

UNIVERSIDAD ESTATAL A DISTANCIA
VICERRECTORÍA ACADÉMICA
ESCUELA DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**REGENERACIÓN NATURAL DE *DIPTERYX PANAMENSIS* (Pitier) Record
EN FRAGMENTOS DE BOSQUE, SARAPIQUÍ, COSTA RICA**

Tesis de maestría
Magister Scientiae en Manejo de Recursos Naturales con Mención en Gestión de la Biodiversidad

Nancy Gamboa Badilla

San José, Costa Rica
2008

UNIVERSIDAD ESTATAL A DISTANCIA
VICERRECTORÍA ACADÉMICA
ESCUELA DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Programa de Maestría en Manejo de Recursos Naturales

**REGENERACIÓN NATURAL DE *DIPTERYX PANAMENSIS* (Pitier) Record
EN FRAGMENTOS DE BOSQUE, SARAPIQUÍ, COSTA RICA**

Tesis de maestría sometida a la consideración del Tribunal Examinador de la Maestría en Manejo de Recursos Naturales de la Escuela de Ciencias Exactas y Naturales para optar por el grado de: Magister Scientiae en Manejo de Recursos Naturales con Mención en Gestión de la Biodiversidad

Por

Nancy Gamboa Badilla

Con la asesoría del Director de Tesis:

Harold Arias Le Claire, M.Sc.

San José, Costa Rica

2008

Esta tesis fue aprobada por el Tribunal Examinador de la Maestría Académica en Manejo de Recursos Naturales con mención en Gestión de la Biodiversidad de la Escuela de Ciencias Exactas y Naturales.

Nidia Lobo Solera, Dra.

Directora del Sistema de Estudios de Posgrado

Ing. Olman Dias Sánchez, M.Sc.

Director de la Escuela de Ciencias Exactas y Naturales

Zaidett Barrientos Llosa, M.Sc.

Coordinadora del Programa de Maestría en Manejo de Recursos Naturales

Harold Arias Le Claire, M.Sc.

Director de Tesis

Ruperto Quesada Monge, Ph.D.

Asesor de Tesis

German Obando Vargas, M.Sc.

Asesor de Tesis

Ing. Nancy Gamboa Badilla

Candidata a Magister Scientiae

DEDICATORIA

A mis padres y hermanos porque en todo momento me brindan su apoyo.
A mi amor que incondicionalmente está conmigo.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por todo lo que ha hecho por mí y haberme dado esta oportunidad. A mis seres amados por su apoyo y en especial por su cariño.

A Harold Arias, que como Director de Tesis me brindó su confianza y apoyo. Siempre puso sus valiosas críticas y su mejor empeño en mi formación científica y en este proceso de investigación.

A los lectores de mi tesis, German Obando, por su gran apoyo e interés en el desarrollo de esta investigación de tesis, al igual que a Ruperto Quesada, por sus constantes aportes profesionales y comentarios de motivación para concluir este trabajo.

Al proyecto de investigación “Aspectos ecológicos de la fragmentación y el aislamiento del paisaje en el noreste de Costa Rica, Sarapiquí”, a la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad Estatal a Distancia, a la Organización de Estudios Tropicales (OET), a la Fundación para el Desarrollo y la Conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), por su apoyo logístico y los fondos económicos que permitieron desarrollar mi proyecto de Tesis.

A los doctores Deborah y David Clark por su interés, importantes comentarios y en especial a su proyecto “Trees” por facilitarme información de sus invaluable investigaciones de más de 30 años en los bosques de La Estación Biológica La Selva. Mis más sinceros agradecimientos.

A Marcela Eduarte, Jorge Carmona, don Rigoberto (“Pelao”), Leonel Campos, William Miranda y Andrés Sanchun por su importante colaboración en diferentes momentos del proceso de recolección de datos. A don “Tío” y los funcionarios de la Estación Biológica La Selva por su cooperación en todo momento, igualmente a la doctora Deedra McClearn y Orlando Vargas por su disposición y apoyo. A los estudiantes de las Maestrías en Manejo de Recursos Naturales (UNED) y Manejo y Conservación de Vida Silvestre (UNA) por su contribución en el campo.

Al Sistema de Estudios de Posgrado y la Escuela de Ciencias Exactas y Naturales de la UNED, especialmente a Zaidett Barrientos, Coordinadora del programa de maestría, por sus gestiones y afectuosamente a Guisella Vargas por su oportuna colaboración.

A todos aquellos que de alguna manera participaron en esta investigación.

A todos ustedes muchas gracias.

