tiene una forma de crecimiento de liana.

El resultado del análisis estadístico de la estructura de la regeneración de latizales establecidos bajo el dosel de las plantaciones forestales (Cuadro 5), mostró que existen diferencias significativas en la abundancia (ANDEVA, $F=3.800$, $P=0.020$) y la riqueza de especies (ANDEVA, $F=3.468$, $P=0.028$), pero no en la dominancia (ANDEVA, $F=2.911$, $P=0.053$), DAP medio (ANDEVA, $F=2.037$, $P=0.131$) y altura media (ANDEVA, $F=1.448$, $P=0.264$).

La estructura de la regeneración de latizales en el pasto abandonado cuenta con valores intermedios al rango reportado para la regeneración dentro de las plantaciones forestales en todas las variables medidas (Cuadro 5).

Para el caso del bosque, se puede ver que los valores registrados por los latizales se encuentran también con valores intermedios con respecto de la regeneración establecida bajo las plantaciones, con excepción de la riqueza de especies, la cual sigue siendo una de las mayores en comparación con los otros sitios evaluados (Cuadro 5).

La diversidad de la regeneración de latizales obtenida por medio del índice de Shannon-Weiner, mostró que las plantaciones de *P. patula* y *V. ferruginea* fueron las que presentaron los valores más altos, seguidas por *P. macroloba*, *V. koschnyi*, *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis* como la plantación con un menor valor de diversidad (Cuadro 5).

En los análisis de similitud de ambientes y de acuerdo con la riqueza de especies (índice Sörensen sin modificar, Ks), se tuvo como resultado que las plantaciones más similares fueron las de las especies *V. guatemalensis* con *V. ferruginea* y *P. patula*; y *V. guatemalensis* con *V. koschnyi*. Las plantaciones menos similares fueron *H. alchorneoides* con las plantaciones de *P. patula*, *V. ferruginea* y *P. macroloba* (Cuadro 6).

Cuadro 5: Resumen de los valores promedio por especie plantada de la regeneración de 150 cm altura a 9.9 cm DAP para el DAP, altura total, abundancia, dominancia, riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y su equitabilidad. Los valores entre paréntesis corresponden al error estándar de la media. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Sitio | DAP (cm)* | Altura (m) * | Abundancia (plantas/ha) * | Dominancia (m ² /ha) * | Riqueza de especies* | Diversidad | Equitabilidad |
|----------|------------------------|--------------------------|----------------------------|-----------------------------------|------------------------------|------------|---------------|
| HYAL | 2.2 (0.3) ^a | 3.64 (0.33) ^a | 5444 (1833) ^b | 3.09 (1.07) ^a | 1041.7 (229.5) ^b | 2.72 | 0.68 |
| PEMA | 1.4 (0.1) ^a | 2.95 (0.26) ^a | 7542 (865) ^{ab} | 2.16 (0.53) ^a | 1569.4 (235.0) ^{ab} | 3.08 | 0.71 |
| PIPA | 1.7 (0.2) ^a | 3.19 (0.18) ^a | 10806 (2369) ^{ab} | 4.77 (0.52) ^a | 1736.1 (341.2) ^{ab} | 3.22 | 0.74 |
| VIKO | 1.6 (0.1) ^a | 3.14 (0.20) ^a | 13306 (1101) ^{ab} | 5.06 (1.16) ^a | 1847.2 (118.7) ^{ab} | 2.96 | 0.67 |
| VOFE | 1.7 (0.1) ^a | 3.26 (0.13) ^a | 13639 (1646) ^a | 5.68 (0.60) ^a | 2305.6 (321.2) ^a | 3.23 | 0.69 |
| VOGU | 1.7 (0.2) ^a | 3.20 (0.13) ^a | 13111 (1693) ^{ab} | 5.34 (0.41) ^a | 2111.1 (390.9) ^{ab} | 2.62 | 0.58 |
| TOTAL** | 1.7 (0.1) | 3.23 (0.09) | 10641 (886) | 4.35 (0.39) | 1768.5 (133.6) | 3.24 | 0.64 |
| PASTO** | 1.3 (0.1) | 2.80 (0.12) | 12208 (1597) | 3.25 (0.56) | 1708.3 (212.0) | 3.26 | 0.76 |
| BOSQUE** | 1.5 (0.1) | 3.66 (0.16) | 9931 (577) | 4.15 (0.27) | 3263.9 (299.5) | 3.93 | 0.80 |

Notas: * Valores seguidos con la misma letra indican que no hay diferencia significativa (prueba Tukey, $\alpha=0.05$).

** Los totales para las especies plantadas, el pasto y el bosque no fueron analizados estadísticamente.

Los valores de similitud de las plantaciones con el bosque fue bastante baja, teniendo a la plantación de *P. macroloba* como el sitio más similar a este y *H. alchorneoides* como la de menor similitud (Cuadro 6). Las plantaciones más similares al pasto fueron *P. patula*, *V. guatemalensis* y *V. koschnyi*, mientras que las menos similares fueron las plantaciones de *P. macroloba* y *H. alchorneoides* (Cuadro 6).

De acuerdo con la abundancia (Sörensen cuantitativo, Kn), los valores obtenidos en los índices de similitud para la regeneración de latizales fueron bastante altos entre las especies plantadas, principalmente para las plantaciones de *V. koschnyi* con *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* y entre las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*. Por su parte, los índices de similitud

más bajos fueron entre las plantaciones de *H. alchorneoides* con las plantaciones de *V. guatemalensis*, *V. koschnyi* y *V. ferruginea* (Cuadro 6).

Cuadro 6: Índices de Sørensen sin modificar (Ks), Sørensen cuantitativo (Kn), Sørensen basado en la dominancia (Kd) para la regeneración de latizales (150 cm altura a 9.9 cm DAP) en cada uno de los sitios evaluados. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculosa*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Similitud Sorensen sin modificar (Ks) | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|-------|--------|
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.44 | 0.48 | 0.55 | 0.46 | 0.51 | 0.17 | 0.43 |
| PEMA | | 1.00 | 0.50 | 0.50 | 0.51 | 0.50 | 0.27 | 0.46 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.54 | 0.57 | 0.62 | 0.26 | 0.50 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.57 | 0.60 | 0.19 | 0.48 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.62 | 0.23 | 0.46 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.26 | 0.49 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.20 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |
| Similitud Sorensen cuantitativo (Kn) | | | | | | | | |
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.84 | 0.67 | 0.58 | 0.57 | 0.59 | 0.71 | 0.62 |
| PEMA | | 1.00 | 0.82 | 0.72 | 0.71 | 0.73 | 0.86 | 0.76 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.90 | 0.88 | 0.90 | 0.96 | 0.94 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.99 | 0.99 | 0.85 | 0.96 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.98 | 0.84 | 0.94 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.86 | 0.96 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.90 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |
| Similitud Sorensen basado en la dominancia (Kd) | | | | | | | | |
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.88 | 0.88 | 0.88 | 0.87 | 0.91 | 0.30 | 0.73 |
| PEMA | | 1.00 | 0.79 | 0.73 | 0.85 | 0.84 | 0.32 | 0.78 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.87 | 0.91 | 0.87 | 0.37 | 0.78 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.84 | 0.90 | 0.36 | 0.68 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.91 | 0.36 | 0.68 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.45 | 0.74 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.25 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |

El bosque fue más similar a la plantación de *P. patula*, en tanto que el menor valor de similitud con la plantación de *H. alchorneoides*. El valor de similitud entre el pasto y el bosque resultó bastante alto (Cuadro 6). Las plantaciones más similares al pasto fueron *V. guatemalensis*, *V. koschnyi*, *V. ferruginea* y *P. patula*, mientras que las menos similares fueron *P. macroloba* y *H. alchorneoides* (Cuadro 6).

En el análisis Sørensen basado en la dominancia (Kd), se encontraron altos valores de similitud entre las plantaciones de *V. guatemalensis* y *V. ferruginea*, *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides* y *P. macroloba* y *V. ferruginea*. Los menores valores de similitud se presentaron entre las especies de *P. macroloba* con *P. patula* y con *V. koschnyi* (Cuadro 6).

La similitud de las especies plantadas con el bosque fue bastante baja, pero los valores más altos fueron obtenidos con las plantaciones de *V. guatemalensis* y *P. patula* y los menores con *P. macroloba* y *H. alchorneoides* (Cuadro 6).

Para el caso del pasto, las plantaciones más similares fueron *P. patula*, *P. macroloba* y *V. guatemalensis* y las menos similares fueron *V. ferruginea* y *V. koschnyi*. El ambiente menos similar al bosque resultó ser, en este caso, el pasto (Cuadro 6).

5.1.3 Brinzales

Para la categoría de brinzales y dentro los todos ambientes analizados (0.288 ha de muestreo) se encontró un total de 264 especies, teniendo que la mayoría corresponden a las formas de crecimiento de leñosas y lianas (Cuadro 7).

Específicamente dentro de las plantaciones (0.216 ha de muestreo) se encontró un total de 189 especies, también en su mayoría especies leñosas y lianas (Cuadro 7).

Las especies plantadas *V. ferruginea*, *V. guatemalensis* y *P. macroloba* concentraron la mayor cantidad de especies, mientras que *H. alchorneoides* fue la plantación con menos especies presentes en la regeneración (Cuadro 7). Sin embargo, es importante mencionar que para las especies leñosas, ésta última plantación concentró una similar cantidad de especies que *V. koschnyi* y mayor cantidad de especies leñosas de las que se encontró bajo el dosel de *P. patula* (Cuadro 7).

Las plantaciones de *P. macroloba*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* concentraron la mayor cantidad de plantas en el estrato de brinzales (Fig. 9).

La composición de especies leñosas fue variable, pero las especies *P. colonense*, *V. guatemalensis*, *Piper generalense* Trel. y *Vismea billbergiana* Beurl. fueron las más abundantes de la regeneración de brinzales en las plantaciones.

Cuadro 7: Riqueza de especies en el estrato de brinzales encontrada en el área total de muestreo y dentro de cada sitio evaluado para cada una de las formas de crecimiento establecidas. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Sitio | Formas de crecimiento | | | | |
|----------------------|-----------------------|---------|--------|--------|-------|
| | Leñosas | Hierbas | Lianas | Palmas | Total |
| HYAL* | 44 | 2 | 10 | 1 | 57 |
| PEMA* | 52 | 11 | 20 | 2 | 85 |
| PIPA* | 35 | 10 | 24 | 1 | 70 |
| VIKO* | 43 | 8 | 11 | 1 | 63 |
| VOFE* | 60 | 10 | 22 | 2 | 94 |
| VOGU* | 57 | 6 | 25 | 1 | 89 |
| Total Plantaciones** | 110 | 23 | 52 | 4 | 189 |
| Pasto* | 26 | 3 | 17 | 2 | 48 |
| Bosque* | 71 | 8 | 18 | 8 | 105 |
| Gran Total*** | 157 | 29 | 68 | 10 | 264 |

Notas: * Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.036 ha
 ** Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.216 ha
 *** Cantidad de especies para un área de muestreo de 0.288 ha

La regeneración de *V. guatemalensis* estuvo concentrada bajo el dosel de la plantación de *P. patula*, la especie *P. generalense* lo estuvo bajo el dosel de la plantación de *P. macroloba* y la especie *V. billbergiana* fue importante bajo el dosel de la plantación de *V. koschnyi*. En el resto de las plantaciones, la especie más abundante dentro de la regeneración de brinzales fue *P. colonense*.

Las especies herbáceas presentes fueron pocas, pero *V. ferruginea*, *P. patula* y *P. macroloba* fueron las plantaciones que concentraron la mayor cantidad de especies de esta forma de crecimiento, mientras que la plantación de *H. alchorneoides* fue la que menos especies herbáceas tuvo (Cuadro 7).

La especie herbácea más abundante fue *Heliconia irrasa* Lane ex R.R.Sm., pero su abundancia se concentró principalmente bajo el dosel de las plantaciones de *Vochysia spp.* Otras especies importantes fueron *Costus bracteatus* Rowlee, que fue más abundante bajo el dosel de las plantaciones de *P. macroloba*, *P. patula* y *V. koschnyi*, y la especie *Dieffenbachia grayumiana* Croat, que fue más abundante bajo el dosel de *H. alchorneoides*.

Las especies de lianas tuvieron una abundancia importante bajo el dosel de las plantaciones de *V. ferruginea*, *V. guatemalensis*, *P. patula* y *P. macroloba* (Cuadro 7 y Fig. 9).

El análisis basado en la abundancia de especies de lianas dentro de cada plantación, dio como la especie más abundante a *P. multiplinervium*, con excepción de las plantaciones de *Vochysia spp.*, en donde a pesar de que *P. multiplinervium* tuvo una abundancia importante, las lianas de

la familia ARACEAE (principalmente de los géneros *Philodendron* y *Monstera*) fueron las más importantes.

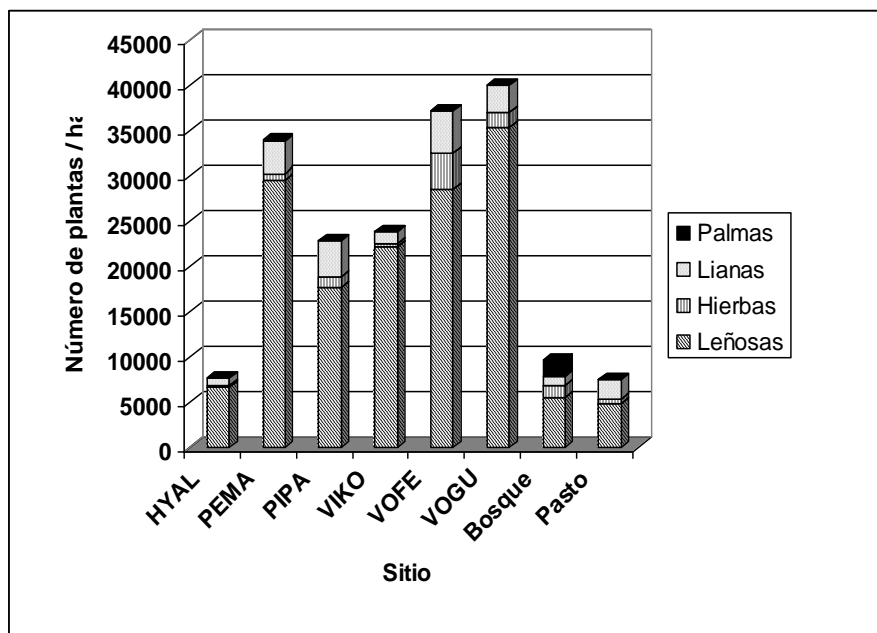


Figura 10: Abundancia de plantas por forma de crecimiento para la regeneración entre 30 cm y 150 cm de altura dentro de las especies plantadas, bosque natural y pasto abandonado, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculosa*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

Un análisis sobre las plantas leñosas de la categoría de brinzales encontradas dentro de las plantaciones, mostró que en promedio cerca del 26% de la abundancia de leñosas corresponde árboles que pueden alcanzar el dosel superior. Las especies plantadas *P. patula*, *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides* son las que registran la mayor abundancia de leñosas de porte alto (Fig. 10).

A excepción de *V. koschnyi*, todas las especies plantadas contienen una abundancia de arbustos en la regeneración de brinzales superior al 50% con respecto de la abundancia total de plantas leñosas (Fig. 10).

Los análisis de dispersión mostraron que la gran mayoría de plantas brinzales encontradas dentro de las especies plantadas, corresponden a una dispersión zoócora (Fig. 11). La presencia de plantas de dispersión anemócora fue importante bajo el dosel de las plantaciones de *P. patula*, *V. koschnyi*, *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* (Fig. 11), pero en todos los caso corresponde a una abundante regeneración de la especie *V. guatemalensis* y en el caso

específico de la última especie plantada mencionada, a una combinación en la regeneración de las especies de *V. guatemalensis* y *V. ferruginea*.

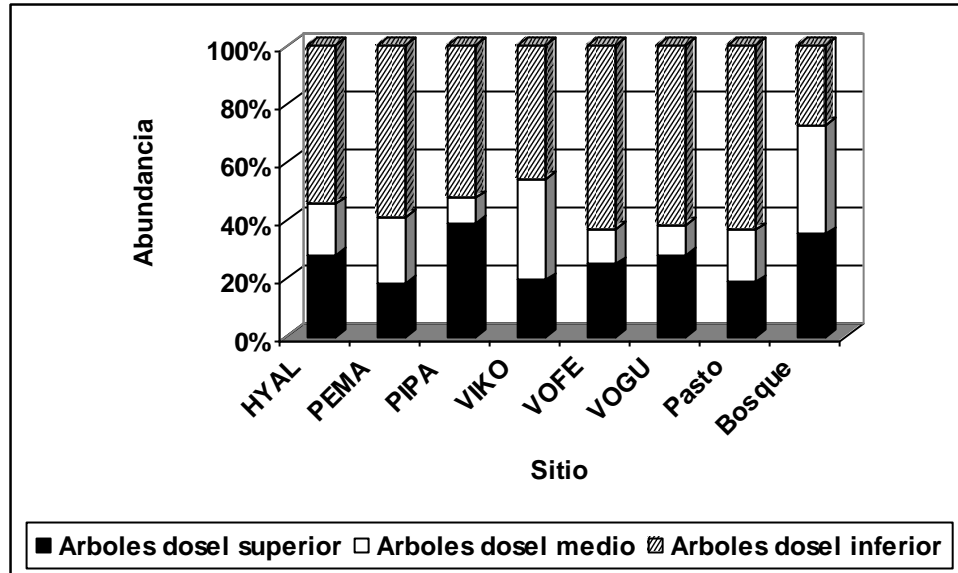


Figura 11: Abundancia relativa de las leñosas por tipo de hábito en cada uno de los sitios muestreados para el estrato de brinzales, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

Para el caso del bosque, se encontró un total de 105 especies en un área de muestreo de 0.036 ha (Cuadro 7). El bosque fue el ambiente con mayor riqueza de especies, teniendo la mayor cantidad de especies en las formas de crecimiento de leñosas y lianas, mientras las palmas tuvieron también una riqueza relativamente alta (Cuadro 7).

Los análisis de composición de especies indican que el bosque presentó tres especies leñosas como las más importantes: *P. macroloba*, *P. generalense* y *A. crassipetala*. Las hierbas fueron dominadas por *Asplundias cf. uncinata* Harling. Dentro de las lianas *P. multiplinervium* fue la especie más abundante. Finalmente, dentro de las especies de palmas las especies más abundantes fueron *Geonoma cuneata* H. Wendl. ex Spruce, *Asterogyne martiana* (H. Wendl.) H. Wendl. ex Hemsl. y *G. congesta*.

Los análisis de abundancia para brinzales, mostraron que el bosque tuvo una abundancia de plantas bastante baja comparado con la mayoría de las plantaciones y solamente superó al pasto y a la plantación de *H. alchorneoides*. Las formas de crecimiento de leñosas y las palmas fueron las de mayor abundancia (Fig. 6).

Al igual que en el estrato de latizales, la presencia de arbustos en los brinzales en el bosque fue bastante baja (cerca del 27%), comparado con la proporción de especies de árboles de porte medio y alto (Fig. 10). En el caso de la dispersión, el sistema zoócoro es el que domina en el bosque (Fig. 11).

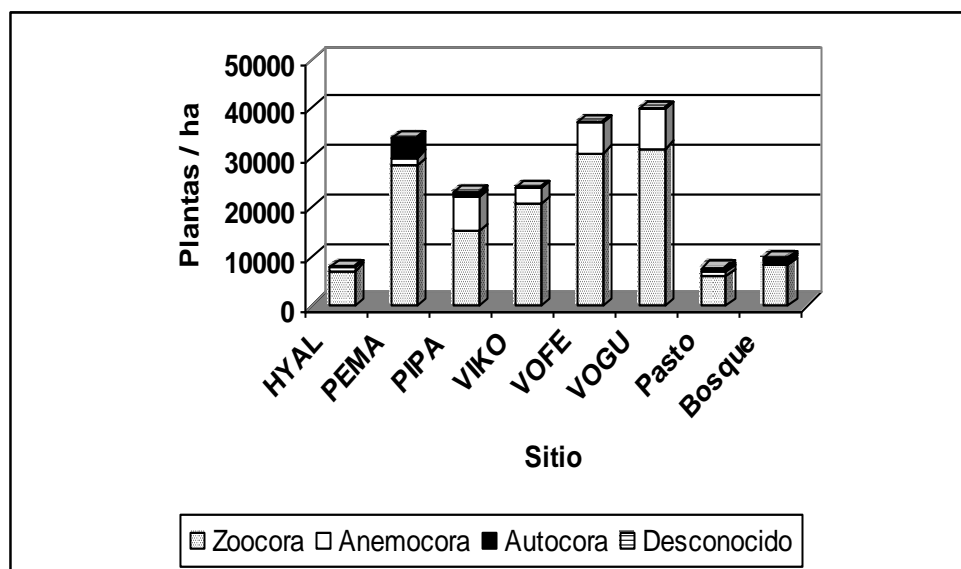


Figura 12: Abundancia de plantas por tipo de dispersión de la categoría de brinzales encontradas en todos los sitios muestreados, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. maculosa*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

El pasto fue el ambiente más pobre a nivel de riqueza de especies, con un total de 48 especies en un área de muestreo de 0.036 ha, siendo las formas de crecimiento de leñosas y las lianas las más importantes (Cuadro 7). Los análisis de composición de especies mostraron que *P. colonense*, *M. affinis* y *Leandra granatensis* Gleason fueron las especies leñosas más abundantes en el pasto. Las hierbas se concentraron en el helecho *A. cuspidata*, mientras que las lianas más abundantes fueron *Clidemia epiphytica* (Triana) Cogn. y *P. multiplinervium*. Las únicas dos especies de palmas encontradas (ambas con una abundancia muy baja) fueron *Euterpe precatória* Mart. e *I. deltoidea*.

El pasto fue el ambiente con menos abundancia de plantas en el estrato de brinzales, teniendo a las formas de crecimiento de leñosas y lianas como las más abundantes.

Dentro de las leñosas, los arbustos o plantas de pequeño porte son las que dominan la abundancia (arriba del 60%), solo comparable con la proporción de arbustos registrada bajo el dosel de las especies plantadas de *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* (Fig. 10), pero con una

abundancia total mucho mas baja (Fig. 9). La dispersión zoócora fue la de mayor importancia para los brinzales encontrados en el pasto (Fig. 11)

Los análisis estadísticos realizados para la regeneración de brinzales dentro de las plantaciones (Cuadro 8), mostraron que existen diferencias significativas entre la abundancia (ANDEVA, F=8.034, P<0.001) y la riqueza de especies de brinzales (ANDEVA, F=3.639, P=0.024), pero no en la altura media (ANDEVA, F=2.411, P=0.086).

Cuando la estructura de la regeneración de brinzales establecida dentro de las plantaciones forestales es comparada con la regeneración dentro del pasto abandonado, se puede ver que los valores de abundancia y riqueza de especies del pasto estan por debajo del rango reportado en las plantaciones. Adicionalmente, valores promedios registrados por los brinzales medidos en el bosque, ya no superan a los registrados en las plantaciones forestales (Cuadro 8).

Cuadro 8: Resumen de los valores promedio por especie plantada de la regeneración de 30 cm a 150 cm de altura para altura total, abundancia, riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y se equitabilidad. Los valores entre paréntesis corresponden al error estándar de la media. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Ambiente | Altura (m) * | Abundancia (plantas/ha) * | Riqueza de especies * | Diversidad | Equitabilidad |
|----------|--------------------------|-----------------------------|--------------------------|------------|---------------|
| HYAL | 0.67 (0.02) ^a | 7694 (4793) ^b | 21.8 (9.9) ^b | 3.28 | 0.81 |
| PEMA | 0.63 (0.04) ^a | 33944 (13715) ^a | 36.5 (1.9) ^{ab} | 3.04 | 0.68 |
| PIPA | 0.69 (0.04) ^a | 22833 (7522) ^{ab} | 30.5 (6.8) ^{ab} | 3.04 | 0.71 |
| VIKO | 0.68 (0.07) ^a | 23889 (10018) ^{ab} | 27.3 (7.1) ^{ab} | 2.81 | 0.68 |
| VOFE | 0.65 (0.05) ^a | 37250 (6451) ^a | 39.3 (9.0) ^{ab} | 2.81 | 0.62 |
| VOGU | 0.62 (0.02) ^a | 40083 (8220) ^a | 40.3 (4.3) ^a | 3.27 | 0.73 |
| TOTAL ** | 0.66 (0.05) | 27616 (13704) | 32.6 (9.3) | 2.76 | 0.53 |
| PASTO** | 0.69 (0.04) | 7556 (3874) | 18.8 (7.1) | 3.20 | 0.83 |
| BOSQUE** | 0.67(0.02) | 9583 (1235) | 40.0 (8.3) | 4.03 | 0.86 |

Notas: * Valores seguidos con la misma letra indican que no hay diferencia significativa (prueba Tukey, $\alpha=0.05$).

** Los totales para las especies plantadas, el pasto y el bosque no fueron analizados estadísticamente.

Los análisis de diversidad a nivel de brinzales, mostraron que el bosque fue el sitio más diverso de todos los ambientes muestreados (Cuadro 8). El pasto abandonado fue un ambiente con buena diversidad en comparación con algunas especies plantadas, como *P. macroloba*, *P. patula*, *V. koschnyi* y *V. ferruginea* (Cuadro 8). Un análisis mas detallado de la diversidad por forma de crecimiento, muestra que fueron las lianas en donde se dio una mayor diferencia entre el pasto y los otros sitios plantados.

El análisis de diversidad mostró que dentro de las plantaciones, las que tuvieron la mayor diversidad fueron *H. alchorneoides*, *V. guatemalensis*, seguidas por *P. macroloba*, *P. patula* y finalmente *V. ferruginea* y *V. koschnyi* como las menos diversas (Cuadro 8).

Las plantas leñosas bajo el dosel de *H. alchorneoides*, mantuvieron los valores de diversidad de especies más altos (3.01), mientras que la diversidad de lianas fue alta bajo el dosel de la plantación de *V. guatemalensis* (2.62).

Cuadro 9: Índices de Sørensen sin modificar (K_s), Sørensen cuantitativo (K_n) para la regeneración de brinzales (30 cm a 150 cm de altura) en cada uno de los sitios evaluados.

HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Similitud Sorensen sin modificar (K_s) | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|-------|--------|
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.48 | 0.46 | 0.62 | 0.52 | 0.52 | 0.46 | 0.20 |
| PEMA | | 1.00 | 0.51 | 0.52 | 0.51 | 0.53 | 0.37 | 0.17 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.53 | 0.51 | 0.49 | 0.37 | 0.17 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.47 | 0.54 | 0.40 | 0.19 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.57 | 0.35 | 0.23 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.35 | 0.23 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.17 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |
| Similitud Sorensen cuantitativo (K_n) | | | | | | | | |
| | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Pasto | Bosque |
| HYAL | 1.00 | 0.37 | 0.50 | 0.49 | 0.34 | 0.32 | 0.99 | 0.86 |
| PEMA | | 1.00 | 0.80 | 0.83 | 0.95 | 0.92 | 0.36 | 0.44 |
| PIPA | | | 1.00 | 0.98 | 0.76 | 0.73 | 0.50 | 0.59 |
| VIKO | | | | 1.00 | 0.78 | 0.75 | 0.48 | 0.57 |
| VOFE | | | | | 1.00 | 0.96 | 0.34 | 0.41 |
| VOGU | | | | | | 1.00 | 0.32 | 0.39 |
| Pasto | | | | | | | 1.00 | 0.88 |
| Bosque | | | | | | | | 1.00 |

Solo 4 especies de palmas fueron encontradas dentro de la categoría de brinzales y con valores de abundancia bastante bajos (no más de 84 plantas por hectárea). La especie más abundante fue *E. precatória*, la cual se encontró mayormente dentro de las especies de *H. alchorneoides*, *P. macroloba* y *V. guatemalensis*. La especie *C. tepejilote* fue muestreada bajo el dosel de *P. patula* y *V. ferruginea*. La especie *G. congesta* fue encontrada creciendo bajo el dosel de *V.*

koschnyi. Finalmente, la especie *I. deltoidea* muestreada bajo el dosel de la plantación de *V. ferruginea*.

Los análisis de similitud utilizando Sorensen sin modificar (Ks), mostraron que las plantaciones más similares fueron entre *H. alchorneoides* con *V. koschnyi* y entre *V. ferruginea* con *V. guatemalensis*, mientras que las de menor similitud fueron entre *H. alchorneoides* con *P. patula* y entre *V. koschnyi* con *V. ferruginea* (Cuadro 9).

De acuerdo con el análisis de Sorensen cuantitativo (Kn), las plantaciones con mayor similitud fueron *P. patula* y *V. koschnyi*, seguidas por *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*. Los valores más bajos fueron obtenidos de las combinaciones de *H. alchorneoides* con *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides* con *V. ferruginea* (Cuadro 9).

Los análisis de similitud con el bosque, mostraron que la plantación de *H. alchorneoides* fue la más similar a éste, tanto considerando las especies como la abundancia de plantas. Las plantaciones menos similares al bosque fueron *P. macroloba* y *P. patula* para Sorensen sin modificar y *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* para Sorensen cuantitativo (Cuadro 9).

Al comparar el pasto con los otros ambientes, tanto en los análisis de Sorensen sin modificar y como de Sorensen cuantitativo, la plantación de *H. alchorneoides* resultó ser el ambiente más similar al pasto, en tanto que las plantaciones de *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* fueron las menos similares (Cuadro 9).

5.1.4 Regeneración de gramíneas y helechos

Dentro de todos los ambientes muestreados (0.096 ha), se encontró un total de 23 especies, 16 de ellas dentro de la categoría de helechos y 7 especies de gramíneas.

Dentro de las especies plantadas (0.072 ha) fueron muestreadas 21 especies, 14 de ellas helechos y solamente 7 especies de gramíneas. La especie plantada con mayor riqueza de especies fue *P. macroloba* con 13 especies, seguida por *H. alchorneoides* y *P. patula* ambas con 9 especies, *V. koschnyi* con 7 especies y finalmente *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* con 6 especies (Fig. 12).

Los helechos dominan la composición de plantas dentro de las especies plantadas. En la figura 12 se puede ver que la mayor riqueza de helechos se encontró bajo el dosel de *P. macroloba* (9 especies), seguida por *P. patula* (7 especies) y *H. alchorneoides* (6 especies). El helecho *Neprholepis biserrata* (Sw.) Schott fue la especie más abundante en todas las especies plantadas analizadas, pero sus valores de abundancia variaron de poco más de 13167 plantas por hectárea dentro de *V. ferruginea* hasta 124750 plantas por hectárea bajo el dosel de *H. alchorneoides* (Fig. 12).

Esta gran abundancia del helecho hizo que la plantación de *H. alchorneoides* posea los valores mas altos de abundancia por hectárea, seguida por *V. kochnyi*, *P. patula*, *P. macroloba*, *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* como la plantación con menos abundancia de plantas (Fig. 12).

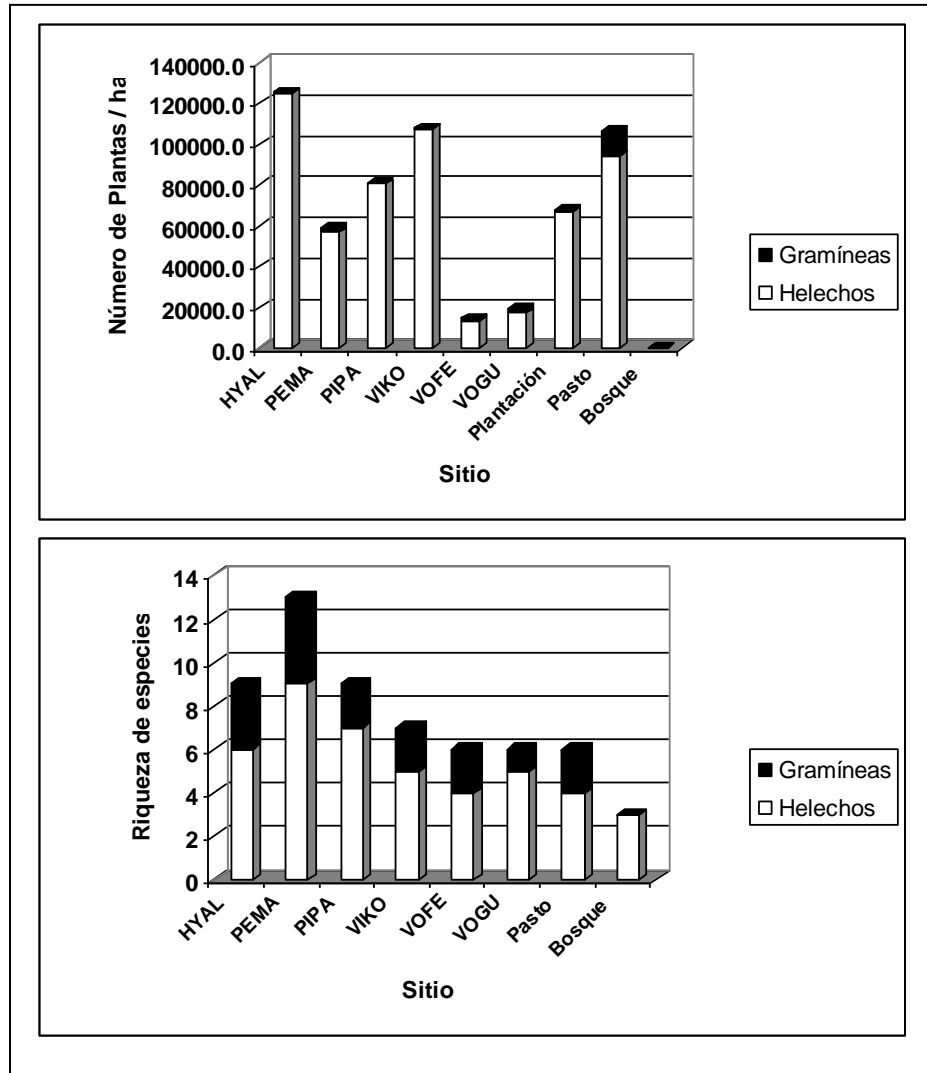


Figura 13: Abundancia y riqueza de especies de pastos y helechos encontrados en cada ambiente muestreado, Estación Biológica La Selva, Costa Rica. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

Analizando los bloques experimentales, se encontró que los helechos se concentran básicamente en los bloques 2 y 4, siendo el bloque 1 el que concentró la menor abundancia (99333 plantas por hectárea aproximadamente), mientras que el bloque 4 fue el que tuvo la mayor abundancia (417556 plantas por hectárea).

Las gramíneas se presentaron en forma menos abundante también en el bloque 1 (2222 plantas por hectárea) y se concentraron en los bloques 3 y 4 (con 5333 a 7556 plantas por hectárea respectivamente). Esta alta abundancia dentro de las especies plantadas se debió principalmente a la especie *Scleria melaleuca* Rchb. f. Schldl. & Cham., la cual se encontró creciendo en forma más abundante bajo el dosel de las plantaciones de *P. macroloba* y *P. patula*.

Los análisis estadísticos (Cuadro 10) mostraron que dentro de las especies plantadas existe diferencia significativa entre la abundancia (ANDEVA, $F=4.269$, $P=0.013$), pero no en la riqueza de especies (Prueba de Friedman, $X^2=0.765$, $P=0.858$) (Cuadro 10).

Al analizar la regeneración de las gramíneas y helechos dentro del pasto, se puede notar que su abundancia promedio fue mayor a la reportada en las plantaciones forestales, aunque la riqueza de especies si estuvo dentro del rango de valores encontrado en los sitios plantados. Para el caso del bosque, tanto la abundancia como la riqueza de especies fue sustancialmente menor al rango de valores reportado para la regeneración de gramíneas y helechos dentro de las plantaciones forestales (Cuadro 10).

Cuadro 10: Resumen de los valores promedio de la abundancia (plantas por hectárea), riqueza de especies, índice de diversidad Shannon-Weiner y Equitabilidad para los helechos y pastos encontrados dentro de los ambientes evaluados. Los valores entre paréntesis corresponden al error estándar de la media. HYAL = *H. alchorneoides*; PEMA = *P. macroloba*; PIPA = *P. patula*; VIKO = *V. koschnyi*; VOFE = *V. ferruginea*; VOGU = *V. guatemalensis*.

| Ambiente | Abundancia (plantas/ha) * | Riqueza de especies * | Diversidad | Equitabilidad |
|----------|-------------------------------|------------------------|------------|---------------|
| HYAL | 7250.0 (343.6) ^{ab} | 3.8 (0.5) ^a | 0.39 | 0.18 |
| PEMA | 7000.0 (1239.8) ^{ab} | 5.5 (0.9) ^a | 0.77 | 0.30 |
| PIPA | 9000.0 (490.7) ^b | 5.8 (0.8) ^a | 0.53 | 0.24 |
| VIKO | 6666.7 (1122.2) ^{ab} | 4.0 (0.7) ^a | 0.33 | 0.17 |
| VOFE | 2916.7 (809.4) ^a | 2.8 (0.8) ^a | 0.46 | 0.26 |
| VOGU | 4416.7 (1517.6) ^{ab} | 3.0 (0.8) ^a | 0.65 | 0.36 |
| TOTAL** | 6208.3 (1352.9) | 4.1 (0.9) | 0.51 | 0.17 |
| PASTO** | 9166.7 (1518.4) | 3.0 (0.4) | 0.56 | 0.31 |
| BOSQUE** | 583.3 (393.8) | 0.8 (0.5) | 1.35 | 0.98 |

Notas: * Valores seguidos con la misma letra indican que no hay diferencia significativa (prueba Tukey, $\alpha=0.05$).

** Los totales para las especies plantadas, pasto y bosque no fueron analizados estadísticamente.

Dentro del pasto abandonado se encontraron solo 6 especies, 4 de ellas helechos y 2 especies de gramíneas. Al igual que en las plantaciones, el helecho *N. biserrata* fue la especie mas abundante, mientras que en el caso de las gramíneas, lo es la especie *Panicum sp.*

En el bosque se contabilizaron solamente 4 especies de helechos y con una abundancia muy baja en comparación con los otros sitios estudiados (Fig. 12). Las especies *Lomariopsis vestita* Fourn. y *Polybrotrya sp* fueron las más abundantes.

El índice de diversidad Shannon-Weiner mostró al bosque como el ambiente de mayor diversidad. Dentro de las plantaciones, los sitios más diversos fueron las especies plantadas de *V. guatemalensis* y *P. macroloba*. El pasto por su parte, resultó ser un sitio de baja diversidad de plantas, aunque superó los valores encontrados en las especies plantadas, con excepción de *V. guatemalensis* (Cuadro 10).

Cuadro 11: Resultado del análisis de regresión para la abundancia de helechos dentro de todas la especies plantadas estudiadas. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | Abundancia de helechos |
|---|------------------------|
| Distancia a bosque | ----- |
| Distancia a árboles aislados | ----- |
| Pendiente | 0.2676 (+) |
| Cobertura copa | 0.4393 (-) |
| Densidad copa | ----- |
| Densidad plantación | ----- |
| Área basal | 0.3235 (-) |
| Altura plantación | ----- |
| Hojarasca suelo | ----- |
| Caída hojarasca | ----- |
| Densidad aparente | ----- |
| COS* | ----- |
| pH | 0.1293 (-) |
| N | 0.2334 (-) |
| P | ----- |
| Ca | 0.1523 (-) |
| Mg | 0.1659 (-) |
| K | 0.3594 (-) |
| *Nota: COS = Carbono orgánico del suelo | |

Un análisis de regresión realizado con la abundancia de helechos en las especies plantadas en todos los bloques experimentales muestreados ($n = 24$) mostró que ciertas características (como la pendiente del terreno) están asociadas positivamente con la abundancia de los helechos, mientras que otras características (como la cobertura del dosel, la ocupación de la especie plantada y ciertas características químicas del suelo) se relacionan negativamente con la abundancia de helechos (Cuadro 11).

5.2 Análisis de variables

Los análisis de variables utilizadas en los análisis de regresión se resumen en el cuadro 12.