Índice de contenidos	Página
Lista de cuadros.....	vii
Lista de figuras.....	viii
Resumen.....	1
Abstract	3
1. Introducción.....	5
1.1 Objetivos.....	7
1.1.1 Objetivo General.....	7
1.1.2 Objetivos Específicos.....	7
1.2 Hipótesis de investigación.....	8
1.2.1 Hipótesis general y justificación.....	8
1.2.2 Hipótesis específicas.....	8
2. Marco teórico.....	10
2.1 Los bosques húmedos tropicales y la alteración del hábitat.....	10
2.2 Fragmentación del bosque.....	12
2.3 Efectos de la fragmentación del bosque.....	15
2.3.1 Extinción de especies.....	15
2.3.2 Aislamiento y reducción de las poblaciones.....	17
2.3.3 Efecto de borde.....	18
2.3.4 Defaunación.....	19
2.4 El proceso de regeneración de las especies arbóreas en paisajes fragmentados.....	22
2.4.1 El ciclo de regeneración natural del bosque.....	23
2.4.2 El ambiente lumínico.....	25
2.4.3 Las condiciones de humedad y la precipitación.....	26
2.4.4 Las condiciones de temperatura.....	27
2.4.5 El suelo y sus nutrientes.....	28
2.4.6 La topografía y el relieve.....	30
2.5 Consideraciones acerca de la biología reproductiva de los árboles neotropicales.....	31
2.6 Ecología de semillas de árboles neotropicales: dispersión y depredación.....	34
2.7 El proceso de reclutamiento en árboles neotropicales.....	39
2.8 El paisaje fragmentado de Sarapiquí y el manejo forestal.....	41
2.9 Especie de estudio: <i>Dipteryx panamensis</i>	42

Índice de contenidos	Página
3. Metodología.....	48
3.1 Area de estudio.....	48
3.1.1 Estación Biológica La Selva.....	49
3.1.2 Fragmentos de bosque.....	50
3.1.2.1 Starke.....	50
3.1.2.2 Rojomaca.....	51
3.2 Procedimientos para la recolección de la información.....	53
3.2.1 Selección de las zonas de evaluación para la ubicación de los árboles reproductivos.....	54
3.2.2 Ubicación de los árboles reproductivos.....	54
3.2.3 Estudio piloto y entrenamiento para la identificación de la regeneración.....	56
3.2.4 Método para la medición de la regeneración.....	57
3.2.5 Otras variables a medir dentro de las parcelas triangulares.....	60
3.2.6 Evaluación de las comunidades de mamíferos medianos y grandes.....	62
4. Resultados	65
4.1 Relación juvenil:adulto y número de propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i>	65
4.2 Descripción de las variables de los propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> y su relación con las características de los árboles reproductivos.....	70
4.3 Porcentaje de pendiente del terreno y cobertura del dosel en las parcelas triangulares y su relación con las variables de los propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i>	73
4.4 Comunidades de mamíferos y el fenómeno de defaunación en el paisaje fragmentado de Sarapiquí	76
5. Discusión.....	81
5.1 Capacidad de regeneración de <i>Dipteryx panamensis</i> en bosques fragmentados bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo: Razón juvenil:adulto y número de propágulos.....	82
5.2 Patrones en la estructura vertical y horizontal de la regeneración de <i>Dipteryx panamensis</i> : diámetro, altura y distancia de los propágulos al árbol reproductivo.....	86
5.3 La asociación entre la cobertura del dosel y la pendiente del terreno con el proceso de regeneración de <i>Dipteryx panamensis</i>	90
5.4 El fenómeno de defaunación en las comunidades de mamíferos y su posible influencia en el proceso de regeneración de <i>Dipteryx panamensis</i> en el paisaje fragmentado de Sarapiquí.....	93
5.5 Implicaciones para la conservación y el manejo sostenible de <i>Dipteryx panamensis</i> en fragmentos de bosque de Sarapiquí.....	97
6. Conclusiones.....	100
7. Referencias bibliográficas.....	104

Lista de cuadros		Página
Cuadro 1	Número de plántulas emergidas de semillas capturadas en trampas en cinco sitios de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Las semillas son divididas en cuatro modos de dispersión conocidos.....	35
Cuadro 2	Características de los bosques de estudio en la región de Sarapiquí.....	52
Cuadro 3	Número de árboles adultos de <i>Dipteryx</i> que será evaluado en los sitios de estudio del proyecto "Regeneración natural de <i>Dipteryx panamensis</i> en fragmentados de bosque, Sarapiquí, Costa Rica".....	56
Cuadro 4	Regeneración per capita (razón juvenil:adulto) de <i>Dipteryx panamensis</i> según categorías de tamaño de los propágulos, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica.....	68
Cuadro 5	Distancia promedio ($\bar{y} \pm$ error estándar) de los propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> en relación con el árbol progenitor según las categorías de regeneración, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica.....	72
Cuadro 6	Coefficientes de Correlación de Pearson y valores de significancia (p) para variables de la regeneración de <i>Dipteryx panamensis</i> (diámetro, altura y distancia respecto al árbol progenitor, n=314) y del árbol reproductivo (diámetro a 1,30 m del suelo, altura total e índice de competencia) de la misma especie en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica.....	73
Cuadro 7	Número de observaciones directas e indirectas de mamíferos en el período comprendido entre noviembre 2005 y junio 2007, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica.....	77
Cuadro 8	Abundancia relativa (observaciones/km) de mamíferos, según el gremio trófico, en el período comprendido entre noviembre 2005 y junio 2007, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica.....	79
Cuadro 9	Abundancia relativa (observaciones/km) de mamíferos, según categorías de peso corporal, en el período comprendido entre noviembre 2005 y junio 2007, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica.....	80