Cuadro 12: Valores medios de las variables complementarias medidas en cada una de las especies plantadas a los 16 años de edad. La desviación estándar está dentro de los paréntesis. Los promedios seguidos por diferente letra indican una diferencia significativa entre ellos.

| Variable | Nivel de Significancia | Especie plantada | | | | | |
|---|------------------------|-------------------------|---------------------|-------------------|--------------------|----------------------|-------------------------|
| | | <i>H. alchorneoides</i> | <i>P. macroloba</i> | <i>P. patula</i> | <i>V. koschnyi</i> | <i>V. ferruginea</i> | <i>V. guatemalensis</i> |
| Distancia a Fuentes de semilla (m) | P = 0.98 | 321.6 (41.7) | 346.8 (34.6) | 336.9 (37.6) | 324.8 (40.1) | 327.1 (31.3) | 322.1 (39.8) |
| Pendiente (%) | P = 0.18 | 20.6 (6.2) | 31.5 (8.2) | 15.7 (4.2) | 17.0 (5.1) | 11.8 (4.8) | 17.1 (4.1) |
| Cobertura de copa (%) | P = 0.28 | 9.8 (1.2) | 8.5 (2.9) | 14.6 (3.5) | 12.2 (4.9) | 10.7 (1.9) | 8.6 (0.8) |
| Densidad de copas (m ² ha ⁻¹) | P < 0.001 | 1562.7 (36.3)c | 2505.9 (237.2)a | 2682.0 (44.6)a | 1874.5 (237.7)bc | 960.7 (211.3)c | 2242.0 (142.9)ab |
| Densidad de árboles (árboles plantados ha ⁻¹) | P < 0.001 | 347.2 (11.4)dc | 603.8 (83.7)a | 272.0 (6.6)de | 453.3 (48.5)bc | 194.8 (47.2)e | 515.0 (31.7)ab |
| Area basal (m ² ha ⁻¹) | P < 0.001 | 15.8 (0.9)a | 22.2 (4.5)a | 19.8 (1.3)a | 20.4 (3.6)a | 20.0 (2.7)a | 41.5 (3.8)b |
| Altura promedio de la plantación (m) | P < 0.001 | 22.1 (1.1)ab | 13.6 (2.2)c | 23.2 (0.8)ab | 19.1 (1.7)bc | 27.1 (1.4)a | 23.7 (0.9)ab |
| Abundancia de helechos (plants ha ⁻¹) | P = 0.19 | 124750.0 (48376.3) | 56916.7 (28803.1) | 80416.7 (33959.8) | 107083.3 (63869.9) | 13166.7 (3301.2) | 17333.3 (9494.6) |
| Acumulación de hojarasca (Mg ha ⁻¹) ^{A)} | P < 0.01 | 7.2 (0.7)a | 4.7 (0.6)ab | 5.1 (0.4)ab | 3.6 (0.3)b | 7.1 (0.9)a | 6.9 (0.9)a |
| Producción de hojarasca (Mg ha ⁻¹ year ⁻¹) ^{A)} | P < 0.01 | 11.7 (0.6)a | 10.3 (0.6)ab | 10.0 (0.7)ab | 7.4 (0.5)b | 11.4 (1.4)a | 10.1 (0.4)ab |
| Densidad aparente del suelo (Mg m ⁻³) ^{B)} | P < 0.05 | 0.69 ab | 0.6 ab | 0.78 b | 0.71 ab | 0.51 a | 0.61 ab |
| Carbono orgánico (g Kg ⁻¹) ^{B)} | P < 0.01 | 49.3 ab | 44.5 a | 44.5 a | 46.1 a | 55.1 b | 50.6 ab |
| Nitrógeno total (g Kg ⁻¹) ^{B)} | P < 0.01 | 3.66 ab | 3.51 ab | 3.36 a | 3.55 ab | 4.22 b | 4.01 ab |
| Fósforo extraíble (mg Kg ⁻¹) ^{B)} | P = 0.15 | 3.3 | 4.2 | 4.2 | 4.7 | 4.2 | 3.2 |
| pH (en agua) ^{B)} | P < 0.01 | 4.31 ab | 4.15 a | 4.36 ab | 4.3 ab | 4.47 b | 4.48 b |
| Ca (cmol _c Kg ⁻¹) ^{B)} | P = 0.24 | 0.39 | 0.37 | 0.44 | 0.31 | 0.85 | 0.41 |
| Mg (cmol _c Kg ⁻¹) ^{B)} | P = 0.27 | 0.53 | 0.26 | 0.36 | 0.31 | 0.46 | 0.57 |
| K (cmol _c Kg ⁻¹) ^{B)} | P = 0.61 | 0.13 | 0.15 | 0.15 | 0.11 | 0.16 | 0.13 |

Notas: A) fuente Raich *et al.*, 2007

B) fuente Russell *et al.*, 2007

5.2.1 Distancia promedio a remanentes de bosque y árboles aislados

En el estrato de fustales, la distancia a posibles fuentes de semilla estuvo relacionada negativamente con la abundancia, la dominancia y la riqueza de especies establecidas bajo el dosel de *V. koschnyi* (Cuadro 16), la dominancia de plantas bajo el dosel de *H. alchorneoides* (Cuadro 13) y la abundancia de la regeneración bajo el dosel de *V. ferruginea* (Cuadro 17). En el estrato de latizales solamente la dominancia de *V. guatemalensis* estuvo relacionada negativamente por la distancia a las posibles fuentes semilleras (Cuadro 18). Finalmente en el caso del estrato de brinzales, básicamente la riqueza de especies de la regeneración bajo el dosel de *P. maculosa* y de *V. guatemalensis* se encontró relacionada negativamente con esta variable (Cuadro 14 y 17 respectivamente).

5.2.2 Pendiente promedio del terreno

La pendiente es uno de los factores que tuvo una relación negativa con la regeneración de fustales en la mayoría de las especies plantadas estudiadas (con excepción de *P. maculosa* y *V. koschnyi*), principalmente en la riqueza y la dominancia de plantas (Cuadros de 13 a 18). En el estrato de latizales, solamente se relacionó negativamente con la abundancia de plantas bajo el dosel de *V. koschnyi* (Cuadro 16) y la dominancia bajo el dosel de *V. ferruginea* (Cuadro 17). En los brinzales, la pendiente se relacionó negativamente solamente con la abundancia de plantas bajo el dosel de *P. maculosa* (Cuadro 14) y la abundancia y riqueza de especies bajo el dosel de *V. koschnyi* (Cuadro 16).

5.2.3 Cobertura de copa del dosel

En el estrato de fustales, la cobertura tuvo una relación positiva con la riqueza de especies bajo el dosel de *H. alchorneoides* (Cuadro 13) y la dominancia de plantas bajo el dosel de *P. patula* (Cuadro 15). En el estrato de latizales los efectos son variables, teniendo que la cobertura se relacionó positivamente con la dominancia de plantas bajo el dosel de *H. alchorneoides* (Cuadro 13) y la abundancia y riqueza de especies bajo el dosel de *V. koschnyi* (Cuadro 16), pero negativamente con la abundancia de la regeneración dentro de las plantaciones de *P. maculosa* y *V. ferruginea* (Cuadro 14 y 17 respectivamente). En los brinzales, la cobertura tuvo una relación negativa sobre la abundancia de plantas en *V. ferruginea* (Cuadro 17), en tanto que hubo una relación positiva con la abundancia de plantas dentro de *P. maculosa* (Cuadro 14) y la abundancia y riqueza de especies en *V. koschnyi* (Cuadro 16).

5.2.4 Densidad de copas de la especie plantada

En el caso de los fustales, la densidad de copa de las plantaciones estuvo relacionada positivamente solamente con la riqueza de especies regeneradas dentro de *H. alchorneoides* (Cuadro 13). En el estrato de latizales sin embargo, estuvo relacionada positivamente con la abundancia y dominancia en *P. macroloba* (Cuadro 14) y la abundancia, la riqueza de especies y dominancia en *V. koschnyi* (Cuadro 16), pero estuvo relacionada negativamente con la abundancia y la dominancia de la regeneración en *V. ferruginea* (Cuadro 17). En el estrato de brinzales, la densidad de copas estuvo relacionada negativamente con la abundancia de la regeneración dentro de las plantaciones de *P. patula* y *V. guatemalensis* (Cuadro 15 y 18 respectivamente), pero estuvo positivamente relacionada con la riqueza de especies en *V. koschnyi* (Cuadro 16).

5.2.5 Densidad de plantación

La densidad de los árboles plantados se relacionó positivamente con la abundancia y dominancia de la regeneración de fustales dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14). Los latizales se relacionaron negativamente con la riqueza de la regeneración dentro de *H. alchorneoides* (Cuadro 13), pero positivamente con la abundancia, riqueza de especies y dominancia de plantas dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16) y la abundancia y dominancia de plantas dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17). En el estrato de brinzales, esta variable estuvo relacionada positivamente con la riqueza de especies dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16) y negativamente con la abundancia de la regeneración dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18).

5.2.6 Area basal plantación

El área basal ocupada por las especies plantadas solo estuvo positivamente relacionada con la abundancia y la dominancia de la regeneración de fustales dentro de *P. patula* (Cuadro 15). En el estrato de latizales, aunque el área basal pareció tener mas influencia sobre la regeneración, solo en algunos casos se relacionó positivamente con la abundancia y dominancia, como en *H. alchorneoides* y *V. koschnyi* (Cuadro 13 y 16 respectivamente) y en otras negativamente, como en *P. macroloba*, *P. patula* y *V. ferruginea* (Cuadro 14, 15 y 17 respectivamente). Los brinzales por su parte estuvieron una relación positiva con la ocupación de la especie plantada en la abundancia y riqueza de especies regeneradas dentro de *H. alchorneoides* y *V. koschnyi* (Cuadro 13 y 16 respectivamente), pero esta variable estuvo negativamente relacionada con la riqueza de especies dentro de *P. patula* (Cuadro 15).

5.2.7 Altura media de la plantación

En el estrato de fustales, la altura de la plantación se relacionó positivamente con la regeneración natural establecida en los aspectos de dominancia dentro de *P. patula* (Cuadro 15) y la riqueza de especies dentro de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* (Cuadro 17 y 18 respectivamente), pero estuvo negativamente relacionada con la riqueza de especies dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14). En el estrato de latizales, la altura de la plantación se relacionó positivamente a la abundancia de la regeneración dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16) y a la riqueza de especies y la abundancia dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18), pero tuvo una relación negativa con la riqueza de especies y la dominancia de la regeneración natural dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14). En el estrato de brinzales, esta variable estuvo positivamente relacionada con la abundancia de plantas dentro de *H. alchorneoides* (Cuadro 13) y la riqueza de especies y la abundancia dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16).

5.2.8 Hojarasca acumulada sobre el suelo

Los fustales estuvieron relacionados positivamente con la hojarasca acumulada en el suelo, específicamente para la abundancia y dominancia dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17) y la dominancia dentro de *P. patula* (Cuadro 15), pero la hojarasca acumulada estuvo relacionada negativamente con la abundancia de plantas dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14). En el estrato de latizales la dominancia de la regeneración dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16) estuvo relacionada negativamente con esta variable, lo mismo que la abundancia dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17). En el estrato de los brinzales, la hojarasca del suelo se relacionó negativamente con la abundancia de plantas dentro de *V. guatemalensis*, pero tuvo una relación positiva con la riqueza de especies dentro de esta misma especie plantada (Cuadro 18).

5.2.9 Producción de hojarasca

En el estrato de fustales la producción de hojarasca estuvo relacionada positivamente con el área basal ocupada por la regeneración dentro de las especies plantadas de *P. patula* y *V. koschnyi* (Cuadro 15 y 16 respectivamente). En el estrato de latizales solamente estuvo positivamente relacionada con la abundancia de plantas regeneradas dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16). Finalmente, en el estrato de brinzales la producción de hojarasca estuvo relacionada positivamente con la abundancia y riqueza de especies establecidas dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16).

5.2.10 Abundancia de helechos

La abundancia de los helechos no tienen ninguna relación con la estructura actual de la regeneración de fustales, pero en el estrato de latizales estuvo negativamente relacionado con la abundancia y dominancia de plantas dentro de *H. alchorneoides* (Cuadro 13) y la abundancia dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16), mientras que si estuvieron relacionados positivamente con la riqueza de especies y la dominancia de la regeneración dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14) y con la riqueza de especies dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17). Los brinzales dentro de *H. alchorneoides* y *V. koschnyi* (Cuadro 13 y 16 respectivamente) estuvieron negativamente relacionados en su riqueza de especies y su abundancia con respecto a la abundancia de los helechos.

5.2.11 Densidad aparente del suelo

En el estrato de fustales, existió una relación negativa entre la densidad aparente del suelo con la riqueza de especies y la abundancia de la regeneración establecida dentro de *H. alchorneoides* y *V. ferruginea* (Cuadro 13 y 17 respectivamente) y la dominancia de la regeneración dentro de *P. patula* (Cuadro 15). En los latizales la riqueza de especies dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18) se relacionó negativamente con la densidad aparente del suelo, mientras que existió una relación positiva entre ésta variable con la dominancia y riqueza de especies dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16). Los resultados no mostraron ninguna relación entre la densidad aparente del suelo y la estructura de los brinzales.

5.2.12 El pH del suelo

En los fustales solamente la riqueza de especies dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14) tuvo una relación negativa con la acidez del suelo. Los latizales curiosamente estuvieron positivamente relacionados con la riqueza de especies para la regeneración establecida dentro de *H. alchorneoides* y *P. patula* (Cuadro 13 y 15 respectivamente) y en su abundancia para la regeneración dentro de *P. patula* y *V. ferruginea* (Cuadro 15 y 17 respectivamente). Los brinzales también tuvieron una relación positiva con el pH para la riqueza de especies dentro de *P. patula* (Cuadro 15) y la abundancia de plantas dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18), pero la riqueza de especies dentro de *P. macroloba* tuvo una relación negativa con el incremento del pH (Cuadro 14).

5.2.13 Carbono orgánico del suelo

En la regeneración de fustales, el carbono orgánico se relacionó positivamente con la riqueza de especies dentro de las plantaciones de *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis* (Cuadro 13 y 18

respectivamente) y con la dominancia de la regeneración establecida dentro de *P. patula* (Cuadro 15). De la misma forma, en el estrato de los latizales, se encontró una relación positiva entre la riqueza de especies regeneradas dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18) y con la dominancia de plantas dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17). Finalmente, esta variable se relacionó positivamente con la abundancia de plantas brinzales dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14).

5.2.14 Nitrógeno total

El estrato de fustales muestra el mismo comportamiento que con el carbono orgánico del suelo: se encontró una relación positiva entre el nitrógeno total presente con la riqueza de especies dentro de las plantaciones de *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis* (Cuadro 13 y 18 respectivamente) y con la dominancia de la regeneración establecida dentro de *P. patula* (Cuadro 15). En el estrato de latizales sin embargo, aunque también se encontró una relación positiva con la riqueza de especies dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18) y la dominancia dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17) estuvo relacionada negativamente con la dominancia dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16). En el estrato de brinzales, el nitrógeno se relacionó positivamente con la abundancia de plantas dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14).

5.2.15 Fósforo extraíble

El fósforo estuvo relacionado negativamente con la riqueza de especies fustales y la abundancia de plantas latizales dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17), pero estuvo positivamente relacionado con la dominancia de plantas latizales dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18). En el estrato de brinzales, el fósforo estuvo relacionado negativamente con la abundancia de plantas dentro de *P. patula* y *V. guatemalensis* (Cuadro 15 y 18 respectivamente), pero positivamente relacionado con la riqueza de especies dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18).

5.2.16 Cationes

La regeneración de fustales se relacionó positivamente con la presencia de cationes en su abundancia y riqueza de especies dentro de *P. patula* (Cuadro 15) y con la dominancia y riqueza de especies dentro de *V. ferruginea* (Cuadro 17). En el estrato de latizales, éstos estuvieron positivamente relacionados con la abundancia y dominancia dentro de *H. alchorneoides* (Cuadro 13), la abundancia, dominancia y riqueza de especies dentro de *V. koschnyi* (Cuadro 16) y la abundancia de plantas dentro de *V. guatemalensis* (Cuadro 18), pero estuvieron negativamente relacionados con la riqueza de especies y la dominancia de plantas dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14). En el estrato de brinzales, los cationes se relacionaron

positivamente con la riqueza de especies y la abundancia dentro de *H. alchorneoides* y *V. kochnyi* (Cuadro 13 y 16 respectivamente) y con la abundancia de plantas dentro de *P. macroloba* (Cuadro 14).

Cuadro 13: Resultado del análisis de regresión para *Hyeronima alchorneoides* de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | FUSTALES | | | LATIZALES | | | BRINZALES | |
|------------------------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|
| | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies |
| Distancia a bosque | ----- | ----- | 0,92 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Distancia a árboles aislados | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,70 (+) | ----- |
| Pendiente | ----- | 0,96 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Cobertura copa | ----- | 0,85 (+) | ----- | ----- | ----- | 0,72 (+) | ----- | ----- |
| Densidad copa | ----- | 0,82 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Densidad plantación | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,77 (-) | ----- | ----- | ----- |
| Área basal | ----- | ----- | ----- | 0,86 (+) | 0,72 (+) | 0,71 (+) | 0,92 (+) | 0,94 (+) |
| Altura plantación | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,84 (+) | ----- |
| Hojarasca suelo | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Caída hojarasca | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Abundancia helechos | ----- | ----- | ----- | 0,82 (-) | ----- | 0,75 (-) | 0,92 (-) | 0,98 (-) |
| Densidad aparente | 0,86 (-) | 0,95 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| COS* | ----- | 0,84 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| pH | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,94 (+) | ----- | ----- | ----- |
| N | ----- | 0,83 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| P | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Ca | ----- | ----- | ----- | 0,93 (+) | ----- | 0,72 (+) | 0,78 (+) | ----- |
| Mg | ----- | ----- | ----- | 0,83 (+) | ----- | 0,97 (+) | 0,96 (+) | 0,85 (+) |
| K | ----- | ----- | ----- | 0,91 (+) | ----- | ----- | 0,75 (+) | ----- |

*Nota: COS = Carbono orgánico del suelo

Cuadro 14: Resultado del análisis de regresión para *Pentaclethra maculosa* de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | FUSTALES | | | LATIZALES | | | BRINZALES | |
|------------------------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|
| | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies |
| Distancia a bosque | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,85 (+) | 0,99 (-) |
| Distancia a árboles aislados | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,91 (-) |
| Pendiente | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,66 (+) | ----- | 0,77 (-) | ----- |
| Cobertura copa | ----- | ----- | ----- | 0,82 (-) | ----- | ----- | 0,99 (+) | ----- |
| Densidad copa | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | ----- | 0,64 (+) | ----- | ----- |
| Densidad plantación | 0,89 (+) | ----- | 0,86 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Área basal | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,90 (-) | 0,71 (-) | ----- | ----- |
| Altura plantación | ----- | 0,81 (-) | ----- | ----- | 0,93 (-) | 0,98 (-) | ----- | ----- |
| Hojarasca suelo | 0,85 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Caída hojarasca | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Abundancia helechos | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | 0,93 (+) | ----- | ----- |
| Densidad aparente | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| COS* | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,87 (+) | ----- |
| pH | ----- | 0,82 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,77 (-) |
| N | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,89 (+) | ----- |
| P | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Ca | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,77 (+) | ----- |
| Mg | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| K | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,96 (-) | 0,80 (-) | ----- | ----- |

*Nota: COS = Carbono orgánico del suelo

Cuadro 15: Resultado del análisis de regresión para *Pinus patula* de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | FUSTALES | | | LATIZALES | | | BRINZALES | |
|------------------------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|
| | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies |
| Distancia a bosque | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,60 (+) | ----- | ----- | ----- |
| Distancia a árboles aislados | ----- | ----- | 0,90 (+) | ----- | ----- | 0,67 (+) | 0,74 (+) | ----- |
| Pendiente | ----- | 0,80 (-) | 0,83 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Cobertura copa | ----- | ----- | 0,87 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Densidad copa | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,68 (-) | ----- |
| Densidad plantación | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Área basal | 0,99 (+) | ----- | 0,81 (+) | ----- | 0,70 (-) | ----- | ----- | 0,79 (-) |
| Altura plantación | ----- | ----- | 0,93 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Hojarasca suelo | ----- | ----- | 0,92 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Caída hojarasca | ----- | ----- | 0,88 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Abundancia helechos | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Densidad aparente | ----- | ----- | 0,90 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| COS* | ----- | ----- | 0,99 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| pH | ----- | ----- | ----- | 0,96 (+) | 0,79 (+) | ----- | ----- | 0,72 (+) |
| N | ----- | ----- | 0,95 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| P | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,65 (-) | ----- |
| Ca | 0,91 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Mg | ----- | 0,93 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| K | 0,86 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |

*Nota: COS = Carbono orgánico del suelo

Cuadro 16: Resultado del análisis de regresión para *Virola koschnyi* de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | FUSTALES | | | LATIZALES | | | BRINZALES | |
|------------------------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|
| | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies |
| Distancia a bosque | ----- | 0,97 (-) | 0,82 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Distancia a árboles aislados | 0,81 (-) | 0,84 (-) | 0,87 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Pendiente | ----- | ----- | ----- | 0,98 (-) | ----- | ----- | 0,95 (-) | 0,94 (-) |
| Cobertura copa | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | 0,81 (+) | ----- | 0,88 (+) | 0,98 (+) |
| Densidad copa | ----- | ----- | ----- | 0,83 (+) | 0,98 (+) | 0,97 (+) | ----- | 0,93 (+) |
| Densidad plantación | ----- | ----- | ----- | 0,72 (+) | 0,99 (+) | 0,95 (+) | ----- | 0,85 (+) |
| Área basal | ----- | ----- | ----- | 0,92 (+) | ----- | 0,74 (+) | 0,94 (+) | 0,89 (+) |
| Altura plantación | ----- | ----- | ----- | 0,85 (+) | ----- | ----- | 0,94 (+) | 0,81 (+) |
| Hojarasca suelo | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,92 (-) | ----- | ----- |
| Caída hojarasca | ----- | ----- | 0,86 (+) | 0,93 (+) | ----- | ----- | 0,77 (+) | 0,87 (+) |
| Abundancia helechos | ----- | ----- | ----- | 0,89 (-) | ----- | ----- | 0,95 (-) | 0,85 (-) |
| Densidad aparente | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,84 (+) | 0,88 (+) | ----- | ----- |
| COS* | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| pH | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| N | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,92 (-) | ----- | ----- |
| P | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Ca | ----- | ----- | ----- | 0,78 (+) | 0,99 (+) | 0,97 (+) | ----- | 0,90 (+) |
| Mg | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | 0,76 (+) | ----- | 0,88 (+) | 0,95 (+) |
| K | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,79 (+) | ----- |

*Nota: COS = Carbono orgánico del suelo

Cuadro 17: Resultado del análisis de regresión para *Vochysia ferruginea* de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | FUSTALES | | | LATIZALES | | | BRINZALES | |
|------------------------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|
| | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies |
| Distancia a bosque | 0,85 (-) | ----- | ----- | ----- | 0,81 (+) | ----- | 0,93 (+) | 0,78 (+) |
| Distancia a árboles aislados | ----- | ----- | ----- | 0,98 (+) | 0,69 (+) | 0,67 (+) | 0,84 (+) | ----- |
| Pendiente | ----- | 0,83 (-) | ----- | ----- | ----- | 0,89 (-) | ----- | ----- |
| Cobertura copa | ----- | ----- | ----- | 0,72 (-) | ----- | ----- | 0,67 (-) | ----- |
| Densidad copa | ----- | ----- | ----- | 0,74 (-) | ----- | 0,99 (-) | ----- | ----- |
| Densidad plantación | ----- | ----- | ----- | 0,70 (-) | ----- | 0,99 (-) | ----- | ----- |
| Área basal | ----- | ----- | ----- | 0,91 (-) | ----- | 0,90 (-) | ----- | ----- |
| Altura plantación | ----- | 0,82 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Hojarasca suelo | 0,94 (+) | ----- | 0,99 (+) | 0,88 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Caída hojarasca | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Abundancia helechos | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,62 (+) | ----- | ----- | ----- |
| Densidad aparente | 0,88 (+) | 0,99 (+) | 0,76 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| COS* | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | ----- | ----- |
| pH | ----- | ----- | ----- | 0,78 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- |
| N | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | ----- | ----- |
| P | ----- | 0,91 (-) | ----- | 0,68 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Ca | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Mg | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| K | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |

*Nota: COS = Carbono orgánico del suelo

Cuadro 18: Resultado del análisis de regresión para *Vochysia guatemalensis* de las variables analizadas en cada uno de los estratos de regeneración estudiados. Los valores corresponden al r^2 obtenido de las regresiones y los signos indican el tipo de relación (negativa o positiva) de la regresión obtenida. Todas las regresiones tuvieron una $P < 0.05$.

| Variable | FUSTALES | | | LATIZALES | | | BRINZALES | |
|------------------------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|------------|------------|------------------|
| | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies | Dominancia | Abundancia | Riqueza especies |
| Distancia a bosque | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,94 (-) | ----- | 0,97 (-) |
| Distancia a árboles aislados | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,97 (-) | ----- | 0,92 (-) |
| Pendiente | ----- | ----- | 0,78 (-) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Cobertura copa | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Densidad copa | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,86 (-) | ----- |
| Densidad plantación | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,85 (-) | ----- |
| Área basal | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Altura plantación | ----- | 0,93 (+) | ----- | 0,79 (+) | 0,98 (+) | ----- | ----- | ----- |
| Hojarasca suelo | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,78 (-) | 0,70 (+) |
| Caída hojarasca | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Abundancia helechos | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Densidad aparente | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,82 (-) | ----- | ----- | ----- |
| COS* | ----- | 0,99 (+) | ----- | ----- | 0,99 (+) | ----- | ----- | ----- |
| pH | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,86 (+) | ----- |
| N | ----- | 0,83 (+) | ----- | ----- | 0,89 (+) | ----- | ----- | ----- |
| P | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0,99 (+) | 0,66 (-) | 0,96 (+) |
| Ca | ----- | ----- | 0,85 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| Mg | ----- | 0,82 (+) | 0,85 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| K | ----- | ----- | ----- | 0,88 (+) | ----- | ----- | ----- | ----- |

*Nota: COS = Carbono orgánico del suelo

6 Discusión

6.1 Especies plantadas

Los resultados mostraron que las especies plantadas tienen un efecto sobre la composición y la estructura de especies regeneradas dentro de ellas. Esto concuerda con otros estudios realizados en el sitio a edades tempranas de plantación (p.e. Powers *et al.* 1997, Hagggar *et al.* 1997) y con estudios realizados en otros sitios (p. e. Parrota 1995, Kuusipalo *et al.* 1995, Guariguata *et al.* 1995, Fimbel y Fimbel 1996, Cusack y Montagnini 2004, Butler *et al.* 2008).

A pesar de ello, los análisis estadísticos no respaldaron algunos de éstos resultados, principalmente en el estrato de fustales, debido a la alta variabilidad dentro de los bloques experimentales.

En los estratos pequeños de regeneración (latizales y brinzales) si se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre algunas de las plantaciones, principalmente para las variables de abundancia y riqueza de especies. Esto puede deberse a que la abundancia de plantas aumenta por unidad de área en los estratos mas bajos, logrando reducir la variabilidad en la abundancia y la riqueza de especies, las cuales son variables que están positivamente relacionadas (Guariguata y Ostertag 2002).

Las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* resultaron ser las más exitosas para el establecimiento de regeneración natural, teniendo una buena abundancia y riqueza de especies en todos los estratos medidos. Aunque los valores de diversidad de la regeneración bajo el dosel de las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* disminuyeron desde el estrato de fustales hasta el de los brinzales, esto es explicado por la presencia de ciertas especies arbustivas dominantes (como por ejemplo *P. colonense*).

Resultados obtenidos por Guariguata *et al.* (1995), Powers *et al.* (1997) y Hagggar *et al.* (1997) muestran que desde edades tempranas de plantación, estas especies tuvieron potencial para el establecimiento de vegetación secundaria, lo cual parece haberse mantenido durante el crecimiento de las plantaciones.

Esta característica de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* de mantener una buena estructura en la regeneración natural a través del tiempo y en donde luego de 16 años, un gran porcentaje de las plantas presentes son de la forma de crecimiento leñosa y de las cuales cerca del 50% tienen potencial de alcanzar el dosel superior, las convierte en las especies con un gran potencial en el uso en proyectos de restauración de áreas con limitaciones en el establecimiento de la vegetación nativa.

Estudios previos indican que estas especies plantadas también presentan ventajas asociadas para su utilización en sitios degradados. Por ejemplo, las plantaciones de *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* parecen estar bien adaptadas para crecer en suelos ácidos y de una baja

disponibilidad de nutrientes (Pérez *et al.* 1993, Herrera y Alvarado 2001). Esto les ha permitido tener altas tasas de crecimiento y sobrevivencia no solo en etapas tempranas de crecimiento (González y Fisher 1994), sino que en edades avanzadas de plantación se han reportado un crecimiento y una productividad igualmente altas (Redondo y Montagnini 2006).

Además, de acuerdo con Raich *et al.* (2007), *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* son altas productoras de hojarasca, mucha de la cual se acumula en el suelo, suministrando cantidades importantes de carbono y nitrógeno a la superficie del suelo. La hojarasca del suelo no solo ayuda con el reservorio de nutrientes, sino que ayuda a proteger el suelo de la erosión (Montagnini y Jordan 2002).

La especie plantada *V. koschnyi* resultó ser un buen sitio para el establecimiento de plantas, siendo una de las plantaciones con más abundancia a nivel de fustales y latizales, pero para el estrato de brinzales fue una plantación con una abundancia de regeneración media en comparación con las otras especies plantadas. Esta disminución de la abundancia, pudo deberse a una competencia por espacio y recursos con el helecho *N. biserrata*, el cual resultó muy abundante en este sitio.

A pesar de ello, la regeneración encontrada bajo el dosel de *V. koschnyi* fue importante desde el punto de vista de sucesión secundaria, ya que en su mayoría fueron plantas leñosas con potencial de alcanzar estratos medios y altos del dosel.

El valor de diversidad alcanzado por el estrato de fustales de la regeneración establecida bajo el dosel de *V. koschnyi* fue alto, a pesar de tener pocas especies en comparación con las otras plantaciones. Esto se debió a que ninguna de las especies presentes fue particularmente abundante. Sin embargo, en los estratos más bajos y especialmente en el estrato de latizales, si existió un dominio de algunas especies (por ejemplo *P. colonense* y *M. affinis*), lo que disminuyó los valores de diversidad alcanzados.

La plantación de *P. patula*, al ser comparada con otras plantaciones, fue uno de los sitios en donde existió la menor abundancia de plantas regeneradas en el estrato de fustales, con bajos valores de riqueza de especies y de diversidad. Powers *et al.* (1997) y Hagggar *et al.* (1997) encontraron en edades tempranas de plantación, que esta fue una de las plantaciones que presentó una gran abundancia de plantas leñosas establecidas en su sotobosque y en una evaluación posterior, se determinó que era uno de los sitios con la mayor tasa de reclusión de plantas leñosas (Hagggar *et al.* 1997).

Es muy probable que muchas de las plantas que llegaron al sitio fueran principalmente arbustivas o de porte medio, lo que podría explicar la baja cantidad de fustales presentes actualmente. Un ejemplo puede ser la especie *M. affinis*, la cual por su fisonomía, no alcanza

grandes dimensiones, lo que hizo que el porcentaje de plantas de dosel superior en el estrato de fustales fuera el más bajo con respecto a las otras especies plantadas.

En los estratos inferiores bajo el dosel de *P. patula*, la regeneración establecida mejora con respecto de las otras plantaciones, convirtiéndose en un sitio de calidad media. Sin embargo, es importante mencionar que dentro de los valores de abundancia y riqueza de especies, las lianas ocupan una proporción importante bajo esta especie plantada, principalmente en el estrato de latizales.

Los resultados mostraron que aunque la plantación de *P. patula* cuenta con una densidad importante de helechos, éstos no han sido una barrera para el establecimiento de plantas, encontrándose valores altos en la abundancia de brinzales leñosos que tienen potencial de alcanzar el dosel superior.

Este fenómeno puede ser ocasionado por la combinación de dos factores: primero la fructificación de los árboles plantados de *V. guatemalensis* (la gran abundancia de brinzales dentro de *P. patula* se debe a la regeneración de plantas de *V. guatemalensis*), especie cuya dispersión de semilla es por el viento y que probablemente han estado suministrando una cantidad importante de semillas anualmente durante los últimos años; y segundo, por la muerte de los árboles plantados de *P. patula*, lo que propicia la apertura de espacios y la disponibilidad de luz en los estratos mas bajos y que a su vez, puede explicar la gran presencia de lianas dentro de esta especie en los estratos bajos del sotobosque.

La regeneración establecida bajo el dosel de *H. alchorneoides* fue baja en comparación con las otras plantaciones, principalmente en los estratos de latizales y brinzales. A pesar de que en edades tempranas, Haggar *et al.* (1997) reportaron en este sitio una abundancia y riqueza de especies media, los datos actuales mostraron que su importancia con respecto a otros sitios plantados sufre una disminución importante desde el estrato de fustales hasta los estratos pequeños de regeneración.

Una de las principales causas parece ser la alta abundancia de helechos, la más alta densidad encontrada dentro de todas las especies plantadas. Para esta especie plantada, tanto la abundancia como la riqueza de especies de latizales y brinzales se relacionaron negativamente con la presencia de los helechos.

La especie plantada *P. macroloba* parece ser otro ambiente poco propicio para el establecimiento de la regeneración natural. Aunque en el estrato de fustales logró una colonización importante de árboles de dosel superior con respecto de otras especies plantadas, resultó ser muy errática en su establecimiento, teniendo a uno de los bloques experimentales sin un solo individuo, mientras otros bloques experimentales concentraron una alta presencia de fustales.

Los datos sugieren que la luz y la competencia de la especie plantada, son los factores primordiales que podrían haber limitado el establecimiento de la regeneración en esta plantación. Así, los sitios en donde existe un dosel cerrado, la presencia de fustales e inclusive de latizales registrados fue muy baja.

Las plantas regeneradas bajo el dosel de *P. macroloba* (principalmente en el estrato de fustales), parece que han aprovechando zonas abiertas con alta luminosidad, cercanas a los bordes de la plantación o en donde la plantación ha tenido un pobre crecimiento (principalmente en el desarrollo de su copa).

Sin embargo, al comparar la regeneración natural de las categorías de brinzales bajo el dosel de *P. macroloba* con otras especies plantadas, se encontró que fue una de las más altas. La tendencia de ésta especie de mantener una alta densidad y riqueza de especies de plantas en los estratos pequeños ya fue reportado en el sitio en edades tempranas de plantación (Powers *et al.* 1997) y puede deberse a la presencia de especies adaptadas a condiciones de poca luz y de porte muy bajo (como *P. generalense* y *Psychotria gracilenta* Müll. Arg.).

Los análisis de similitud entre las plantaciones también demostraron que hay un efecto de la especie plantada sobre la composición y la estructura de la regeneración establecida, teniendo plantaciones con una mayor similitud a otras especies plantadas. Sin embargo, se determinó que esto también varía entre los diferentes estratos estudiados.

A pesar de que fueron pocas las especies registradas en el estrato de fustales en comparación con otros estratos, los bajos valores de similitud evidenciaron que existen diferencias sustanciales en la composición de especies regeneradas dentro de las especies plantadas. De igual forma, aunque en los estratos bajos algunas especies fueron compartidas entre las plantaciones, se obtuvieron bajos valores de similitud principalmente por la presencia de una mayor variedad de formas de crecimiento en los estratos bajos (como las lianas o hierbas) que hicieron variar sustancialmente la composición de especies dentro de algunas de las plantaciones.

Cuando se consideró los valores de abundancia o dominancia, los valores de similitud registrados fueron bastante altos (algunos alcanzaron valores de 1). Esto se debió en parte a la gran abundancia (o por el contrario la poca abundancia) de las plantas presentes dentro de las plantaciones en cualquiera de los estratos. También en algunos casos aunque son pocas las especies compartidas, éstas aportaron una buena proporción del área basal total entre los sitios, dando con ello valores altos de similitud (por ejemplo entre las plantaciones de *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis* y las plantaciones de *P. patula* y *V. ferruginea* en el estrato de latizales).

La forma de crecimiento leñosa fue la más abundante en las plantaciones. Esto concuerda con otros estudios que evaluaron el tipo de regeneración presente dentro de las especies plantadas (Mariscal 1998, Leopold y Salazar 2008, Butler *et al.* 2008). Sin embargo, la segunda forma de crecimiento registrada en este estudio fueron las lianas y solamente Mariscal (1988) concuerda con los resultados encontrados.

Butler *et al.* (2008), evaluando la regeneración en un sitio cercano en edades similares de plantación, encontraron que las hierbas presentan una mayor abundancia que las lianas. Reportes para el bosque de La Selva indican que son las leñosas y las hierbas las formas de crecimiento que aportan la mayor cantidad de especies, teniendo que las lianas solo representan un 6% del total de especies registradas (Hartshorn y Hammel 1994).

Estas diferencias pueden ser producto de criterios metodológicos, en donde la definición del hábito de crecimiento de ciertas especies, principalmente de la familia ARACEA (las cuales incluyen los géneros *Syngonium*, *Philodendron* y *Mostera*) es confuso, ya que muchas veces son especies trepadoras en las primeras etapas de su crecimiento o presentan raíces adventicias que llegan al suelo cuando son adultas.

La dispersión zoócora fue la forma de dispersión más importante de la mayoría de especies regeneradas dentro de las plantaciones en todos los estratos de tamaño analizados y en todas las formas de crecimiento establecidas, lo que concuerda con otros estudios sobre la regeneración natural en plantaciones forestales (Mariscal 1988, Parrota 1995, Geldenhuys, 1997, Zamora y Montagnini 2007, Leopold y Salazar 2008, Butler *et al.* 2008). De acuerdo con Howe y Smallwood (1982), la fauna es la principal forma de dispersión en los bosques húmedos tropicales, en donde un alto porcentaje de las plantas de arbustos y árboles requieren de los animales para dispersar su semilla.

Estudios anteriores demuestran que mucha de la regeneración establecida puede ser atribuida a la capacidad de las plantaciones de atraer fauna dispersora de semilla, principalmente aves y murciélagos (Guariguata *et al.* 1995, Powers *et al.* 1997, Haggard *et al.* 1997). Sin embargo, Zamora y Montagnini (2007) mencionan que factores como requerimientos ambientales, la depredación de semillas o la presencia de hongos, pueden tener influencia sobre el establecimiento de la regeneración, la cual puede variar sustancialmente de las especies que llegan al sitio a través de la lluvia de semillas.

Simarouba amara fue la especie fustal de mayor éxito en el establecimiento bajo el dosel de las plantaciones y varias pueden ser las razones. Rodríguez (2001) encontró que la producción de frutos en esta especie está en función del diámetro, lo que combinado a un rápido crecimiento (Sitoe 1992), la posibilita en alcanzar la madurez sexual en poco tiempo.

Además, aunque *S. amara* es una especie dioica (Flores y Obando 2003), la producción de frutos parece ser independiente de la distancia con otros árboles de esta especie (Rodríguez 2001), lo que refleja pocas limitantes durante la polinización. También, en bosques secundarios se ha reportado que esta especie puede tener hasta dos fructificaciones por año, con la posibilidad de durar hasta un mes con frutos (Vilchez *et al.* 2004).

La dispersión de las semillas de *S. amara* parece ser bastante buena, a pesar de que los frutos pueden ser de gran tamaño (Flores y Obando 2003). Aunque Guariguata (2000) encontró que la longevidad de las semillas de esta especie es baja (menos de tres meses después de ser enterradas), se han reportado porcentajes de germinación de hasta 82% (Salazar y Casasola 2000) y es una especie con una buena capacidad de establecerse en ambientes de mucha sombra durante las primeras etapas de crecimiento (Guariguata 2000).

Otras especies particularmente importante en los estratos de latizales y brinzales fueron la planta leñosa *P. colonese* y la liana *P. multiplinervium*. El género *Piper* es una planta importante de la flora del sotobosque en muchos de los bosques húmedos neotropicales (Gentry 1990) y dentro de La Selva, este género representa una alta proporción de la riqueza de las plantas de estrato medio y bajo (Hartshorn y Hammel 1994), lo que las ha mantenido con una alta disponibilidad de semilla.

Específicamente, las especies de *Piper* encontradas se reproducen bastante bien tanto sexual como asexualmente y están adaptada principalmente a ambientes alterados (Greig 1993). Su dispersión de semillas es bastante buena, la cual se debe mayormente a murciélagos principalmente del género *Carollia* (Levey *et al.* 1994) y se ha demostrado que las semillas pueden aumentar significativamente el porcentaje de germinación cuando son ingeridas (López y Vaughman 2004).

Finalmente, en los estratos de latizales y principalmente de brinzales, una de las especies regeneradas con una alta abundancia registrada fue *V. guatemalensis*, especie anemócora y cuya semilla puede provenir de las plantaciones cercanas de la misma especie. Para esta especie se han reportado altos porcentajes de germinación, alcanzando valores cercanos al 96% (González y Fisher 1997), lo que la ha potencializado a colonizar espacios abiertos del sotobosque, tanto dentro de la misma especie plantada, como en las plantaciones de otras especies en donde penetra mucha luz (p.e. *P. patula* y *V. koschnyi*).

Con ayuda de evaluaciones anteriores, se ha podido determinar que la composición de especies ha variado con el transcurso del tiempo. Powers *et al.* (1997) y Hagggar *et al.* (1997) realizaron mediciones en el sitio a los seis y siete años de edad respectivamente. Se encontraron especies arbustivas y muy dependientes de luz, que en ese momento fueron sumamente abundantes, como *Conostegia subcrustulata*, *Piper sancti-felices* y *Vernonia*

patens. Estas especies actualmente no fueron encontradas o fueron reportadas con una abundancia sumamente baja dentro de las plantaciones.

Otras especies por su parte (p. e *P. colonense* y *M. affinis*), que anteriormente presentaban una abundancia media, actualmente son dominantes en ciertas especies, principalmente en los estratos medios y bajos.

También, otras especies han aparecido y se han vuelto importantes en el estrato superior (p.e. *S. amara*), o son especies con un potencial de ocupar lugares importantes del dosel superior en el futuro (p.e. *V. ferruginea* y *V. guatemalensis*) y cuya semilla parece provenir de las mismas especies plantadas.

Estos cambios sucesionales es lo que se denomina como reemplazo de especies (Guariguata y Ostertag 2002) y han sido reportados en otros estudios de la regeneración en plantaciones forestales (Hagggar *et al.* 1997, Cusack y Montagnini 2004). Esto demuestra los efectos positivos de las plantaciones sobre la dinámica de la regeneración natural, en donde la especie plantada puede influir y acelerar estos procesos sucesionales, tema ampliamente analizado por Martínez y Howe (2003), y en donde esta dinámica puede mantenerse a través del tiempo.

Sin embargo, es claro que la historia de crecimiento de las plantaciones es sumamente importante para explicar los cambios en la regeneración. Por ejemplo, *V. ferruginea* y *P. patula* han presentado un aumento en su mortalidad durante los últimos años, debido presumiblemente a la presencia de un hongo patógeno. Estos cambios pudieron tener efectos en la regeneración actualmente medida en los estratos bajos (brinzales y latizales) o que en el futuro estos cambios tengan efectos dramáticos en la mortalidad de ciertas especies y en el establecimiento de nuevas.

Otro factor de importancia es el manejo de la plantación (como los raleos). Este tema aunque es poco estudiado, es considerado como un aspecto importante en los procesos sucesionales en las plantaciones forestales (Lamb 1998, Guariguata y Ostertag 2002, Cusack y Montagnini 2004, Barbier *et al.* 2008).

Las actividades de manejo pudieron introducir una gran variabilidad al efecto que las especies del dosel tienen sobre el sotobosque (incluidos los procesos del suelo) y podrían inclusive ser el factor principal que explique la estructura y composición de la regeneración natural (Barbier *et al.* 2008).

Desafortunadamente para los resultados de este estudio, los cambios producto del manejo son desconocidos por la falta de monitoreos a través del tiempo y muchas conclusiones del presente estudios sobre el potencial de las especies estudiadas deben ser consideradas con mucho cuidado, a pesar de que las actividades de manejo han sido pocas y desarrolladas en edades muy tempranas de plantación (la última intervención fue un raleo a los 6 años de edad).

El desarrollo de estudios que controlen o tomen en consideración estas actividades es recomendable en estudios donde se evalúe el potencial de las plantaciones forestales sobre los procesos sucesionales y el seguimiento del efecto de la actual mortalidad de algunas especies plantadas se hace indispensable para explicar futuros cambios en la estructura y la composición de las especies del sotobosque en el sitio.

6.1.1 Análisis de variables

Los análisis de las variables mostraron que ciertas características de las especies plantadas, como la cobertura del dosel, la densidad de las copas y el área basal ocupada por la especie plantada, así como la densidad de árboles y altura de la plantación, estuvieron asociadas positivamente con la estructura de la regeneración presente en las plantaciones. Esto concuerda con otros estudios en donde se encontró que la composición de especies plantadas afecta la cantidad y la composición de la regeneración en el sotobosque (Guariguata *et al.* 1995, Powers *et al.* 1997).

Esto ha sido reportado también en sitios templados y boreales, en donde muchos estudios han apuntado a que la composición y la estructura de las especies del dosel influyen sobre la vegetación del sotobosque a través de la modificación de la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes del suelo) (Barbier *et al.* 2008).