Lista de figuras		Página
Figura 1	Fotografías del árbol completo, fuste, restos del fruto (mesocarpo petreo) y hojas de <i>Dipteryx panamensis</i> e ilustración de una hoja de este árbol, en estructura compuesta pinnada, con 10 a 20 foliolos asimétricos.....	44
Figura 2	Ilustración de inflorescencia de <i>Dipteryx panamensis</i> en panículas terminales o laterales y vista frontal y lateral de las flores.....	45
Figura 3	Ilustración de frutos de <i>Dipteryx panamensis</i> , mesocarpo y semillas dentro de la valva endocárpica en proceso de germinación.....	46
Figura 4	Ilustraciones y fotografía de plántulas de <i>Dipteryx panamensis</i> en diferentes estados de desarrollo.....	47
Figura 5	Ubicación del área de estudio en la zona de Sarapiquí, provincia de Heredia, al noreste de Costa Rica (a y b).....	49
Figura 6	Ubicación geográfica relativa de los tres sitios de estudio en la zona de Sarapiquí, al noreste de Costa Rica.....	52
Figura 7	Ubicación y distribución de las parcelas no permanentes en forma de triángulo para medir la regeneración de cada árbol progenitor.....	58
Figura 8	Ubicación y distribución de los puntos de medición de pendiente y porcentaje de apertura del dosel en las parcelas triangulares de regeneración.....	60
Figura 9	Ubicación y distribución de los cuadrantes de medición de competencia entre individuos adultos en cada árbol progenitor.....	62
Figura 10	Ilustración del método de observación directa e identificación de indicios de mamíferos en transectos no lineales (1,5 km de longitud) de ancho variable.....	64
Figura 11	Número promedio (\pm error estándar) de propágulos por árbol de <i>Dipteryx panamensis</i> para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	65
Figura 12	Número promedio (\pm error estándar) de propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> por parcela triangular de muestreo para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	66
Figura 13	Número promedio (\pm error estándar) de propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> por árbol según categorías de regeneración para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	67
Figura 14	Gráfico de dispersión de datos para el número de regeneración por árbol y el diámetro del árbol progenitor de <i>Dipteryx panamensis</i> en los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva	69
Figura 15	Gráfico de dispersión de datos para el número de regeneración por árbol y el índice de competencia de los árboles parentales de <i>Dipteryx panamensis</i> en los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	69
Figura 16	Gráfico de dispersión de datos para el número de regeneración por árbol y la altura total estimada de los árboles parentales de <i>Dipteryx panamensis</i> en los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	70
Figura 17	Diámetro promedio (\pm error estándar) de los propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	71

Figura 18	Altura promedio (\pm error estándar) de los propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	71
Figura 19	Distancia promedio (\pm error estándar) de los propágulos de <i>Dipteryx panamensis</i> respecto al árbol progenitor para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	72
Figura 20	Porcentaje promedio (\pm error estándar) de cobertura del dosel en las parcelas triangulares de muestreo a 20 m de distancia del árbol progenitor de <i>Dipteryx panamensis</i> para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	74
Figura 21	Porcentaje promedio (\pm error estándar) de cobertura del dosel en las parcelas triangulares de muestreo a 40 m de distancia del árbol progenitor de <i>Dipteryx panamensis</i> para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	75
Figura 22	Porcentaje promedio (\pm error estándar) de pendiente del terreno en las parcelas triangulares de muestreo de <i>Dipteryx panamensis</i> para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	75
Figura 23	Número de especies de mamíferos medianos y grandes según el gremio trófico, para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva	78
Figura 24	Número de especies de mamíferos medianos y grandes según el peso corporal, para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva.....	79

Regeneración Natural de *Dipteryx panamensis* (Pitier) Record en Fragmentos de Bosque, Sarapiquí, Costa Rica

Nancy Gamboa-Badilla

Programa de Maestría en Manejo de Recursos Naturales, Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad Estatal a Distancia (UNED)

RESUMEN

Se evaluó la regeneración de *Dipteryx panamensis* (Fabaceae) en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal, Starke (ST, 344 ha) y Rojomaca (RO, 117 ha), así como en una representación de bosque continuo protegido de la cacería, Estación Biológica La Selva (LS, 1500 ha), todos inmersos en el paisaje de usos múltiples de la tierra, en Sarapiquí. *Dipteryx* es una especie con valor comercial, posee sistema sexual hermafrodita, apareamiento autoincompatible y es dispersado bióticamente. En cada bosque de estudio se ubicaron árboles adultos de *Dipteryx* a más de 80 m de otro coespecífico reproductivo (ST: 8, RO: 8, LS: 12). A cada uno se le midió el diámetro (a 1,30 m del suelo), la altura total y el índice de competencia interespecífica. Este último fue evaluado en parcelas circulares de 20 m de radio con centro en el árbol, en las que se midió el diámetro y la distancia de todos los fustes con diámetro ≥ 20 cm. Para evaluar la regeneración coespecífica se establecieron en cada árbol cuatro parcelas no permanentes triangulares (40 m de altura y 16 m de base), hacia los puntos cardinales, con el vértice opuesto a la base ubicado en el progenitor. En las parcelas se contó la cantidad de regeneración (plántulas, brinzales, latizales bajos y altos) y se realizaron mediciones de diámetro, altura y distancia al árbol parental. En cada parcela se midió la pendiente y el porcentaje de cobertura del dosel. Además, para los tres bosques se evaluó la comunidad de mamíferos medianos y grandes. Se realizaron observaciones en transectos (1,5 km de longitud) de ancho variable en cada sitio para localizar e identificar indicios (rastros, huellas y excretas) e individuos directamente (esfuerzo de muestreo por sitio: 30 km y 40 horas de Noviembre 2005 a Junio 2007). El número promedio de propágulos por árbol fue similar entre los sitios (ST: $9,000 \pm 3,174$; RO: $18,375 \pm 10,447$; LS: $7,917 \pm 1,990$, $F=1,01$; $2/27$ g.l.; $p>0,05$). La relación juvenil:adulto fue en Starke de 9:1, en Rojomaca 18:1 y en La Selva 8:1. Se encontró que el diámetro del árbol progenitor (Pearson: 0,444, $n=28$, $p<0,05$) y la competencia interespecífica (Pearson: -0,373, $n=28$, $p=0,05$) se correlacionan con el número de propágulos coespecíficos por árbol; no obstante, no se encontró una correlación entre la altura total de los árboles progenitores y el número de propágulos de *Dipteryx* en las parcelas de muestreo (Pearson: 0,278, $n=28$, $p>0,05$). El número de propágulos por parcela triangular no varió entre los sitios, pero sí entre categorías de regeneración (Sitio F= 1,12, $2/111$ g.l.; $p> 0,05$; Categoría F= 4,72, $3/111$ g.l.; $p<0,01$). Las dimensiones de la regeneración presentaron diferencias entre los sitios en cuanto a altura (ST: $0,824 \pm 0,109$ m; RO: $0,499 \pm 0,095$ m; LS: $0,282 \pm 0,013$ m; $F=7,72$; $2/313$ g.l.; $p<0,001$), pero no en los diámetros (ST: $0,593 \pm 0,052$ cm; RO: $0,506 \pm 0,097$ cm; LS: $0,373 \pm 0,001$ cm; $F=1,51$; $2/313$ g.l.; $p>0,05$), en cambio la distancia de los propágulos respecto al árbol parental varió entre los sitios (ST: $13,391 \pm 1,069$ m; RO: $11,178 \pm 0,774$ m; LS: $17,118 \pm 1,166$ m $F=10,27$; $2/313$ g.l.; $p<0,001$). Estas variables se correlacionaron con el diámetro del progenitor y los índices de competencia, pero no con la altura total de los árboles adultos. El número de propágulos se asoció con los porcentajes de pendiente (Pearson: 0,280, $n=112$, $p<0,01$), pero no con la cobertura del dosel (medida a 20 m y a 40 m del árbol adulto; Cobertura a 20m Pearson: 0,101, $n=112$, $p>0,05$, Cobertura a 40m Pearson: -0,125, $n=112$, $p>0,05$). La cobertura del dosel de los tres sitios no se correlacionó con las dimensiones de la regeneración, pero sí con la distancia a la que se encontraron los propágulos respecto al árbol progenitor (Pearson Cobertura-altura: -0,05 $p>0,05$ $n=314$; Pearson Cobertura-diámetro: -0,072 $p>0,05$ $n=314$; Pearson Cobertura-distancia al progenitor: -0,202 $p<0,001$ $n=314$). En el caso del relieve del terreno se encontraron correlaciones con el tamaño de la regeneración (diámetro y altura) y la distancia a la que se encontraron (Pearson Pendiente-altura: -0,180 $p<0,01$ $n=314$; Pearson Pendiente-diámetro: -0,127 $p<0,05$ $n=314$; Pearson Pendiente-distancia al progenitor: -0,186 $p<0,001$ $n=314$). En las evaluaciones de mamíferos se observaron 22 especies en los tres sitios, las más frecuentes fueron *Pecari tajacu* (saíno), *Dasyprocta punctata* (guatusa), *Agouti paca* (tepezcuintle) y *Alouatta palliata* (Mono congo o aullador). La riqueza encontrada en estos bosques fue similar, no obstante La Selva presentó más especies (18) y se observaron indicios para todos los gremios tróficos, Rojomaca y Starke no presentaron especies carnívoras. Se observó una tendencia a que en el bosque continuo se presentara un mayor número de especies grandes, en contraste con los bosques bajo manejo forestal. Se sugiere que la regeneración de *Dipteryx* es influenciada por el diámetro del árbol progenitor, la competencia interespecífica y la pendiente del terreno. Pareciera que la estructura de edad o tamaño de la regeneración es determinada por los requerimientos ecológicos de las diferentes categorías de tamaño. De este modo la dinámica de reclutamiento es influenciada por factores de micrositio y microclima que actúan simultáneamente con procesos a escala de paisaje y variaciones en las poblaciones de dispersores y depredadores de semilla. Los resultados de las comunidades de mamíferos podrían indicar que los fragmentos evaluados

sufren de defaunación. Estos indicios destacan el papel ecológico que podrían cumplir los fragmentos al nivel de paisaje; sin embargo, algunas cualidades y procesos ecológicos de los bosques podrían ser afectados si no se planifican estrategias de conservación de fragmentos que aumenten la conectividad y limiten la caza ilegal. Los resultados obtenidos en esta investigación podrían mejorar las técnicas de manejo forestal de *Dipteryx* y contribuir específicamente con los criterios para la selección de individuos portadores remanentes. Finalmente, las prácticas silviculturales y los métodos de manejo forestal de los fragmentos de bosque en paisajes de usos múltiples de la tierra, para efectivamente alcanzar la sostenibilidad, deben incluir consideraciones ecológicas particulares para cada especie, en especial en árboles como *Dipteryx*, para asegurar la regeneración natural a partir de semillas.