Sin embargo, los resultados del estudio mostraron que los efectos de las características que las especies plantadas tuvieron sobre la estructura de la regeneración, variaron entre las especies plantadas con respuestas diferenciadas en cada uno de los estratos de la regeneración estudiados, teniendo en algunos casos que ciertas de las características de la especie plantada se asociaron negativamente con la abundancia, dominancia y riqueza de especies regeneradas. Algunos ejemplos son: la densidad de copas que estuvo negativamente relacionada con la abundancia de plantas latizales bajo el dosel de *V. ferruginea* y *P. patula* y la abundancia de brinzales bajo el dosel de *V. koschnyi*; el área basal de la plantación que se asoció negativamente con la abundancia y dominancia de latizales bajo el dosel de *P. maculosa*, *P. patula* y *V. ferruginea* y la riqueza de especies brinzales bajo el dosel de *P. patula*; la cobertura de copa con una relación negativa con la abundancia de plantas latizales bajo el dosel de *P. maculosa* y la abundancia de plantas latizales y brinzales bajo el dosel de *V. ferruginea*; entre otros.

La topografía del terreno es otro factor de importancia para los procesos de la regeneración, teniendo que las pendientes altas parecen limitar la estructura de la regeneración. Cusack y Montagnini (2004), encontraron que la posición topográfica puede influenciar la composición de especies que se establecen. Considerando que la fauna dispersa un gran porcentaje de las

especies presentes, la topografía puede estar muy ligada a la preferencia de los animales a sitios planos. Otra posible explicación es la pérdida de nutrientes por escorrentía y lixiviación, lo que puede afectar principalmente a los estratos más pequeños de plantas.

La cercanía a las fuentes semilleras se ha mencionado como un factor que puede afectar los procesos sucesionales en las plantaciones forestales (Parrota y Knowles 1999). En este caso, la cercanía de las fuentes semilleras parece afectar la estructura de la regeneración natural, principalmente en el estrato de fustales de las especies plantadas de *V. koschnyi*, *H. alchorneoides* y *V. ferruginea*.

En los estratos pequeños (con excepción de las plantaciones de *V. guatemalensis* y *P. macroloba*), la relación de la estructura de la regeneración con la cercanía de las fuentes semilleras ya no es muy clara y parece estar más ligada a zonas abiertas o con especies ya establecidas en las mismas plantaciones evaluadas.

Los resultados en el análisis de helechos y gramíneas, mostraron que la abundancia de los helechos, principalmente de la especie exótica *N. biserrata*, parece ser un factor importante que puede afectar el establecimiento de la regeneración natural en ciertas plantaciones. Estos ya habían sido reportados como una posible barrera en los procesos sucesionales en evaluaciones tempranas en la regeneración en el sitio por Powers *et al.* (1997) y Haggar *et al.* (1997).

Aunque es desconocido como *N. biserrata* llegó al sitio, es claro que su crecimiento es agresivo y mantiene una alta densidad, por lo que la competencia por recursos y espacio es capaz de impedir la germinación o suprimir muchas plantas germinadas dentro de ellos.

Los datos indicaron que la estructura de fustales no tuvo ninguna relación con la abundancia de helechos, pero si hubo una relación negativa entre la abundancia y dominancia de la regeneración de latizales y la abundancia y riqueza de especies de brinzales bajo el dosel de las especies plantadas de *H. alchorneoides* y *V. koschnyi*.

La cobertura del dosel relacionó negativamente con la abundancia de esta especie de helecho (probablemente por disminuir la cantidad de luz), lo mismo que ciertas características del suelo (como el aumento del pH, los cationes y la cantidad de N). Sin embargo, parece ser que la pendiente del terreno favorece su abundancia.

Por ejemplo *P. macroloba* fue la plantación con mayor cobertura del dosel y tuvo una alta densidad de copas. Estas características hicieron que el helecho *N. biserrata* no pudiera establecerse en forma abundante y más bien fueron otras especies de helechos tolerantes a la sombra las que se han establecido aquí (fue la especie plantada con la mayor diversidad de helechos), los cuales no parecen afectar a la regeneración del sotobosque.

Sin embargo, las plantaciones de *V. ferruginea* y *P. patula* tuvieron una relación positiva entre la abundancia de helechos con la riqueza de especies y la abundancia de plantas latizales

establecidas. Esto puede ser explicado por las condiciones de competencia que cada especie plantada ejerce sobre el sitio.

En el caso específico de *V. ferruginea*, la mortalidad de esta especie plantada ha provocado la apertura de espacios, los cuales no solo han beneficiado el establecimiento de una mayor cantidad de especies en el sotobosque, sino que pudo haber permitido la colonización de los helechos.

A pesar de que varios autores han mencionado que la profundidad de la hojarasca puede limitar el establecimiento de la regeneración, principalmente de las especies de semilla pequeña (Parrota 1995, Powers *et al.* 1997, Kitajima y Fenner 2000, Carnevale y Montagnini 2002), los resultados obtenidos indicaron que la acumulación de la hojarasca en el suelo parece estar relacionada en forma negativa principalmente con la regeneración de latizales y brinzales bajo el dosel de *V. guatemalensis* y *V. ferruginea* (son parte de las especies con mayor acumulación de hojarasca en el suelo, pero a su vez fueron de las especies plantadas con la mayor acumulación de plantas en los estratos bajos).

Cusack y Montagnini (2004) tampoco encontraron relaciones significativas entre la profundidad de la hojarasca y la regeneración establecida, a pesar de que en previas mediciones en el sitio, si se habían determinado (Carnevale y Montagnini 2002). Estos cambios en el tiempo fueron atribuidos a la influencia de varios factores, incluyendo la competencia con plantas herbáceas (Cusack y Montagnini 2004).

Por otro lado, la producción de hojarasca no parece afectar la regeneración. Por el contrario estuvo relacionada positivamente principalmente con la regeneración bajo el dosel de *V. koschnyi*. Esto puede deberse a que los contenidos químicos de la hojarasca y su velocidad de descomposición podrían ser los factores que tengan más influencia sobre los procesos de sucesión en las especies plantadas. Carnevale y Montagnini (2002) sugirieron que la liberación lenta de nutrientes a través de todo el año, principalmente en sitios de alta precipitación, es indispensable para el crecimiento de la regeneración.

Con excepción de la densidad aparente del suelo, las características físico-químicas del suelo medidas estuvieron en su mayoría relacionadas positivamente con la estructura de la regeneración en diferentes estratos dentro de las plantaciones. De acuerdo con Guariguata y Ostertag (2002), los nutrientes del suelo pueden afectar la distribución, composición y crecimiento de las especies regeneradas. Además, existe evidencia de que la fertilidad del suelo puede afectar la tasa de recuperación de los bosques y la estructura en bosques secundarios (Guariguata y Ostertag 2002).

Los valores de pH en el suelo muy bajos pueden limitar la habilidad de las plantas a capturar nutrientes del suelo. Esto podría explicar la relación positiva entre el aumento del pH del suelo y

la abundancia y riqueza de especies dentro de las especies plantadas de *H. alchorneoides*, *P. patula*, *V. guatemalensis* y *V ferruginea*.

Sin embargo, parece que un pH del suelo alto está relacionado negativamente con la riqueza de especies en los estratos de fustales y brinzales bajo el dosel de *P. maculosa*. Otras variables como la cantidad de nitrógeno total y la presencia de cationes (principalmente K) también están relacionadas negativamente con la estructura de latizales en esta especie plantada. Es probable que este comportamiento sea producto de la influencia de otras variables (como disponibilidad de luz y la competencia en el sitio), las que podrían explicar mejor el aumento de la regeneración de plantas en suelos ácidos y bajos en nitrógeno y potasio.

Como las especies plantadas pueden influenciar las características físicas y químicas del suelo (Fisher 1995, Russell *et al.* 2007), la estructura y la composición de la regeneración resulta afectada no solo directamente por las características de las especies plantadas, sino que pueden tener efectos indirectos a largo plazo mediante los cambios producidos sobre el suelo, muchos de los cuales son producto de la cantidad, composición y dinámica de la hojarasca aportada por la especie plantada (Raich *et al.* 2007).

Así, aunque los análisis de variables del suelo y hojarasca se realizaron en forma independiente, existe la posibilidad de que estas variables se encuentren sumamente ligadas. Es por ello que es difícil atribuir el comportamiento de la regeneración a una variable específica, en donde la cantidad de hojarasca que se produzca, su riqueza de nutrientes contenida y las tasas de descomposición, las cuales pueden variar significativamente entre las especies plantadas estudiadas (Raich *et al.* 2007), pueden afectar significativamente las características del suelo.

El desarrollo de estudios más puntualizados y monitoreos a largo plazo podrían ayudar a entender la relación de estas variables con los procesos de sucesión dentro de las plantaciones forestales.

6.2 Pasto abandonado

La regeneración en el estrato de fustales encontrada en el pasto abandonado tuvo valores altos en las diferentes variables analizadas (principalmente abundancia, dominancia, riqueza de especies y diversidad). Esto puede deberse a tres razones: 1) el pasto pudo iniciar el proceso de recuperación de la vegetación antes que las plantaciones. En los sitios plantados por ejemplo, existió una limpieza inicial y hubo chapeas de mantenimiento, que probablemente atrasaron los procesos de regeneración algunos años. Además, Parrota (1995) demostró que dentro de plantaciones forestales, los procesos de sucesión inician luego de algunos años, a pesar de la existencia de una buena lluvia de semillas; 2) existe evidencia fotográfica que

demuestra la presencia de árboles pequeños durante el proceso de siembra de las plantaciones, lo que indica la existencia de plantas establecidas justo antes de que el pasto fuera abandonado y pudo permitir que algunas especies leñosas tuvieran una baja competencia con los pastos y helechos, los cuales posteriormente crecieron una vez que el sitio fue abandonado; y 3) algunas zonas ya contaban con árboles regenerados o remanentes del bosque original, lo que es una práctica habitual en los pastizales de la zona. Guariguata *et al.* (1997) encontraron en bosques secundarios cercanos que el 15% del área basal para tallos ≥ 10 cm dap correspondieron a árboles remanentes. Su presencia pudo haber servido como árboles núcleo, tema ampliamente mencionado en la literatura (ver por ejemplo Jansen 1988; Guevara *et al.* 1992, Guevara y Laborde 1993, Nepstad *et al.* 1996), los cuales pudieron servir como fuente de semilla o como sitios de atracción de la fauna dispersora de semillas, permitiendo el posterior desarrollo de varias especies.

En el estrato de latizales, aunque la regeneración de algunas especies plantadas supera los valores de abundancia de plantas dentro del pasto, los valores de riqueza de especies y de diversidad es una de las más altas registradas en el estudio. En este caso, la gran cantidad de especies encontradas, tanto de lianas como de leñosas, mejoraron los valores de la regeneración del pasto en este estrato.

En el caso de los brinzales en el pasto abandonado, aunque la cantidad de especies registrada fue baja, ninguna resultó particularmente dominante, lo que hizo que los valores de diversidad fueran altos en comparación con las especies plantadas.

La forma de dispersión más importante fue la zoócora, aunque la dispersión autócora registró valores importantes dentro del estrato de fustales y la anemócora dentro de los estratos bajos.

La especie *P. maculosa* tuvo el mayor IVI dentro del pasto para la regeneración de fustales y es la que explica la dispersión autócora encontrada en este estrato. Su presencia en el pasto puede ser debido a que es la especie más frecuente y abundante dentro en los bosques de la zona (Hartshorn y Hammel 1994), capaz de producir semillas durante la mayor parte del año (Vílchez *et al.* 2004), con porcentajes de germinación de hasta el 90% (Flores 2002). Puede crecer en suelos de baja fertilidad, tiene una baja depredación de sus semillas y puede dispersarse por sí misma (Hartshorn 1972). Además, es capaz de producir semilla en edades muy jóvenes, especialmente en sitios abiertos (Huston 1982).

En los estratos más bajos (latizales y brinzales), las especies dominantes resultaron ser especies arbustivas y lianas, cuya dispersión fue principalmente zoócora, aunque existe un importante porcentaje de especie con una dispersión anemócora.

Se ha demostrado que las especies de lianas de los bosques húmedos requieren de grandes claros para establecerse (Putz 1984, Dewalt *et al.* 2000, Schnitzer y Carson 2001) y que la

regeneración de lianas en los bosques secundarios responde a una alta presencia de luz (Dupuy y Chazdon 2006). Debido a que la disponibilidad de luz en las zonas de pasto abandonado es alta, se esperaba que las lianas en el pasto tuvieran una mayor abundancia y riqueza de especies a las encontradas dentro de las plantaciones, pero esto solamente sucedió en el estrato de latizales.

Ninguna especie de liana fue reportada dentro del pasto en el estrato de fustales, lo puede atribuirse a que las especies establecidas son en su mayoría especies sin tallo leñoso, las cuales difícilmente alcanzarán este diámetro (p.e. plantas de la familia ARECEAE o lianas abundantes en el sitio como *P. multiplinervium*).

Por otro lado, la presencia de lianas del pasto en el estrato de brinzales fue menor que en las plantaciones, tanto en la abundancia como la riqueza de especies. Esto puede ser por la competencia en el pasto abandonado, en donde las lianas existentes en el estrato latizal (que han crecido en forma horizontal principalmente las áreas carentes de dosel), el pasto y los helechos registrados, han cubierto prácticamente toda la superficie del suelo.

Los análisis de similitud mostraron que la estructura y la composición de especies fustales del pasto y las plantaciones es bastante diferente. La alta abundancia en la regeneración de fustales en el pasto abandonado hizo que solo la especie plantada *V. ferruginea* tuviera la mayor similitud a este sitio, básicamente porque fue la plantación con la mayor abundancia de fustales registrada en las plantaciones. Tomando en cuenta las especies, la plantación de *H. alchorneides* fue el sitio con mayor similitud al pasto, principalmente porque cerca del 33% del total de especies registradas se encuentra en ambos sitios, el mayor porcentaje registrado. Sin embargo, al considerar la dominancia, la mayor similitud la obtuvo la plantación de *P. maculosa*, principalmente por el aporte en área basal que las especies *A. floribunda*, *J. copaia*, *S. amara* dan a estos sitios.

En el estrato de latizales, el ambiente con mayor similitud florística al pasto es la plantación de *P. patula*, principalmente por la presencia de especies de lianas en ambos sitios. De acuerdo con la abundancia de plantas, *V. guatemalensis* y *V. koschnyi* son los ambientes plantados con regeneración de latizales más similar al pasto, debido a la presencia de plantas abundantes como *P. alliodorum* dentro del pasto, las cuales se semejan a la abundancia de plantas como *P. colonense*, *N. laetevirens*, *M. splendens* y *V. guatemalensis* dentro de las especies plantadas. Para el caso de la dominancia, *P. maculosa* y *P. patula* son los sitios con regeneración de latizales con mayor similitud al pasto, debido al gran aporte en área basal de las especies *P. colonense* y *M. affinis* encontradas tanto en las plantaciones como en el pasto.

En el estrato de brinzales, los sitios de pasto y *H. alchorneides* presentan una abundancia casi idéntica, lo que produjo una alta similitud entre ellos. Sin embargo, la composición de especies

es muy diferente, lo que hizo que la similitud florística fuera de valores bajos con todas las especies plantadas. A pesar de esto, las especies de la regeneración de brinzales bajo el dosel de la plantación de *H. alchorneoides* es la más similar al pasto, en comparación con las otras plantaciones.

El análisis de pastos y helechos, mostró que la abundancia de helechos es superior a la abundancia de gramíneas dentro del pasto abandonado, teniendo al helecho *N. biserrata* como la especie más importante. Sin embargo, la abundancia resultó ser bastante variable dentro del pasto y curiosamente estuvo concentrada en los transectos más cercanos al bosque, en donde existe una cobertura del dosel superior debido a una gran presencia de fustales.

Estas variaciones en la abundancia entre los sitios muestreados y al hecho de que la cobertura no limite la abundancia de los helechos (contrario a lo que sucede dentro de las especies plantadas), parecen indicar que la abundancia de los helechos en el pasto puede ser producto de una baja competencia con otras plantas debido a suelos desgastados y compactados.

Otro factor es que esta especie de helecho necesite de espacios con sombra parcial para crecer en forma abundante y es por ello que parece tener éxito en algunas especies plantadas. Finalmente, es probable que este helecho no soporte la competencia con los pastos. En este sentido se encontró que en los sitios en donde la gramínea *Panicum sp* incrementó su abundancia, el helecho disminuye sustancialmente su presencia. Sin embargo, estudios específicos que consideren la distribución espacial de los helechos y su relación con las características del suelo, se hacen necesarios para entender el crecimiento y colonización dentro del pasto abandonado.

6.3 Bosque

Los resultados mostraron que el bosque cuenta con una mejor estructura que el resto de los ambientes estudiados, principalmente en la categoría de fustales. Hacia las clases de tamaño más pequeñas (latizales y brinzales), las diferencias en la estructura disminuyen entre las plantaciones forestales y el bosque, teniendo que inclusive algunas especies plantadas exceden los valores encontrados en el bosque. Esta disminución en las diferencias desde las categorías de tamaño de fustales hasta los brinzales ya ha sido reportada para bosques secundarios (Guariguata y Ostertag 2002).

También se encontró que los sitios estudiados requieren de más tiempo para mejorar la composición de especies con respecto al bosque, lo que fue reflejado también en los análisis de diversidad. Esto es consistente con los resultados de otros estudios, en donde la composición del bosque fue comparada con la regeneración natural establecida dentro de plantaciones

forestales (Leopold y Salazar 2008) y de bosques secundarios (Saldarriaga *et al.* 1988, Denslow y Guzman 2000).

Dentro de la composición de especies de fustales, la presencia de palmas fue importante, en donde *W. regia*, *I. deltoidea* y *S. exhoriza* representaron el mayor IVI hasta los 20 cm dap y posterior a este diámetro la especie *P. maculosa* dominó en el sitio, encontrándose con valores de IVI de casi 23 %. Esto coincide con los reportes de Hartshorn y Hammel (1994) para la composición de los bosques de La Selva para dap mayor a 10 cm.

La similitud del pasto con el bosque en el estrato de fustales, se debe principalmente porque fue el sitio alterado donde se encontraron los árboles de mayor diámetro, principalmente de la especie *P. maculosa*. Sin embargo, considerando la abundancia de fustales, la plantación de *V. ferruginea* fue la que tuvo la mayor similitud al bosque, por la gran abundancia de plantas encontrada dentro de esta especie plantada.

En el estrato de latizales, las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* fueron los sitios con una riqueza de especies comparable con el bosque, pero fueron las plantaciones de *P. patula*, *V. guatemalensis* y *V. koschnyi* las que florísticamente fueron más similares en su regeneración con este sitio, debido a que compartieron la mayor proporción de las especies.

Las similitudes entre la regeneración de las especies plantadas *V. guatemalensis* y *V. koschnyi* y el bosque, se debieron a que la abundancia de plantas en ambos sitios fueron los más cercanos al bosque. Sin embargo, existieron diferencias importantes en cuanto a las formas de crecimiento encontradas. Para el caso de las especies plantadas de *V. guatemalensis* y *V. koschnyi*, las plantas leñosas fueron las que presentan la mayor abundancia, en tanto que en el bosque lo fueron las lianas, además de un importante aporte por la abundancia de palmas.

El pasto, a pesar de haber tenido los mejores valores de diversidad y equitabilidad para latizales con respecto a las plantaciones, fue el sitio menos similar al bosque tanto florísticamente como considerando la dominancia de la regeneración presente.

Esto se debió a que las formas de crecimiento entre estos sitios en el estrato de latizales, fueron diferentes. Por ejemplo, las palmas representaron una buena abundancia en este estrato dentro del bosque. En el pasto las lianas fueron importantes tanto en su composición como en la estructura en tanto que, aunque más del 50% de la abundancia de los latizales dentro del bosque fueron lianas (principalmente aráceas), la riqueza de especies y la dominancia se concentraron en las plantas leñosas. Además, las lianas presentes en el pasto abandonado, generalmente presentaron diámetros bastante bajos, lo que ocasionó que la dominancia en este sitio fuera muy baja.

Los ambientes con mayor similitud florística con el bosque en el estrato de brinzales fueron *V. guatemalensis* y *V. ferruginea*, debido a que un buen porcentaje de las especies estuvo

presente también en el bosque. Si consideramos la abundancia de plantas en el estrato de brinzales, la plantación de *H. alchorneoides* y el pasto abandonado fueron los sitios más similares al bosque, pero esta vez debido a que fueron los sitios con la menor abundancia de plantas registradas en este estrato.

Es importante resaltar que aunque las lianas no fueron abundantes en el bosque en el estrato de brinzales, si representaron un buen porcentaje del total de las especies, mientras que las palmas (que fueron igualmente abundantes), tuvieron una composición de especies diferente, siendo de porte pequeño como *A. martiana*, *G. cuneata* y *G. congesta*.

7 Conclusiones y recomendaciones

Las plantaciones de *V. ferruginea* y *V. guatemalensis* resultaron ser las especies plantadas con más éxito en el reclutamiento de la regeneración natural.

La especies plantadas *H. alchorneoides* y *P. macroloba* parecen ser ambientes poco propicios para el establecimiento y crecimiento de la regeneración en los estratos de latizales y brinzales, y fustales y latizales respectivamente

Las plantas leñosas son las formas de crecimiento que aportan el mayor porcentaje de la abundancia y riqueza de especies dentro de las especies plantadas.