Palabras clave: Bosque muy húmedo tropical, Costa Rica, Dipteryx panamensis, Estación Biológica La Selva, fragmentación de bosques, manejo forestal, regeneración, defaunación, Sarapiquí.

Regeneration of *Dipteryx panamensis* in Fragmented Forests, Sarapiquí, Costa Rica

Nancy Gamboa-Badilla

Natural Resources Management, M.Sc. Program, School of Postgraduate, Universidad Estatal a Distancia (UNED)

ABSTRACT

Regeneration of *Dipteryx panamensis* an animal-dispersed timber species was compared in logged and fragmented forests (Starke ST 344 ha, Rojomaca RO 117 ha) with a sample of continuous and protected forest (La Selva LS 1500 ha) in northeastern Costa Rica. The timber specie *Dipteryx* has a medium-to-high commercial value, it's fruits are consumed by different mammal species, has hermaphroditic sexual system and self-incompatible breeding system. Fragments have been selective logged and actually are under sustainable timber management. La Selva represents a continuous forest under conservation where hunting is prohibited. In all study sites adult trees at least 80 m away from others reproductive individuals were located (ST:8, RO:8, LS:12). For all individuals total height, diameter (measured at 1,30 m from the base) and competition index were evaluated, last one in a circular plot with 20 m of ratio. Co-specific regeneration under all reproductive trees was counted in four non-permanent inventory plots with a shape of isosceles triangles with 40 m height and 16m at the base with its base opposite angle fixed to the tree. All four triangles were arranged around the reproductive three using the cardinal's points as a reference. On each triangle the regeneration was counted for each size class (seedlings, saplings, small and tall juveniles) in order to calculate a juvenile:adult ratio as an indicator of regeneration rates. The diameter, height and distance from the adult tree were measured for each seedling, sapling and juveniles. Also on each plot measurements of topographic slope and percentage of coverage in the canopy were made. In order to evaluate possible defaunation were conducted observations on 1,5 km transects with variable width so as to seek, find and identify clues (footprints, feces and calls) and direct sights of mammal species (evaluating effort accumulated per site was 30 km and 40 h from November 2005 to June 2007). Average number of regeneration per adult tree was similar on all study sites (ST: 9,000±3,174; RO: 18,375±10,447; LS: 7,917±1,990, F=1,01; 2/27 g.l.; p>0,05). Diameter of adult trees (Pearson: 0,444, n=28, p<0,05) and competition index (Pearson: -0,373, n=28, p≈0,05) were correlated with the number of coespecific regeneration under adult trees, however height of adult trees was not correlated with the number of propagules of *Dipteryx* (Pearson: 0,278, n=28, p>0,05). Number of regeneration per plot showed variation among class of sizes but not between sites (Sites F=1,12 , 2/111 g.l.; p> 0,05; class of sizes F= 4,72, 3/111 g.l.; p<0,01). Regeneration's height showed significant variation among sites (ST: 0,824±0,109 m; RO: 0,499±0,095 m; LS: 0,282±0,013 m; F=7,72; 2/313 g.l.; p<0,001). Although regeneration's diameter was similar between sites (ST: 0,593±0,052 cm; RO: 0,506±0,097 cm; LS: 0,373±0,001 cm; F=1,51; 2/313 g.l.; p>0,05). Distance of regeneration from adult trees showed significant variation among sites (ST: 13,391±1,069 m; RO: 11,178±0,774 m; LS: 17,118±1,166 m F=10,27; 2/313 g.l.; p<0,001). Regeneration's height, diameter and distance from adult tree were correlated with adult's diameter and competition index in contrast adult's height did not show any relation. Regeneration number was associated with percentage of topographic slope (Pearson: 0,280, n=112, p <0,01) but not with coverage in the canopy (Coverage at 20m Pearson: 0,101, n=112, p>0,05, Coverage at 40m Pearson: -0,125, n=112, p>0,05). Percentage of canopy coverage was correlated with regeneration distance from adult trees but not with any variable of regeneration's size (Pearson coverage-height: -0,05 p>0,05 n=314; Pearson coverage-diameter: -0,072 p>0,05 n=314; Pearson coverage-distance from adult tree: -0,202 p<0,001 n=314). Percentage of topographic slope was correlated with regeneration's diameter, height and distance from adult tree (Pearson slope-height: -0,180 p<0,01 n=314; Pearson slope-diameter: -0,127 p<0,05 n=314; Pearson slope-distance from adult tree: -0,186 p<0,001 n=314). On mammals evaluation 22 species were counted on the whole sites. Most counted species were *Pecari tajacu* (collared pecari), *Dasyprocta punctata* (agouti), *Agouti paca* (paca) and *Alouatta palliata* (howler monkey). Species richness was similar among sites; although La Selva showed more mammal's species and more clues on every trophic guild. However Rojomaca and Starke showed no carnivore species. Number of species by weight class showed a trend of more species on continuous and protected forest than fragmented forests under timber production. Collected data suggest that *Dipteryx* regeneration process is under the influence of some variables like adult tree's diameter, interspecific competition and topographic slope. Regeneration age or size structure appears to be in some way controlled by specific ecological requirements on singular class of size. Recruitment dynamic seems to be under influence of microsite and microclimate factors acting simultaneously with landscape process and fluctuations on seed consumer's populations. Defaunation of mammal's communities was showed especially on fragmented forests but these sites may be able to play an important role conserving biodiversity on a landscape scale. However some forest's attributes and ecological process could be in jeopardy so become obvious that is necessary planning conservation

strategies in order to improve connectivity and reduce illegal hunting. Briefly silvicultural techniques and forest management methods on fragmented landscapes in order to reach sustainable levels must include ecological issues specifically to maintain natural regeneration from seeds on species like *Dipteryx*. In short this research could be used to improve current forest management practices and contribute with the conservation of biodiversity in the Costa Rica's northeastern region.

Key words: Tropical wet forest, Costa Rica, Dipteryx panamensis, La Selva Biological Station, forest fragmentation, defaunation, forest management, regeneration process, Sarapiquí.

1. Introducción

Los procesos ecológicos en bosques fragmentados difieren de los presentes en bosques continuos, debido a la pérdida del hábitat, el efecto de borde, la extinción de especies, el aislamiento de las poblaciones y las modificaciones en las interacciones planta-animal. En estos escenarios los remanentes de bosque presentan alteraciones en los patrones de abundancia de las especies y en la estructura de las comunidades. Igualmente, la fragmentación podría afectar negativamente la capacidad de regeneración de las especies arbóreas debido a las condiciones abióticas adversas de los remanentes, la alta mortalidad de plántulas que tienen adheridas las semillas, la baja producción de semillas, la limitada viabilidad de los propágulos, la alta depredación de semillas y la ausencia de animales dispersores (Dirzo y Miranda 1991, Saunders *et al.* 1991, Schelhas y Greenberg 1996, Asquith *et al.* 1997 y 1999, Laurance y Bierregaard 1997, Meffe y Carroll 1997, Benitez-Malvido 1998, Laurance *et al.* 1998, Bennett 1999, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003, Groom *et al.* 2006).

Además, la fragmentación del bosque podría alterar los patrones de reclutamiento a partir de semillas, debido a posibles alteraciones en los procesos de polinización (por efectos negativos en las poblaciones de los vectores de polen o bien por una reducción en las densidades y los tamaños poblacionales de los árboles) y dispersión de semillas (debido a la ausencia de dispersores, consecuencia de la pérdida de fauna o defaunación, término acuñado por Redford 1992). Inclusive en estos paisajes, se podría disminuir la supervivencia de los propágulos y las plántulas de algunas especies arbóreas, como consecuencia de una alta abundancia de depredadores de semillas y herbívoros. Lo anterior producto de un aumento en sus densidades poblacionales, como resultado de la ausencia de otras especies que controlen sus abundancias, o bien por el efecto de las condiciones imperantes en la matriz circundante (Asquith *et al.* 1997 y 1999, Malcolm 1997, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Wright *et al.* 2000, Nason 2002).

La preponderancia de las interacciones planta-animal en los bosques húmedos tropicales ha servido como fundamento para sugerir que la fragmentación podría tener efectos perniciosos en la regeneración de algunas especies de arbóreas, especialmente en aquellos árboles que son aprovechados en el mercado forestal. De esta manera, la sostenibilidad ecológica y económica del manejo forestal en parches de bosque, depende en gran medida del conocimiento ecológico que se posea acerca de las especies y las comunidades que comprenden estos remanentes de bosque (Terborgh 1992, Hammond *et al.* 1996, Guariguata *et al.* 2002).

En este sentido, es necesario estudiar las diferencias existentes en la regeneración de algunas especies forestales vulnerables a la fragmentación, tanto en fragmentos de bosque bajo manejo forestal como en condiciones de bosque continuo. Esto considerando que algunas especies según su sistema reproductivo (por ejemplo hermafroditas autoincompatibles) y de dispersión de semillas (esencialmente diseminadas por animales), podrían sufrir con mayor énfasis los efectos de la pérdida del hábitat, la reducción en la densidad poblacional y el aislamiento. Estudios realizados por Guariguata *et al.* (2000 y 2002), han comprobado que se pueden producir alteraciones en procesos ecológicos como la dispersión de semillas y la regeneración de algunas especies de árboles, en especial aquellas que dependen de fauna para la diseminación de propágulos. Igualmente, Nason (2002), sugiere que las especies más susceptibles a la fragmentación y con mayores probabilidades de enfrentar problemas de regeneración son las especies con polinización cruzada, en general aquellas que presentan sistemas de apareamiento autoincompatibles (especies con baja capacidad de autofecundarse o que requieren del polen de individuos coespecíficos para la producción de semillas en cantidades suficientes para la producción) y las dioicas (especies con individuos de sexos separados).