La alta abundancia y riqueza de especies presentes en el estrato de brinzales bajo el dosel de *P. macroloba*, puede deberse a la presencia de plantas adaptadas a ambientes de poca luz y de porte bajo.

La dispersión zoócora es la forma de dispersión que domina en los sitios muestreados y la fauna parece ser el principal vector que ha introducido la mayor cantidad de especies regeneradas dentro de las especies plantadas en todos los estratos.

La altura media de la especie plantada, la cobertura y área de copas, el área basal y densidad de la plantación son las principales características que influyen sobre la estructura y composición de la regeneración establecida en las especies plantadas.

El helecho exótico *N. biserrata* parece ser la principal barrera que limita el establecimiento de la regeneración natural dentro de las especies plantadas.

La arquitectura y densidad de las copas de los árboles plantados, puede limitar la abundancia de *N. biserrata*, ayudando al establecimiento de la regeneración, pero cuando la densidad de copas aumenta hasta cierto límite, puede afectar negativamente la estructura y crecimiento de las plantas establecidas.

Los contenidos químicos de la hojarasca y su velocidad de descomposición parecen ser los factores que mas influyen a la regeneración natural establecida dentro de las especies plantadas, principalmente en el estrato de brinzales.

La cantidad, calidad y tasas de descomposición de la hojarasca están sumamente ligadas a las características físicas y químicas del suelo en las especies plantadas, por lo que es difícil establecer la influencia que cada una de estas variables puede tener sobre la estructura y composición de la regeneración.

Las cercanías de las fuentes semilleras parece ser un factor importante que determinó la estructura y composición del estrato de fustales en algunas especies plantadas, pero no es muy clara su importancia en el establecimiento de la regeneración en las plantaciones forestales en los estratos de latizales y brinzales.

La composición de la regeneración dentro del pasto es diferente a la encontrada dentro de las especies plantadas en todos los estratos de tamaño de la regeneración.

La abundancia de la regeneración de brinzales en el pasto fue inferior a los valores encontrados en los sitios plantados evaluados y el bosque.

La riqueza de especies de latizales en el pasto solo superó los valores encontrados bajo el dosel de las plantaciones de *H. alchorneoides* y *P. macroleba*, mientras que en el estrato de brinzales, la riqueza de especies del pasto fue el menor valor de todos los sitios evaluados.

Las lianas dentro del pasto solo superan en abundancia y riqueza de especies a las lianas encontradas dentro de las especies plantadas en el estrato de latizales.

La abundancia de la regeneración en el bosque en el estrato de fustales tuvo un valor superior al encontrado en los otros sitios evaluados, pero en los estratos bajos de vegetación la abundancia encontrada solo supera los valores encontrados bajo el dosel de las plantaciones de *H. alchorneoides* y *P. maculosa* en el estrato de latizales y los valores de la plantación de *H. alchorneoides* y el pasto en el estrato de brinzales.

La riqueza de especies en el bosque es superior comparativamente a los valores encontrados en los sitios evaluados y en todos los estratos medidos, con excepción de los brinzales dentro de la plantación de *V. guatemalensis*, en donde se supera ligeramente la riqueza de especies del bosque.

La comparación de la regeneración con el bosque permitió demostrar que la estructura de la regeneración establecida en las especies plantadas (principalmente en los estratos superiores) y la composición de especies, se encuentran en una etapa sucesional muy joven, y tanto en las plantaciones forestales como en el pasto abandonado se requiere de más tiempo para que cambios significativos en la estructura y la composición de especies se dé en éstos sitios.

Las actividades de manejo pudieron producir cambios significativos inclusive mayor al efecto de la especie plantada sobre la regeneración natural, pero su efecto es desconocido por falta de monitoreos sobre la regeneración durante el crecimiento de las plantaciones.

El desarrollo de experimentos controlados en donde se analice el efecto del manejo de las plantaciones sobre los cambios en la estructura y la composición de especies en el sotobosque, podrían ser importantes en cuantificar los cambios que estas actividades pueden tener sobre los procesos de regeneración natural dentro de las especies plantadas.

El establecimiento de futuros monitoreos a largo plazo es muy importante para determinar el efecto que la mortalidad de los árboles plantados puede tener sobre la estructura y la composición de la regeneración establecida dentro de las especies plantadas.

Se recomienda el establecimiento de estudios específicos que consideren las especies y la distribución espacial de los helechos y su relación con las características del suelo, para determinar los factores que expliquen el crecimiento y colonización de estas plantas dentro del pasto abandonado y las especies plantadas.

La calidad de la luz que llega al sotobosque de las especies plantadas podría tener mayor relevancia que los datos derivados de las mediciones de cobertura y densidad de copa utilizados en este estudio, por lo que futuros trabajos enfocados en la medición de la calidad de luz podrían dar una mejor explicación de la estructura y composición de especies presentes en las plantaciones forestales.

Futuras investigaciones que contemplen evaluaciones asociadas a las especies de fauna que intervienen en los procesos dispersión de semilla durante el desarrollo de la regeneración natural, podrían ser importantes en entender la dinámica de la sucesión secundaria en un sitio y podría ayudar en la determinación de especies indicadoras.

De igual forma, futuros estudios sobre la lluvia de semillas que esta llegando al sitio y el sistema de dispersión utilizado, podría ayudar a determinar potenciales cambios en el corto o mediano plazo sobre las especies que podría establecerse en el sitio.

En el presente estudio, las características del suelo utilizadas provienen de evaluaciones generales de la especie plantada dentro de cada bloque experimental, pero estudios de suelo asociados directamente al sitio de muestreo podrían dar mejor resultado, principalmente en las evaluaciones asociadas a los estratos más bajos de la regeneración establecida.

Referencias

- Alvarado, G. 1990. Características geológicas de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. *Tecnología en Marcha* 10: 11-22.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Barbier, S.; Gosselin, F.; Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254: 1-15.
- Bazzaz, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In Gómez-Pompa, A.; Withmore, T.C.; Handley, M. eds. *Rain forest regeneration and management*. París, Francia, UNESCO. pp 91-118.
- Brown, S.; Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Butler, R., Montagnini, F., Arroyo, P. 2008. Woody understory plant diversity in pure and mixed native tree plantations at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 255: 2251-2263.
- Carnevale, N.; Montagnini, F. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* 163: 217-227.
- Cavelier, J.; Vargas, G. 2002. Procesos hidrológicos. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 145-165.
- Chapman, C. A.; Chapman L.J. 1996. Exotic tree plantations and the regeneration of natural forests in Kibale National Park, Uganda. *Biological conservation* 76(3): 253-257.
- Chokkalingam, U.; de Jong, W. 2001. Secondary forest: a working definition and typology. *International Forestry Review* 3: 19-26.
- Corlett, R.T. 1994. What is secondary forest?. *Journal of Tropical Ecology* 10: 445-447.
- Cusack, D.; Montagnini, F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188: 1-15.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 345-376.
- Denslow, J. S.; Guzman, S. 2000. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science* 11: 201-212.

- _____. 2002. Invasive alien woody species in Pacific island forests. *Unasylva* 53 (209): 62-63.
- Dewalt, S.J.; Schnitzer, S.A.; Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16:1-19.
- Dupuy, J.M.; Chazdon, R.L. 2006. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 22:65-76.
- Dyer, A.R.; Fenech, A.; Rice, K.J. 2000. Accelerated seedling emergence in interspecific competitive neighbourhoods. *Ecology letters* 3: 523-529.
- Esquivel-Sheik, M.J.; Calle-Díaz, Z. 2002. Árboles aislados en potreros como catalizadores de la sucesión en la Cordillera Occidental Colombiana. *Agroforestería en las Américas* 9: 43-47.
- Evans, J. 1992. *Plantation forestry in the Tropics*. Oxford, New York, US. 472 p.
- _____. 1999. Planted forests of the wet and dry tropics: their variety, nature, and significance. *New Forests* 17: 25-36.
- Ewel, J.J.; Hiremath, A.J. 1998. Nutrient use efficiency and the management of degraded lands. In B. Gopal, B.; Pathak, P.S.; Saxena, K.G. eds. *Ecology today: an anthropology of contemporary ecological research*. International Scientific, New Delhi, India. pp 199-215.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2002. Tropical forest plantation areas 1995 data set by D. Pandey (en línea). *Forest Plantations Working Paper 18*. Forest Resources División, Roma, FAO. Consultado el 4 de set. 2006. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/005/y7204e/y7204e00.htm>
- _____. 2005. *Global forest resources assessment 2005* (en línea). Forestry paper 147. Roma, FAO. Consultado el 23 de nov. 2006. Disponible en <http://www.fao.org/forestry/site/global-fra/en>
- Flores, E.M.; Obando Vargas, G. 2003. *Árboles del trópico húmedo: Importancia socioeconómica*. Cartago. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 922 p.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- Fimbel, R.A.; Fimbel, C.C. 1996. The role of exotic conifer plantations in rehabilitating degraded tropical forest lands: a case study from the Kibale Forest in Uganda. *Forest Ecology and Management* 81: 215-226.
- Fisher, R.F. 1995. Amelioration of degraded rain forest soils. *Soil Science Society of America Journal* 59: 544-549.

- Ganade, G. 1991. Forest restoration in abandoned pastures of Central Amazonia. In Bierregaard R.O. Jr.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E.; Mesquita, R.C.G. eds. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservations of a fragmented forest*. Yale, USA. pp 313-324.
- García-Montiel, D.C. 2002. El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 97-116.
- Geldenhuys, C.J. 1997. Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Provenca, South Africa. *Forest Ecology and Management* 99: 101-115.
- Gentry, A.H. 1990. Floristic similarities and differences between southern Central America and Upper and Central Amazon. In Gentry A. H ed. *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, Connecticut, USA. pp 141-157.
- Gerwing, J.J. 1995. Competitive effects of three tree species on two species of *Piper*. *Biotropica* 27: 47-56.
- González-Jiménez, E.; Fisher, R. 1994. Growth of native forest species planted on abandoned pasture land in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 70: 159-167.
- _____. 1997. Effect of desiccation, temperature, and moisture content on seed storage of three tropical tree species. *Forest Science* 43(4): 595-601.
- Greig, N. 1993. Regeneration mode in Neotropical *Piper*: habitat and species comparisons. *Ecology* 74(7): 2125-2135.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York. US. 222 p.
- Guariguata, M.R.; Rheingans, R.; Montagnini, F. 1995. Growth of native early wood invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology* 3: 252-260.
- _____. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: Management implications. *Ecological Applications* 10(1): 145-154.
- _____; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- _____; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 591-624.

- Guevara Lios, C.; Zamora Cervantes, N. 1997. Evaluación del crecimiento y productividad de cinco especies nativas plantadas en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Tesis Lic. Heredia, CR, Universidad Nacional. 172 p.
- Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P.; Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- _____; Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at desolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Haggar, J.; Wightman, K.; Fisher, R. 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99: 55-64.
- Harrington, R.A.; Ewel, J.J. 1997. Invasibility of tree plantations by native and non-native indigenous plant species in Hawaii. *Forest Ecology and Management* 99: 153-162.
- Hartshorn, G.S.; Hammel, B.E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. In McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago, US. pp 73-89.
- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculosa*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associated. Ph.D. thesis, Seattle, University of Washington.
- Harvey, C.A.; Haber, W.A.; Solano, R.; Mejías, F. 1999. Árboles remanentes en potreros de Costa Rica: ¿herramientas para la conservación?. *Agroforestería en las Américas* 6: 19-22.
- Herrera-Fernández, B.; Alvarado-Hernández, A., 2001. Efecto del aumento en la acidez del suelo y la disminución en la disponibilidad de nutrimentos sobre el crecimiento de *Vochysia ferruginea* en el bosque húmedo de la región norte de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 25(2): 57-64.
- Hiremath, A.J.; Ewel, J.J.; Cole, T.G. 2002. Nutrient use efficiency in three fast-growing tropical trees. *Forest Science* 48: 662-672.
- Hobbs, R.J.; Norton, D.A. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology* 4: 93-110.

- Hogan, K.P.; Machado, J.L. 2002. La luz solar, consecuencias biológicas y medición. Ecología y conservación de bosques neotropicales. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. LUR, Cartago, CR. pp 119-146.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rainforest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- _____; Loik, M.E.; Lin, E.H.V.; Samuels, I.A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- Hooper, E.; Legendre, P.; Condit, R. 2005. Barriers to forest regeneration of degraded and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42: 1165-1174.
- Howe, H.F.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hummel, S. 2000a. Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density. *Forest Ecology and Management* 127: 31-40.
- _____. 2000b. Understory development in young *Cordia alliodora* plantations. *New Forests* 19: 159-170.
- Huston, M. 1982. The effect of soil nutrients and light on the tree growth and interactions during tropical forest succession: experiments in Costa Rica. Ph.D. tesis. Michigan, Universidad de Michigan.
- Jansen, D.H. 1988. Management of habitat fragment in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri Bot. Gardens* 75:105-116.
- Jansen, D.H.; Vázquez-Yanes, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. In Gómez-Pompa, A.; Withmore, T.C.; Handley, M. eds. *Rain forest regeneration and management*. París, Francia, UNESCO. pp 137-157.
- Kattan, G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. Ecología y conservación de bosques neotropicales. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 561-590.
- Kitajima, K.; Fenner, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. In Fenner, M. ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2 ed. CAB international, Gran Bretaña. pp 331-359.
- Kuusipalo, J.; Goran, A.; Jafardisik, Y.; Otsamo, A.; Tuomela, K.; Vuokko, R. 1995. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperata cylindrica* grassland: understory development in forest plantations. *Journal of Vegetation Science* 6: 205-210.

- Lamb, D. 1998. Large scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations. *Restoration Ecology* 6: 271-279.
- _____; Erskine, P.D.; Parrota, J.A. 2005. Restoration of degraded forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos*. Trad. A. Carrillo. Alemania, GTZ. 335 p.
- Lee, E.W.S.; Hau, B.C.H.; Corlett, R.T. 2005. Natural regeneration in exotic tree plantations in Hong Kong, China. *Forest Ecology and Management* 212: 358-366.
- Leopold, C.; Salazar, J. 2008. Understorey species richness during restoration of wet tropical forest in Costa Rica. *Ecological restoration* 46(1):22-26.
- Levey, D.J.; Moermond, T.C; Denslow, J.S. 1994. Frugivory: an overview. In McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago, US. pp 282-294.
- Loik, M.E.; Holl, K.D. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology* 7(4): 382-391.
- Lopez, J.E.; Vaughan, C. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica* 6(1): 111-119.
- Lortie, C.J.; Turkington, R. 2002. The facilitative effects by seed and seedling on emergence from the seed bank of a dessert annual plant community. *Écoscience* 9: 106-111.
- Loumeto, J.J.; Huttel, C. 1997. Understorey vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. *Forest Ecology and Management* 99: 65-81.
- Lovelock, C.E.; Ewel, J.J. 2005. Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist* 167: 219-228.
- Lugo, A.E. 1988. The future of the forest: ecosystem rehabilitation in the tropics. *Environment*, 30: 17-20, 41-45.
- _____. 1992. Tree plantations for rehabilitating damaged lands in the tropics. In Wali, M. K. ed. *Environmental rehabilitation*. Vol 2. SPB Academic publishing, The Netherlands. pp 247-255.
- _____. 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management* 99(1-2): 9-19.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, New Jersey, US. 179 p.
- Mariscal Chávez, A. G. 1998. Efecto de las plantaciones sobre la calidad de regeneración leñosa en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 59 p.

- Martinez-Garza, C.; Howe, H. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423-429.
- Matthews, E.; Payne, R.; Rohweder, M.; Murray, S. 2000. Pilot analysis of global ecosystems: forest ecosystems. World Resources Institute. Washington D.C., US, WRI. 74 p.
- McClanahan, T.R.; Wolfe, R.W. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- Menalled, F.D.; Kelty, M.J.; Ewel, J.J. 1998. Canopy development in tropical tree plantations: a comparison of species mixtures and monocultures. *Forest Ecology and Management* 104: 249-263.
- Michelsen, A.; Lisanework, N.; Friis, I.; Holst, N. 1996. Comparisons of understorey vegetation and soil fertility in plantations and adjacent natural forests in the Ethiopian highlands. *Journal of Applied Ecology* 33(3): 627-642.
- Mitra, S.S.; Sheldom, F.H. 1993. Use of exotic tree plantation by Bornean lowland forest birds. *The Auk* 110: 529-540.
- Montagnini, F.; Sancho, F. 1990. Impacts of native trees on tropical soils: a study in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Ambio* 19: 386-390.
- _____. 1992. *Sistemas agroforestales: principios y aplicaciones en los trópicos*. San José, CR, OET. 622 p.
- _____; Fanzeres, A.; da Vinha, S.G. 1995. The potential of 20 indigenous tree species for soil rehabilitation in the Atlantic forest region of Bahia, Brazil. *Journal of Applied Ecology* 32: 841-856.
- _____. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences for Latin America. *Interciencia* 26: 498-503.
- _____; Jordan, C.F. 2002. Reciclaje de nutrientes. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 167-191.
- _____; Cusack, D.; Petit, B.; Kanninen, M. 2005. Environmental services of native tree plantations and agroforestry system in Central America. *Journal of Sustainable Forestry* 21: 51-67.
- Mora Chacón, F. 2002. La reforestación con especies nativas en Costa Rica: un recuento histórico. In *Memoria del taller-seminario de especies forestales nativas*. Universidad Nacional, Heredia, CR, INISEFOR. pp 15-18.
- Morera Beita, A. A. 2002. Evaluación ecológica y estructural de la reforestación con especies nativas en conjunto con el manejo de la regeneración natural, Cañas, Guanacaste,

- Costa Rica. In Memoria del taller-seminario de especies forestales nativas. Universidad Nacional, Heredia, CR, INISEFOR. pp 113-117.
- Nepstad, D.C.; Uhl, C.; Serrão, E.A.S. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- _____; Uhl, C.; Pereira, C.A.; Cardoso da Silva, J.M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Oberhauser, U. 1997. Secondary forest regeneration beneath pine (*Pinus kesiya*) plantations in the northern Thai highlands: a chronosequence study. *Forest Ecology and Management* 99: 171-183.
- Parrota, J.A. 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 41: 115-133.
- _____. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6: 627-636.
- _____; Turnbull, J.W.; Jones, N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.
- _____; Knowles, O.H. 1999. Restoration of tropical moist forest on bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology* 7: 103-116.
- Pérez-González, J.; Bornemisza-Steiner, E.; Sollins, P. 1993. Identificación de especies forestales acumuladoras de aluminio en una plantación forestal experimental ubicada en Sarapiquí, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 17(2): 99-103.
- Perla, J.; Finegan, B.; Delgado, D. 2002. Potencial de las plantaciones de Teca y pajonales en la conservación de la biodiversidad de avifauna: subcuenca del lago Gatún, Canal de Panamá. *Revista Forestal Centroamericana* 38: 27-32.
- Piotto, D.; Montagnini, F.; Ugalde, L.; Kanninen, M. 2003. Performance of forest plantations in small and medium-sized farms in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 175: 195-204.
- Porras Salazar, C. 1993. Planificación y ejecución de raleos en plantaciones con especies forestales nativas. *Práctica de Especialidad*. Cartago, CR, ITCR. 54 p.
- Powers, J.S.; Haggard, J.P.; Fisher, R.F. 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99: 43-54.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island Panama. *Ecology* 65:1713-1724.

- Raich, J.W.; Russell, A.E.; Bedoya-Arrieta, R. 2007. Lignin and enhanced litter turnover in tree plantations of lowland Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 239:128-135.
- Redondo-Brenes, A.; Montagnini, F. 2006. Growth, productivity, aboveground biomass, and carbón sequestration of pure and mixed native tree plantations in the Caribbean lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 232:168-178.
- Reich, A.; Holbrook, N.M.; Ewel, J.J. 2004. Development and physiological correlates of leaf size in *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 91: 582-589.
- Rodriguez Pineda, J.M. 2001. Producción de frutos de *Virola koschnyi* Warb. y *Simarouba amara* Aubl., en un paisaje fragmentado de la zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 34:52-56.
- Russell, A.E.; Raich, J.W.; Valverde-Barrantes, O.J.; Fisher, R.F. 2007. Tree effects on soil properties in experimental plantations in Tropical Moist Forest. *Soil Science Society of America Journal* 71(4):1389-1397.
- Salazar, R.; Casasola, F. 2000. ¿Cuándo recolectar los frutos de *Simarouba amara*?. Serie Mejoramiento Genético y Semillas Forestales. 23:9-11.
- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L.; Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Sandford, R.L.; Paaby, J.P.; Luvall, J.C.; Phillips, E. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic system. In McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago, US. pp 19-33.
- Santilli, M.; Moutinho, P.; Schwartzman, S.; Nepstad, D.; Curran, L.; Nobre, C. 2005. Tropical deforestation and the Kyoto protocol. *Climatic change* 71: 267-276.
- Schnitzer, S.A.; Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82:913-919.
- Sitoe, A.A. 1992. Crecimiento diamétrico de especies maderables en un bosque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de intervención. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 119 p.
- Sollins, P.; Sancho, F.M.; Mata, R.Ch.; Sandford, R.L. Jr. 1994. Soils and soil processes research. In McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespeneide, H.A.; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. Chicago, US. pp 34-53.
- Uih, C. 1982. Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon rain forest of Venezuela. *Interciencia* 7: 19-24.

- Vargas, O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas sexuales de los árboles nativos de La Selva y áreas circundantes. Consultado el 8 de enero 2007. Disponible en http://sura.ots.ac.cr/local/florula3/docs/lista_arboles_sindromes_OVR05.pdf
- Vallejos-Joyas, M.I.; Londoño-Vega, A.C.; López-Camacho, R.; Galeano, G.; Alvarez Dávila, E.; Devia Alvarez, W. 2005. Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 310 p. (Serie Métodos para Estudios Ecológicos a Largo Plazo, no. 1).
- Vílchez, B.; Chazdon, R.; Redondo, A. 2004. Fenología reproductiva de cinco especies forestales del bosque secundario tropical. *Revista Forestal Kurú* 1(2): 1-10.
- Wadsworth, F.H. 2000. Producción forestal para América Tropical. Manual de agricultura 710-S. US, USDA. 603 p.
- Wijdeven S. M. J.; Kuzee, M. E. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration ecology* 8: 414-424.
- Williams-Linera, G.; Meave, J. A. 2002. Patrones fenológicos de bosque lluvioso neotropical de bajura In Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, CR. pp 407-431.
- Wilsey, B. J.; Polley, H.W. 2003. Effects of seed additions and grazing history on diversity and productivity on subhumid grasslands. *Ecology* 84: 920-931.
- Whitmore, T.C.; Burham, C.P. 1984. *Tropical rain forest of the far East*. 2 ed. Oxford, New York, US. 352 p.
- _____. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In Gómez-Pompa, A.; Withmore, T.C.; Handley, M. eds. *Rain forest regeneration and management*. París, Francia, UNESCO. pp 67-89.
- Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Zamora, C. O.; Montagnini, F. 2007. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Restoration Ecology* 15(3): 453-461.
- Zimmerman, J.K.; Pascarella, J.B.; Aide, T.M. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.

Anexo 1

Distribución de frecuencias por hectárea por categoría diamétrica para la regeneración de fustales (≥ 10 cm DAP).

Especies plantadas

| Especie | Categoría diamétrica (cm) | | | | | | TOTAL |
|-------------------------------|---------------------------|-------------|-------------|------------|------------|------------|--------------|
| | 10-15 | 15-20 | 20-25 | 25-30 | 30-35 | 35-40 | |
| Leñosas | | | | | | | |
| Abarema adenophora | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Alchorneopsis floribunda | 4.5 | 1.9 | 3.2 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 10.3 |
| Balizia elegans | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Belussia grossularioides | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Casearia arborea | 1.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.3 |
| Castilla elastica | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Cecropia insignis | 1.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 1.3 |
| Cecropia obtusifolia | 1.0 | 1.3 | 1.0 | 0.3 | 0.6 | 0.0 | 4.2 |
| Cordia bicolor | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Croton smithianus | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.6 |
| Dendropanax arboreus | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Ficus insipida | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Ficus maxima | 0.6 | 1.0 | 0.3 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 2.3 |
| Guatteria aeruginosa | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Guatteria recurvisepala | 3.5 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| Hampea appendiculata | 0.3 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Inga cocleensis | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Inga edulis | 0.6 | 0.6 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.6 |
| Inga spectabilis | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Jacaranda copaia | 3.9 | 1.3 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 5.5 |
| Laetia procera | 1.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.0 |
| Luehea seemanii | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Miconia affinis | 11.9 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 12.2 |
| Miconia miltispicata | 1.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.0 |
| Myrcia splendens | 2.9 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.2 |
| Nectandra membranacea | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Neea psychotrioides | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Ocotea macropoda | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Pentaclethra macroloba | 0.3 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Psychotria luxurians | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Pterocarpus hayesii | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.6 |
| Rollinia pittierii | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Senna papillosa | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Simarouba amara | 21.2 | 12.9 | 5.1 | 0.6 | 0.3 | 0.0 | 40.2 |
| Spondias mombim | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Stryphnodendron microstachyum | 0.3 | 0.0 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.0 |
| Vismia billbergiana | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Vismia macrophylla | 0.3 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.0 |
| Vochysia ferruginea | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Vochysia guatemalensis | 2.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.3 |
| Warscewiczia coccinea | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Xylopia sericophylla | 2.6 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.9 |
| Lianas | | | | | | | |
| Piptocarpa poeppigiana | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Palmas | | | | | | | |
| Prestoea decurrens | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| TOTAL | 68.2 | 22.8 | 11.3 | 1.9 | 1.9 | 0.3 | 106.4 |

Pasto abandonado

| Especie | Categoría diamétrica (cm) | | | | | | | TOTAL |
|--------------------------------------|---------------------------|-------------|-------------|------------|------------|------------|------------|--------------|
| | 10-15 | 15-20 | 20-25 | 25-30 | 30-35 | 35-40 | 40-45 | |
| Leñosas | | | | | | | | |
| <i>Alchorneopsis floribunda</i> | 0.0 | 1.9 | 3.8 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.6 |
| <i>Casearia arborea</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Casearia commersoniana</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| <i>Cordia alliodora</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| <i>Cordia bicolor</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Guatteria recurvisepala</i> | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| <i>Hyeronima alchorneoides</i> | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| <i>Inga cocleensis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 1.9 |
| <i>Inga sapindioides</i> | 3.8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| <i>Jacaranda copaia</i> | 0.0 | 0.0 | 3.8 | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 7.6 |
| <i>Laetia procera</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Luehea seemanii</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Miconia affinis</i> | 3.8 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.7 |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 22.7 | 11.4 | 7.6 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 43.6 |
| <i>Pterocarpus hayesii</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Simarouba amara</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 5.7 |
| <i>Stryphnodendron microstachyum</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Vismia billbergiana</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Vochysia ferruginea</i> | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 1.9 | 7.6 |
| <i>Warszewiczia coccinea</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Xylopia sericophylla</i> | 5.7 | 3.8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 9.5 |
| <i>Andira inermis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Neea laetevirens</i> | 1.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| TOTAL | 51.1 | 34.1 | 20.8 | 9.5 | 3.8 | 7.6 | 3.8 | 130.7 |

Bosque

| Especie | Categoría diamétrica (cm) | | | | | | | TOTAL |
|------------------------------------|---------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 10-15 | 15-20 | 20-25 | 25-30 | 30-35 | 35-40 | 40-45 | |
| Leñosas | | | | | | | | |
| <i>Amphelocera macrocarpa</i> | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |
| <i>Anaxagorea crassipetala</i> | 15.4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 15.4 |
| <i>Annona subnubila</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Apeiba membranacea</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Brosimun guianensis</i> | 0.0 | 3.9 | 3.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 9.6 |
| <i>Brosimun lactescens</i> | 1.9 | 1.9 | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 9.6 |
| <i>Capparis pittierii</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Casearia arborea</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Casearia commersoniana</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Cespedesia sphenoloba</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 1.9 |
| <i>Chrysophyllum colombianum</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Chrysophyllum venezualense</i> | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Cordia dwyerii</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Croton schiedeana</i> | 5.8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 7.7 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 11.6 |
| <i>Dussia cuzcatlanica</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Dussia macrophyllata</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Eugenia glanduloso-punctata</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Goethalsia meiantha</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 1.9 |
| <i>Guarea bullata</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Guarea rhopalocarpa</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Guatteria aeruginosa</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Guatteria diospiroides</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Hernandia dydimantha</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Hirtella lemsii</i> | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Inga alba</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Inga venusta</i> | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Lacistema aggregatum</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Lacmellea panamensis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Laetia procera</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Licania affinis</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Licaria sarapiquensis</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Lonchocarpus</i> sp | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Miconia multispicata</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Miconia stevensiana</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Minuartia guianensis</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 | 0.0 | 0.0 | 7.7 |
| <i>Naucloopsis naga</i> | 0.0 | 1.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Pachira aquatica</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Parathesis trichogyne</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 5.8 | 0.0 | 3.9 | 7.7 | 28.9 |
| <i>Pera arborea</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Perevea angustifolia</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Persea silvatica</i> | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Posoqueria panamensis</i> | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Pourouma bicolor</i> | 1.9 | 0.0 | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |

| Especie | Categoría diamétrica (cm) | | | | | | | TOTAL |
|----------------------------------|---------------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|------------|-------------|--------------|
| | 10-15 | 15-20 | 20-25 | 25-30 | 30-35 | 35-40 | 40-45 | |
| Leñosas | | | | | | | | |
| <i>Pouteria aff. izabalensis</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Pouteria callistophylla</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 1.9 |
| <i>Pouteria campechiana</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Pouteria torta</i> | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Protium confusum</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Protium panamensis</i> | 0.0 | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 11.6 |
| <i>Protium pittierii</i> | 3.9 | 5.8 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 11.6 |
| <i>Protium ravenii</i> | 5.8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |
| <i>Pterocarpus hayesii</i> | 1.9 | 0.0 | 3.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.7 |
| <i>Quararibaea ochrocalyx</i> | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Quiina macrophylla</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Rhinorea deflexiflora</i> | 9.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 9.6 |
| <i>Ryania speciosa</i> | 3.9 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |
| <i>Simarouba amara</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Sloanea geniculata</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Swartzia sp. A.</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Tapirira guianensis</i> | 3.9 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |
| <i>Tetragastris panamensis</i> | 5.8 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.7 |
| <i>Unonopsis hammelii</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Unonopsis pittierii</i> | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Virola koschnyi</i> | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.9 |
| <i>Virola sebifera</i> | 7.7 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 7.7 |
| <i>Warscewiczia coccinea</i> | 15.4 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 17.4 |
| Lianas | | | | | | | | |
| <i>Bahuinia outimouta</i> | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Pinzona coriacea</i> | 13.5 | 5.8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 19.3 |
| Palmas | | | | | | | | |
| <i>Iriartea deltoidea</i> | 25.1 | 34.7 | 3.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 63.7 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 5.8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.8 |
| <i>Socratea exorrhiza</i> | 23.1 | 13.5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 36.7 |
| <i>Welfia georgii</i> | 21.2 | 40.5 | 1.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 63.7 |
| Total | 254.6 | 137.0 | 46.3 | 23.1 | 11.6 | 7.7 | 17.4 | 497.7 |

Anexo 2

Indice de Valor de Importancia para los fustales encontrados en los ambientes de pasto abandonado, bosque y plantaciones.

Plantaciones forestales

| Especies | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | TOTAL |
|--------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| <i>Simarouba amara</i> | 18.9 | 6.5 | 7.3 | 16.7 | 28.7 | 16.3 | 94.4 |
| <i>Alchorneopsis floribunda</i> | 2.1 | 12.5 | 1.3 | 9.8 | 1.8 | 2.3 | 29.8 |
| <i>Miconia affinis</i> | 1.9 | 1.3 | 15.2 | 4.9 | 0.0 | 0.0 | 23.3 |
| <i>Cecropia obtusifolia</i> | 1.8 | 0.0 | 7.2 | 3.4 | 2.8 | 2.0 | 17.2 |
| <i>Jacaranda copaia</i> | 0.0 | 9.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.6 | 13.8 |
| <i>Guatteria recurvisepala</i> | 2.3 | 2.3 | 0.0 | 0.0 | 1.8 | 4.3 | 10.7 |
| <i>Xylopia sericophylla</i> | 1.3 | 2.6 | 0.0 | 1.7 | 2.9 | 1.2 | 9.6 |
| <i>Myrcia splendens</i> | 2.5 | 1.2 | 1.7 | 2.5 | 1.7 | 0.0 | 9.6 |
| <i>Ficus maxima</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 2.6 | 4.4 | 8.2 |
| <i>Inga edulis</i> | 1.3 | 0.0 | 0.0 | 1.4 | 2.1 | 1.4 | 6.2 |
| <i>Cecropia insignis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 3.9 | 5.1 |
| <i>Casearia arborea</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.7 | 2.6 | 0.0 | 4.3 |
| <i>Vismia macrophylla</i> | 1.5 | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.6 | 4.3 |
| <i>Pterocarpus hayesii</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.1 | 0.0 | 4.1 |
| <i>Vochysia guatemalensis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.0 | 0.0 | 0.0 | 4.0 |
| <i>Miconia multispicata</i> | 0.0 | 0.0 | 2.6 | 0.0 | 1.3 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Laetia procera</i> | 1.3 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 1.3 | 0.0 | 3.9 |
| <i>Stryphnodendron microstachyum</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 0.0 | 2.6 | 3.9 |
| <i>Croton smithianus</i> | 0.0 | 0.0 | 2.3 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 3.6 |
| <i>Hampea appendiculata</i> | 1.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 0.0 | 2.8 |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 0.0 | 0.0 | 2.7 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.7 |
| <i>Vochysia ferruginea</i> | 1.3 | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 2.5 |
| <i>Psychotria luxurians</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 1.2 | 2.5 |
| <i>Neea psychotrioides</i> | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 2.4 |
| <i>Ficus insipida</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.7 | 1.7 |
| <i>Ocotea macropoda</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.7 | 0.0 | 1.7 |
| <i>Senna papillosa</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.7 | 1.7 |
| <i>Balizia elegans</i> | 1.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.6 |
| <i>Spondias mombim</i> | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.5 |
| <i>Inga cocleensis</i> | 1.4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.4 |
| <i>Rollinia pittierii</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.4 | 0.0 | 1.4 |
| <i>Luehea seemanii</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 0.0 | 1.3 |
| <i>Castilla elastica</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 0.0 | 1.3 |
| <i>Abarema adenophora</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 0.0 | 0.0 | 1.3 |
| <i>Guatteria aeruginosa</i> | 1.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.3 |
| <i>Piptocarpa poeppigiana</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.3 | 0.0 | 1.3 |
| <i>Nectandra membranacea</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 0.0 | 1.2 |
| <i>Cordia bicolor</i> | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 0.0 | 1.2 |
| <i>Belussia grossularioides</i> | 0.0 | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 |
| <i>Inga spectabilis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 1.2 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 1.2 |
| <i>Warscewiczia coccinea</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 0.0 | 1.2 |
| <i>Vismia billbergiana</i> | 0.0 | 0.0 | 1.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.2 |
| TOTAL | 44.3 | 39.3 | 43.0 | 51.1 | 68.1 | 54.2 | 300.0 |

Pasto abandonado

| Especie | IVI |
|--------------------------------------|-------|
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 60.4 |
| <i>Vochysia ferruginea</i> | 22.0 |
| <i>Jacaranda copaia</i> | 19.4 |
| <i>Simarouba amara</i> | 17.7 |
| <i>Alchorneopsis floribunda</i> | 16.4 |
| <i>Xylopia sericophylla</i> | 15.2 |
| <i>Inga cocleensis</i> | 11.0 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 10.6 |
| <i>Casearia commersoniana</i> | 10.4 |
| <i>Miconia affinis</i> | 10.3 |
| <i>Cordia alliodora</i> | 10.2 |
| <i>Neea laetevirens</i> | 9.3 |
| <i>Hyeronima alchorneoides</i> | 8.9 |
| <i>Guatteria recurvisepala</i> | 8.7 |
| <i>Inga sapindioides</i> | 8.3 |
| <i>Andira inermis</i> | 8.1 |
| <i>Stryphnodendron microstachyum</i> | 7.6 |
| <i>Pterocarpus hayesii</i> | 7.5 |
| <i>Luehea seemanii</i> | 6.8 |
| <i>Warszewiczia coccinea</i> | 6.7 |
| <i>Cordia bicolor</i> | 6.2 |
| <i>Casearia arborea</i> | 6.2 |
| <i>Laetia procera</i> | 6.0 |
| <i>Vismia billbergiana</i> | 6.0 |
| Grand Total | 300.0 |

Bosque

| Especie | IVI |
|-----------------------------------|------------|
| <i>Welfia georgii</i> | 26.4 |
| <i>Iriarteia deltoidea</i> | 26.3 |
| <i>Pentaclethra macroloba</i> | 23.0 |
| <i>Socratea exorrhiza</i> | 15.2 |
| <i>Brosimum guianensis</i> | 8.7 |
| <i>Pinzona coriacea</i> | 8.7 |
| <i>Protium panamensis</i> | 8.4 |
| <i>Minuartia guianensis</i> | 7.9 |
| <i>Anaxagorea crassipetala</i> | 7.6 |
| <i>Protium pittierii</i> | 7.4 |
| <i>Warscewiczia coccinea</i> | 6.9 |
| <i>Pterocarpus hayesii</i> | 6.3 |
| <i>Brosimum lactescens</i> | 6.0 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 5.5 |
| <i>Amphelocera macrocarpa</i> | 5.1 |
| <i>Croton schiedeanus</i> | 4.1 |
| <i>Tetragastris panamensis</i> | 4.1 |
| <i>Ryania speciosa</i> | 4.1 |
| <i>Pourouma bicolor</i> | 4.0 |
| <i>Virola sebifera</i> | 3.9 |
| <i>Pouteria torta</i> | 3.8 |
| <i>Casearia commersoniana</i> | 3.6 |
| <i>Rhinorea deflexiflora</i> | 3.5 |
| <i>Protium ravenii</i> | 3.2 |
| <i>Naucloopsis naga</i> | 3.2 |
| <i>Cespedesia sphenulata</i> | 3.2 |
| <i>Goethalsia meiantha</i> | 3.1 |
| <i>Pouteria callistophylla</i> | 3.1 |
| <i>Dussia macrophyllata</i> | 3.0 |
| <i>Inga venusta</i> | 3.0 |
| <i>Tapirira guianensis</i> | 2.9 |
| <i>Lonchocarpus</i> sp | 2.9 |
| <i>Laetia procera</i> | 2.9 |
| <i>Hirtella lemsii</i> | 2.8 |
| <i>Persea silvatica</i> | 2.8 |
| <i>Posoqueria panamensis</i> | 2.7 |
| <i>Dussia cuzcatlanica</i> | 2.5 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 2.4 |
| <i>Lacmellea panamensis</i> | 2.2 |
| <i>Miconia multispicata</i> | 2.0 |
| <i>Bahuinia outimouta</i> | 2.0 |
| <i>Chrysophyllum venezualense</i> | 1.9 |
| <i>Quararibaea ochrocalyx</i> | 1.9 |
| <i>Parathesis trichogyne</i> | 1.8 |
| <i>Pera arborea</i> | 1.8 |

| | |
|-----------------------------|-------|
| Licania affinis | 1.8 |
| Especie | IVI |
| Chrysophyllum colombianum | 1.8 |
| Pouteria campechiana | 1.7 |
| Virola koschnyi | 1.7 |
| Simarouba amara | 1.7 |
| Sloanea geniculata | 1.7 |
| Apeiba membranacea | 1.5 |
| Guatteria aeruginosa | 1.5 |
| Licaria sarapiquensis | 1.5 |
| Cordia dwyerii | 1.4 |
| Guarea rhopalocarpa | 1.4 |
| Hernandia dydimantha | 1.4 |
| Unonopsis hammelii | 1.4 |
| Casearia arborea | 1.4 |
| Pouteria aff. izabalensis | 1.4 |
| Annona subnubila | 1.4 |
| Unonopsis pittierii | 1.4 |
| Guatteria diospiroides | 1.4 |
| Capparis pittierii | 1.3 |
| Quiina macrophylla | 1.3 |
| Inga alba | 1.3 |
| Eugenia glanduloso-punctata | 1.3 |
| Pachira aquatica | 1.3 |
| Protium confusum | 1.3 |
| Guarea bullata | 1.3 |
| Miconia stevensiana | 1.3 |
| Lacistema aggregatum | 1.3 |
| Perevea angustifolia | 1.3 |
| Swartzia sp A. | 1.3 |
| Grand Total | 300.0 |

Anexo 3

Indice de Valor de Importancia para los latizales encontrados en los ambientes de pasto abandonado, bosque y plantaciones.