De este modo, la conservación de algunas especies arbóreas es de gran interés, máxime si se considera que algunas de estas tienen valor en el mercado de madera y se encuentran bajo presión por tala ilegal o bajo manejo forestal, donde muchos individuos son extraídos del bosque sin considerar el sistema de reproducción y dispersión que poseen. Existe la necesidad de investigar, no sólo si la regeneración varía entre fragmentos y bosques continuos, sino además entre las especies (Guariguata *et al.* 2002). En estos escenarios de usos múltiples de la tierra, la presente investigación pretende evaluar el proceso de regeneración de *Dipteryx panamensis*, especie arbórea dispersada bióticamente con sistema reproductivo hermafrodita, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo en la región de Sarapiquí. Lo anterior con el propósito de contribuir con información científica para la toma de decisiones en el manejo forestal y la conservación de la biodiversidad en este paisaje. Esta propuesta, abarca los objetivos de uno de los componentes del proyecto de investigación "Aspectos ecológicos de la fragmentación y el aislamiento en el Noreste de Costa Rica"; de tal manera, responde a los planteamientos teóricos y metodológicos desarrollados en la formulación principal de dicha investigación (Arias-Le Claire 2004).

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo General

Evaluar el proceso de regeneración en árboles de *Dipteryx panamensis* en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo protegido, en la región de Sarapiquí al Noreste de Costa Rica. Por tanto generar conocimiento sobre el efecto de los procesos de fragmentación del paisaje en la regeneración de una especie arbórea de interés comercial.

1.1.2 Objetivos Específicos

1.1.2.1 Cuantificar comparativamente la cantidad de regeneración y la relación juvenil:adulto de *Dipteryx* en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo protegido.

1.1.2.2 Evaluar en la regeneración de *Dipteryx* la altura, el diámetro y la distancia al árbol progenitor, así como las posibles asociaciones entre estas variables y el diámetro (medido a 1,30 m del suelo) y la altura total del árbol parental en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo protegido.

1.1.2.3 Evaluar en *Dipteryx* posibles asociaciones entre variables de la regeneración (cantidad, altura, diámetro, distancia al árbol progenitor) y la pendiente del terreno, el porcentaje de apertura del dosel y la competencia a la que se encuentran sometidos los árboles parentales, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo protegido.

1.1.2.4 Evaluar la posible defaunación en las comunidades de mamíferos medianos y grandes en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo protegido.

1.2 Hipótesis de investigación

1.2.1 Hipótesis general y justificación

Los fragmentos de bosque, debido a la pérdida de hábitat, el aislamiento y el efecto de la cacería, se pueden asociar con una reducción de la fauna (especialmente de mamíferos, debido al proceso de defaunación) y problemas de reproducción de las especies arbóreas (por reducción en la densidad de sus poblaciones y baja exocruza). Se ha documentado que esto provoca que la producción de frutos, los patrones de dispersión de semillas y la supervivencia de los propágulos sean alterados en estos paisajes. De este modo, se espera que la regeneración de *Dipteryx*, especie arbórea dispersada bióticamente y que poseen sistema de apareamiento autoincompatible, difiera al contrastar fragmentos de bosque aislados con una representación de bosque continuo protegido.

1.2.2 Hipótesis específicas

1.2.2.1 Debido a que en fragmentos de bosque la pérdida de hábitat, el aislamiento y el proceso de defaunación, en conjunto pueden afectar la producción de frutos, los patrones de dispersión de semillas y la supervivencia de los propágulos; se espera que la cantidad de regeneración de *Dipteryx* difiera al comparar fragmentos de bosque y una representación de bosque continuo protegido.

1.2.2.2 Debido a que en fragmentos de bosque la pérdida de hábitat, el aislamiento y el proceso de defaunación pueden afectar conjuntamente la producción de frutos, los patrones de dispersión de semillas y la supervivencia de los propágulos; se espera que al evaluar variables de la regeneración (altura, diámetro, distancia respecto al árbol progenitor, relación juvenil:adulto) en *Dipteryx* éstas difieran al comparar fragmentos de bosque y una representación de bosque continuo protegido. Debido a que el diámetro y la altura total de un árbol progenitor se podrían asociar a variaciones en su regeneración; se espera que en *Dipteryx* exista una posible relación entre las variables del árbol parental y los rasgos de la regeneración circundante, tanto en fragmentos de bosque como en una representación de bosque continuo protegido.

1.2.2.3 Debido a que la pendiente, el porcentaje de apertura de dosel (indicador de luminosidad en el sotobosque) y la competencia a la que está sometido el árbol progenitor se podrían asociar a variaciones en su regeneración; se espera que en *Dipteryx* exista una posible relación entre éstas variables (pendiente, apertura de dosel y competencia) y algunos rasgos de la regeneración como cantidad, altura, diámetro y distancia respecto al árbol progenitor en fragmentos de bosque y una representación de bosque continuo protegido.

1.2.2.4 La fragmentación en los bosques tropicales se asocia, en la mayoría de los casos, con el proceso de defaunación, debido a la pérdida de hábitat y la incidencia de la cacería. Se espera que las comunidades de mamíferos medianos y grandes presenten menor abundancia y composición diferente al comparar fragmentos de bosque con una representación de bosque continuo protegido de la cacería. Lo cual podría tener efectos sobre la regeneración de especies arbóreas dispersadas bióticamente como *Dipteryx*.