Especies plantadas. HYAL = Hieronima alchorneoides, PEMA = Pentaclethra macroloba, PIPA = Pinus patula, VIKO = Virola koschnyi, VOFE = Vochysia ferruginea, VOGU = Vochysia guatemalensis.

| Especie | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Total |
|----------------------------|------|------|------|------|------|------|-------|
| Leñosas | | | | | | | |
| Abarema adenophora | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Aegiphila cephalophora | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Aegiphila panamensis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Alchorneopsis floribunda | 0.7 | 0.2 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 0.0 | 1.6 |
| Bellucia grossularioides | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.3 |
| Bertiera guianensis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Brosimun lactescens | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Byrsonima crispa | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Casearea arborea | 0.3 | 0.8 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.2 | 1.7 |
| Casearea commersoniana | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.7 |
| Castilla elastica | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.9 | 0.0 | 0.9 |
| Cecropia obtusifolia | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.8 | 1.3 |
| Cedrela odorata | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Cestrum microcalyx | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.6 |
| Chrysoclamis nicaraguensis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Clidemia capitellata | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 0.4 | 0.3 | 1.4 |
| Clidemia crenulata | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Clidemia densiflora | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Clidemia japurensis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Clusia cf. gracilis | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Conceveiba pleiostemona | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.0 | 0.5 |
| Cordia alliodora | 0.4 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.9 |
| Cordia bicolor | 0.5 | 0.5 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 1.1 |
| Cordia dwyerii | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Dendropanax arboreus | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 | 0.8 |
| Erythroxylum macrophyllum | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| Ficus maxima | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.4 |
| Gloeospermum boreale | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Guarea bullata | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Guatteria aeruginosa | 0.2 | 0.4 | 0.2 | 0.5 | 0.0 | 0.0 | 1.3 |
| Guatteria diospiroides | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.9 |
| Guatteria recurvisepala | 0.4 | 0.7 | 0.0 | 0.4 | 0.3 | 0.7 | 2.4 |
| Hampea appendiculata | 0.3 | 0.0 | 0.2 | 0.3 | 0.0 | 0.2 | 0.9 |
| Hernandia didymantha | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.4 |
| Hirtella lemsii | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Ilex skutchii | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Inga cocleensis | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 | 0.0 | 0.2 | 0.6 |
| Inga edulis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.6 | 0.0 | 0.9 |
| Inga oerstedia | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.2 | 0.9 |
| Inga pezizifera | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Inga sapindioides | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 |

| | | | | | | | |
|--------------------------|------|------|------|------|------|------|-------|
| Inga sertulirefa | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Especie | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Total |
| Inga umbellifera | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Jacaranda copaia | 0.5 | 0.2 | 0.0 | 0.3 | 0.4 | 1.1 | 2.4 |
| Laetia procera | 0.0 | 0.0 | 0.6 | 0.2 | 0.6 | 0.0 | 1.4 |
| Leandra granatensis | 0.3 | 0.3 | 0.5 | 0.7 | 0.6 | 0.6 | 3.1 |
| Licaria sarapiquensis | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.5 |
| Luehea seemannii | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Miconia affinis | 2.7 | 5.7 | 7.2 | 4.6 | 1.2 | 4.5 | 26.0 |
| Miconia elata | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.8 |
| Miconia multispicata | 0.7 | 1.1 | 1.1 | 2.0 | 0.2 | 0.2 | 5.1 |
| Miconia punctata | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 |
| Myrcia splendens | 0.2 | 1.1 | 0.2 | 0.3 | 5.0 | 0.7 | 7.5 |
| Nectandra membranacea | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.4 | 0.7 |
| Nectandra reticulata | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.4 |
| Neea laetevirens | 3.0 | 1.4 | 1.6 | 2.4 | 4.3 | 1.9 | 14.6 |
| Ocotea cernua | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Ocotea leucoxylum | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 |
| Ocotea macropoda | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| Palicourea guianensis | 0.2 | 0.2 | 0.4 | 0.2 | 0.8 | 0.5 | 2.2 |
| Parathesis trichogyne | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.3 |
| Pentaclethra macroloba | 0.0 | 0.6 | 1.4 | 0.0 | 1.1 | 0.0 | 3.0 |
| Pentagonia monocaulis | 0.0 | 0.0 | 0.6 | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.9 |
| Piper biseriatum | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Piper cenocladum | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Piper colonense | 7.2 | 4.3 | 6.7 | 10.7 | 15.0 | 20.1 | 64.0 |
| Piper garagaranum | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Piper hispidum | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.7 | 0.4 | 1.4 |
| Piper prismaticum | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.6 |
| Piper generalense | 0.2 | 1.1 | 0.4 | 0.5 | 0.8 | 0.8 | 3.9 |
| Pouteria torta | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Protium panamense | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 0.2 | 0.9 |
| Protium pittierii | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.3 | 0.4 | 1.2 |
| Protium ravenii | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Psychotria brachiata | 0.6 | 0.7 | 0.6 | 0.6 | 0.3 | 0.8 | 3.5 |
| Psychotria buschtienii | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| Psychotria chiapensis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.3 |
| Psychotria elata | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.5 |
| Psychotria gracilentata | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.9 |
| Psychotria luxuriens | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Psychotria marginata | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Psychotria poeppigiana | 0.0 | 0.2 | 0.3 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 1.1 |
| Psychotria suerrensensis | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Rollinia pittierii | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 | 0.3 | 0.4 | 1.2 |
| Senna papillosa | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 | 0.3 | 0.9 |
| Simarouba amara | 2.0 | 0.7 | 1.2 | 1.6 | 1.4 | 1.5 | 8.6 |
| Siparuna grandiflora | 0.4 | 0.3 | 0.7 | 0.2 | 0.2 | 0.5 | 2.2 |
| Siparuna pauciflora | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Siparuna thecaphora | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.0 | 0.7 |

| | | | | | | | |
|-----------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| <i>Solanum rovirosanum</i> | 0.3 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.3 | 0.0 | 0.9 |
| <i>Stenmadennia robinsonii</i> | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 0.3 | 0.2 | 1.2 |
| Especie | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Total |
| <i>Swartzia simplex</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Trichillia septentrionalis</i> | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| <i>Trophis involucrata</i> | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.5 |
| <i>Vernonia patens</i> | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.4 | 0.0 | 0.7 |
| <i>Viola koschnyi</i> | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| <i>Viola sebifera</i> | 0.9 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.5 | 1.7 | 3.4 |
| <i>Vismea baccifera</i> | 0.6 | 0.4 | 0.8 | 0.9 | 0.0 | 0.0 | 2.7 |
| <i>Vismea bilbergiana</i> | 0.0 | 0.4 | 0.4 | 4.2 | 0.4 | 0.9 | 6.3 |
| <i>Vismea macrophylla</i> | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.0 | 0.9 |
| <i>Vitex cooperii</i> | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 0.4 | 0.9 |
| <i>Vochysia ferruginea</i> | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 0.8 | 1.4 | 0.3 | 3.2 |
| <i>Vochysia guatemalensis</i> | 0.2 | 0.0 | 5.4 | 7.0 | 1.3 | 2.6 | 16.5 |
| <i>Warscewiczia coccinea</i> | 0.6 | 1.2 | 0.8 | 0.0 | 2.5 | 0.4 | 5.6 |
| <i>Xylopia sericophylla</i> | 0.8 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.2 | 0.7 | 2.2 |
| <i>Zanthoxylum riedelianum</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Total leñosas | 32.3 | 36.2 | 42.3 | 56.6 | 59.7 | 58.7 | 235.4 |
| Hierbas | | | | | | | |
| Especie | | | | | | | |
| <i>Alsophila cuspidata</i> | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Bambucillo</i> | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Besleria columneoides</i> | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Costus bracteatus</i> | 0.0 | 0.2 | 1.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 1.3 |
| <i>Costus laevis</i> | 0.2 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 1.0 |
| <i>Costus scaber</i> | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Heliconia latispatha</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.5 |
| <i>Heliconia mathisiae</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Heliconia pogonantha</i> | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.4 | 0.3 | 1.2 |
| <i>Nepsera aquatica</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Renealmia alpinia</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Total hierbas | 0.2 | 0.7 | 3.5 | 0.6 | 2.1 | 1.5 | 5.3 |
| Lianas | | | | | | | |
| Especie | | | | | | | |
| <i>Abuta panamensis</i> | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Adelobotrys adescens</i> | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Anemopaegma chrysoleucum</i> | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 1.1 |
| <i>Anthurium pentaphyllum</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 0.4 |
| <i>Aristolochia sprucei</i> | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.3 | 0.4 | 1.4 |
| <i>Cayaponia guianensis</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Chamissoa altissima</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.5 |
| <i>Cissampelos andromorpha</i> | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Cissus verticillata</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 |
| <i>Dalechampia websteri</i> | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Davilla nitida</i> | 0.7 | 0.4 | 0.2 | 0.8 | 0.6 | 0.7 | 2.6 |
| <i>Dicranostyles ampla</i> | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Doliocarpus multiflorus</i> | 0.0 | 1.1 | 0.6 | 0.4 | 0.0 | 0.2 | 1.5 |
| <i>Drymonia serrulata</i> | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.2 |

| | | | | | | | |
|------------------------------|------|------|------|------|------|------|-------|
| Forsteronia myriantha | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.6 | 0.8 |
| Gouania lupuloides | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Gouania polygama | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.8 | 0.7 | 1.4 |
| Especie | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Total |
| Gurania costaricensis | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.5 |
| Heisteria scandens | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Ipomoea phillomega | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.5 | 0.2 | 0.6 |
| Ipomoea sp2 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.5 | 0.7 |
| Juvelina wilburii | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 |
| Lundia puverula | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Machaerium seemanii | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| Mandevilla hirsuta | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.5 | 0.0 | 0.3 | 0.8 |
| Messechites trifida | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.3 |
| Mikania sp1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.6 | 0.6 |
| Mikania guaco | 0.2 | 0.0 | 0.6 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 1.1 |
| Mikania sp2 | 0.3 | 0.2 | 0.7 | 0.6 | 0.5 | 0.4 | 1.9 |
| Mikania sp4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Mikania sp7 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Monstera aff. adansonii | 0.0 | 0.2 | 1.1 | 0.3 | 0.9 | 0.7 | 3.2 |
| Monstera sp | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.0 | 0.6 | 0.3 | 1.5 |
| Odontadenia cf. puncticulosa | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.8 |
| Paragonia pyramidata | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.5 | 0.4 | 1.0 |
| Passiflora arbelaezii | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.2 | 0.2 | 0.7 |
| Passiflora biflora | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.3 |
| Passiflora vitifolia | 0.2 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.6 |
| Paulinia granatensis | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.7 | 0.2 | 0.3 | 0.9 |
| Paulinia ingifolia | 0.5 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.6 |
| Paullinia serjaniaefolia | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.9 | 1.1 |
| Philodendron aromaticum | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Philodendron inaequilaterum | 0.0 | 0.5 | 0.6 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 1.0 |
| Philodendron platypetiolatum | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Philodendron radiatum | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 0.5 | 0.6 | 0.5 | 3.1 |
| Philodendron tripartitum | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Pinzona coriacea | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Piper multiplinervium | 0.2 | 1.3 | 3.4 | 0.6 | 2.1 | 0.3 | 5.6 |
| Piper sylvivagum | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.4 |
| Piptocarpa poeppigiana | 0.3 | 0.2 | 1.4 | 0.0 | 1.3 | 1.2 | 4.0 |
| Plukenetia stipellata | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 |
| Prestonia mexicana | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Psiguria bignoniacea | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.6 |
| Psiguria warcsewiczii | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.4 |
| Pueraria phaseoleoides | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Sabicea panamensis | 0.5 | 0.3 | 2.0 | 1.6 | 0.4 | 0.3 | 3.6 |
| Salpichlaena volubilis | 0.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| Securadaca diversifolia | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Selyzia prunifera | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.5 |
| Serjania mexicana | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Smilax dominguensis | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.7 | 1.0 | 0.3 | 1.5 |
| Stigmaphyllon lindenianum | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.2 | 0.0 | 0.5 |

| | | | | | | | |
|----------------------------|------|------|------|------|------|------|-------|
| Stizophyllum inequilaterum | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Syngonium macrophyllum | 0.0 | 0.3 | 0.5 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.7 |
| Syngonium peliocladum | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.7 |
| Syngonium rayi | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| Especie | HYAL | PEMA | PIPA | VIKO | VOFE | VOGU | Total |
| Tassadia obovata | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.3 | 0.6 |
| Tetracera hygrophylla | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.7 | 0.2 | 0.2 | 0.9 |
| Winteringia asterothichya | 0.2 | 0.2 | 0.9 | 0.2 | 0.8 | 0.2 | 2.0 |
| Total lianas | 4.5 | 8.1 | 17.1 | 11.2 | 16.3 | 12.1 | 58.8 |
| Palmas | | | | | | | |
| Especie | | | | | | | |
| Chamaedorea tepejilote | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 0.2 |
| Geonoma congesta | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Total palmas | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.3 | 0.0 | 0.5 |
| | | | | | | | |
| TOTAL | 36.9 | 45.0 | 63.0 | 68.7 | 78.4 | 72.3 | 300.0 |

Pasto abandonado

| Leñosas | |
|---------------------------|-------|
| Especie | IVI |
| Piper colonense | 23.3 |
| Miconia affinis | 16.6 |
| Alchorneopsis floribunda | 12.3 |
| Vismea baccifera | 7.4 |
| Neea laetevirens | 6.7 |
| Miconia multispicata | 5.7 |
| Laetia procera | 4.4 |
| Vismea bilbergiana | 3.8 |
| Pentaclethra macroloba | 3.5 |
| Cordia alliodora | 3.5 |
| Warscewiczia coccinea | 3.0 |
| Casearea arborea | 2.8 |
| Palicourea guianensis | 2.8 |
| Vernonia patens | 2.4 |
| Leandra granatensis | 2.3 |
| Ficus colubrinae | 2.3 |
| Psychotria poeppigiana | 2.2 |
| Cecropia obtusifolia | 2.2 |
| Jacaranda copaia | 2.0 |
| Herrania purpurea | 1.8 |
| Clidemia epiphytica | 1.7 |
| Ocotea macropoda | 1.7 |
| Solanum rovirosanum | 1.6 |
| Piper generalense | 1.6 |
| Clidemia capitellata | 1.6 |
| Siparuna grandiflora | 1.5 |
| Trophis involucrata | 1.5 |
| Varronia dichotoma | 1.5 |
| Conostegia subcrustulata | 1.5 |
| Ocotea insularis | 1.5 |
| Cordia bicolor | 1.5 |
| Total leñosas | 128.0 |
| Hierbas | |
| Especie | IVI |
| Alsophila cuspidata | 9.6 |
| Renealmia alpinia | 1.6 |
| Nepsera aquatica | 1.5 |
| Total hierbas | 12.7 |
| Lianas | |
| Especie | IVI |
| Piper multiplinervium | 22.2 |
| Doliodocarpus multiflorus | 21.1 |
| Paragonia pyramidata | 12.6 |
| Philodendron radiatum | 9.9 |

| | |
|------------------------------|-------|
| Davilla nitida | 9.9 |
| Especie | IVI |
| Sabicea panamensis | 7.8 |
| Anemopaegma orbiculatum | 4.5 |
| Piptocarpa poeppigiana | 4.0 |
| Juvelina wilburii | 3.7 |
| Selysia prunifera | 3.7 |
| Anemopaegma chrysoleucum | 3.6 |
| Gouania polygama | 3.6 |
| Mikania hoja estrellada | 3.4 |
| Mikania corazón | 3.3 |
| Smilax dominguensis | 3.3 |
| Aristolochia sprucei | 2.7 |
| Plukenetia stipellata | 2.2 |
| Philodendron tripartitum | 2.0 |
| Ipomoea phillomega | 2.0 |
| Mikania guaco | 2.0 |
| Drimonia serrulata | 1.8 |
| Piper sylvigagum | 1.7 |
| Passiflora vitifolia | 1.7 |
| Stigmaphyllon lindenianum | 1.7 |
| Odontadenia cf. puncticulosa | 1.6 |
| Sicydium sp | 1.6 |
| Gurania costaricensis | 1.6 |
| Securadaca diversifolia | 1.5 |
| Philodendron lingulatum | 1.5 |
| Stizophyllum inaequilaterum | 1.5 |
| Mikania sp2 | 1.5 |
| Adelobotrys adescens | 1.5 |
| Psiguria bignoniacea | 1.5 |
| Philodendron platypetiolatum | 1.5 |
| Machaerium seemanii | 1.5 |
| Psychotria poeppigiana | 1.5 |
| Dalechampia websteri | 1.5 |
| Cissampelos andromorpha | 1.4 |
| Cayaponia guianensis | 1.4 |
| Dioscorias sp | 1.4 |
| Passiflora arbelaezii | 1.4 |
| Total lianas | 159.3 |
| | |
| TOTAL | 300.0 |

Bosque

| Leñosas | |
|-----------------------------|-----|
| Especie | IVI |
| Ampelocera macrocarpa | 1 |
| Anaxagorea crassipetala | 17 |
| Andira inermis | 2 |
| Borojoa panamensis | 4 |
| Brosimun guianense | 4 |
| Brosimun lactescens | 4 |
| Capparis pittieri | 1 |
| Cassipourea elliptica | 2 |
| Chrysophillum venezuelaense | 1 |
| Clidemia densiflora | 1 |
| Colubrina spinosa | 1 |
| Compsoeura mexicana | 1 |
| Coussarea psychotrioides | 1 |
| Croton schiedeanus | 1 |
| Cupania pseudostipularis | 1 |
| Desconocido (sin hojas) | 1 |
| Eugenia glanduloso-punctata | 2 |
| Faramea multiflora | 1 |
| Faramea suerrensis | 3 |
| Guarea bullata | 2 |
| Guarea cf. hoffmania | 1 |
| Guarea guidonia | 1 |
| Guatteria aeruginosa | 1 |
| Guatteria diospiroides | 2 |
| Hernandia didymantha | 1 |
| Hirtella lemsii | 2 |
| Inga leiocalycina | 1 |
| Inga thibaudiana | 1 |
| Inga venusta | 1 |
| Licaria sarapiquensis | 2 |
| Licaria sp | 2 |
| Makira guianensis | 1 |
| Meliosma donnellsmithii | 1 |
| Miconia affinis | 2 |
| Miconia appendiculata | 1 |
| Miconia multispicata | 1 |
| Miconia stevensiana | 1 |
| Minquartia guianensis | 1 |
| Naucleopsis naga | 2 |
| Neea urophylla | 1 |
| Ocotea laetevirens | 2 |
| Ocotea macropoda | 1 |
| Pentaclethra macroloba | 4 |
| Perevea angustifolia | 2 |

| | |
|-------------------------|-----|
| Persea silvicola | 1 |
| Especie | IVI |
| Piper biseriatum | 3 |
| Piper colonense | 2 |
| Piper melanocladum | 1 |
| Piper generalense | 1 |
| Piper urostachyum | 1 |
| Posoqueria panamensis | 1 |
| Pouteria calystophylla | 2 |
| Pouteria campechiana | 1 |
| Pouteria durlandii | 2 |
| Pouteria reticulata | 1 |
| Pouteria torta | 1 |
| Protium confusum | 1 |
| Protium panamense | 2 |
| Protium pittierii | 5 |
| Protium ravenii | 1 |
| Psychotria brachiata | 1 |
| Psychotria buschtienii | 2 |
| Psychotria marginata | 1 |
| Psychotria panamensis | 1 |
| Psychotria suerrensis | 1 |
| Quararibaea ochrocalyx | 4 |
| Quina macrophylla | 1 |
| Rhinorea deflexiflora | 2 |
| Ryania speciosa | 7 |
| Schweilera longirachis | 1 |
| Siparuna grandiflora | 1 |
| Sorocea puvivena | 2 |
| Stenmadennia robinsonii | 1 |
| Swartzia spA | 1 |
| Talisia nervosa | 4 |
| Tetragastris panamensis | 2 |
| Trophis involucrata | 2 |
| Unonopsis hammelii | 1 |
| Unonopsis spA | 1 |
| Virola sebifera | 3 |
| Warscewiczia coccinea | 4 |
| Total leñosas | 147 |
| Hierbas | |
| Especie | IVI |
| Asplundia cf. uncinata | 2 |
| Polibotrya sp2 | 2 |
| Costus scaber | 1 |
| Evodianthus funifer | 2 |
| Heliconia mathisiae | 1 |
| Ischnosiphon inflatus | 1 |
| Paradrymonia decurrens | 1 |
| Total hierbas | 8 |

| | |
|-------------------------------------|-----|
| | |
| | |
| Lianas | |
| Especie | IVI |
| <i>Anemopaegma chrysoleucum</i> | 2 |
| <i>Anomospermum reticulatum</i> | 1 |
| <i>Anthurium pentaphyllum</i> | 1 |
| <i>Aristolochia sprucei</i> | 1 |
| <i>Aristolochia translucida</i> | 1 |
| <i>Bahinia outimouta</i> | 4 |
| <i>Callichlamys latifolia</i> | 2 |
| <i>Dichapetalum nervatum</i> | 3 |
| <i>Dichapetalum pedunculatum</i> | 2 |
| <i>Dolioscarpus multiflorus</i> | 4 |
| <i>Forsteronia myriantha</i> | 2 |
| <i>Gurania costaricensis</i> | 1 |
| <i>Heisteria scandens</i> | 1 |
| <i>Heteropsis oblongifolia</i> | 4 |
| <i>Heteropteris macrostachya</i> | 1 |
| <i>Macgravia mexicana</i> | 1 |
| <i>Machaerium seemanii</i> | 1 |
| <i>Mikania sp5</i> | 1 |
| <i>Moutabea gentryi</i> | 1 |
| <i>Monstera aff. adansonii</i> | 2 |
| <i>Monstera sp1</i> | 4 |
| <i>Monstera sp3</i> | 4 |
| <i>Paragonia pyramidata</i> | 1 |
| <i>Philodendron alliodorum</i> | 18 |
| <i>Philodendron fragrantissimum</i> | 6 |
| <i>Philodendron inaequilaterum</i> | 3 |
| <i>Philodendron radiatum</i> | 1 |
| <i>Philodendron rigidifolium</i> | 5 |
| <i>Philodendron tenue</i> | 1 |
| <i>Philodendron tripartitum</i> | 1 |
| <i>Pinzona coriacea</i> | 4 |
| <i>Piper sylvivagum</i> | 1 |
| <i>Plukenetia stipellata</i> | 1 |
| <i>Psiguria bignoniacea</i> | 1 |
| <i>Rhodospatha wendlandii</i> | 2 |
| <i>Salpichlaena volubilis</i> | 7 |
| <i>Schelegelia fastigiata</i> | 1 |
| <i>Serjania cf. pyramidata</i> | 1 |
| <i>Smilax dominguensis</i> | 1 |
| <i>Smilax mollis</i> | 1 |
| <i>Smilax vanilliodora</i> | 1 |
| <i>Stigmaphyllon lindenianum</i> | 1 |
| <i>Syngonium macrophyllum</i> | 1 |
| Total lianas | 97 |
| Palmas | |

| | |
|--------------------------|-----|
| Especie | IVI |
| Asterogyne martiana | 2 |
| Chrysophila warscewiczii | 4 |
| Especie | IVI |
| Geonoma congesta | 23 |
| Geonoma cuneata | 1 |
| Geonoma longevaginata | 4 |
| Iriartea deltoidea | 4 |
| Pholidostachys pulchra | 5 |
| Prestoea decurrens | 4 |
| Socratea exorrhiza | 1 |
| Total palmas | 49 |
| | |
| TOTAL | 300 |