2. Marco teórico

En el presente marco teórico se desarrollan conceptos acerca de las siguientes temáticas: los bosques húmedos tropicales, la fragmentación del bosque y sus efectos en la extinción de especies, el aislamiento y la reducción de las poblaciones, efecto de borde, defaunación (desaparición de fauna), regeneración arbórea, biología reproductiva de árboles tropicales, ecología de semillas (dispersión y depredación), reclutamiento de especies arbóreas, el paisaje fragmentado de Sarapiquí y la descripción general de la biología y la historia natural de *Dipteryx panamensis*. Estos conceptos aglutinan los argumentos teóricos generales que sustentan el planteamiento de los objetivos y las hipótesis de esta investigación; de igual manera, fundamentan el constructo teórico investigativo de la misma.

2.1 Los bosques húmedos tropicales y la alteración del hábitat

Los bosques neotropicales cubren unos 920 millones de hectáreas que equivalen al 52% de todos los bosques tropicales presentes en el planeta. Entre estos destacan los bosques húmedos tropicales, que en el ámbito mundial se localizan en África, Asia y América, concentrados en las cercanías del Ecuador aproximadamente en la franja comprendida entre los 10° Latitud Norte y Sur. Se distribuyen en tres grandes bloques, el primero en las cuencas del Amazonas y el Orinoco, el segundo cruza los Andes y la Costa Pacífica del Ecuador y Colombia, para extenderse hacia el Norte a través de América Central hasta el Sur de México en Veracruz y el tercero es una franja de aproximadamente 50 km de ancho a lo largo de la Costa Atlántica del Brasil. En conjunto, estas áreas representaban para 1990 el 58% del área cubierta por bosques húmedos tropicales naturales a nivel mundial (estimada aproximadamente en unos 1510 millones de hectáreas). En América Latina y el Caribe se encuentran los bosques tropicales más importantes del mundo, debido a su extensión geográfica, riqueza biológica y complejidad ecológica. Los bosques húmedos tropicales son considerados los sistemas terrestres más diversos y complejos del Planeta; por ejemplo, el promedio de especies arbóreas por hectárea con un diámetro a la altura del pecho igual o mayor a los 10 cm varía entre 100 y 300 (Lamprecht 1990, WRI 1994, Whitmore 1997 y 1998, Hartshorn 2002).

Estos ecosistemas se caracterizan por presentar un promedio anual de precipitación que oscila entre 1500 y 3500 mm y en general la ausencia de periodos prolongados de baja precipitación. La temperatura promedio mensual más baja supera en la mayoría de los casos los 18 °C. La variación diaria de temperatura en un día soleado, es más grande que la diferencia que existe entre los promedios del mes más cálido y el más frío. El clima de estos bosques semeja un invernadero, debido a la alta humedad relativa y lo cálido de sus

temperaturas. En relación con la fotoperiodicidad, estos bosques presentan variaciones relativamente pequeñas en la duración del día y la noche. Respecto a las condiciones edáficas, los suelos antiguos del trópico húmedo son relativamente pobres, poseen muy escasa fertilidad y en los horizontes más profundos carecen de minerales que pueden proveer nutrimentos. De este modo, dichos nutrimentos se encuentran disponibles de manera superficial, de acuerdo con la distribución del humus, donde las plantas los logran capturar para su crecimiento en estos ecosistemas (Lamprecht 1990, Whitmore 1997, Begon *et al.* 1999, Hartshorn 2002).

La vegetación de los bosques húmedos tropicales presenta estratos múltiples, generalmente de tres a cuatro pisos. Los árboles que alcanzan mayores alturas llegan a medir de 45 a 55 m, aunque excepcionalmente pueden alcanzar 60 m o más. Fisionómicamente, se destaca una gran cantidad de árboles con raíces tabulares y gran abundancia de lianas, palmas y hepífitas (Lamprecht 1990).

Por otra parte, los bosques húmedos tropicales han sido utilizados ampliamente por el ser humano. Los recursos que contienen han sido impactados por diversas actividades antropogénicas de manera súbita en los últimos años. A lo largo del tiempo estos ecosistemas han sido destruidos, modificados y fragmentados y estas transformaciones quizás son actualmente una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad mundial. La presión sobre los bosques tropicales responde en gran medida al incremento en la población humana, que desde el año 1650 se ha mantenido creciente de forma casi exponencial. En la década de 1981 a 1990, en América tropical se perdieron 74 millones de hectáreas de bosque, a una tasa de deforestación de 0,75% anual. La deforestación en bosques húmedos tropicales de tierras bajas se estimó en alrededor de 19 millones de hectáreas a una tasa de 0,40% anual; no obstante, algunos autores la cuantifican en un poco más de 50 millones de hectáreas. Este proceso de alteración y pérdida de los bosques húmedos tropicales, se considera uno de los principales retos actuales de la conservación de la biodiversidad (Myers 1997, Vitousek *et al.* 1997, Whitmore 1997 y 1998, Kattan 2002, Arias-Le Claire 2004, Groom 2006).

En general, la principal causa de la deforestación de los bosques húmedos tropicales es la conversión de estas tierras en áreas para la agricultura y la ganadería. Aunque también se mencionan actividades como el desarrollo de la minería, la construcción de caminos, obras de infraestructura, el establecimiento de plantaciones forestales y la extracción maderera. Particularmente, la actividad forestal no planificada y por ende la cosecha comercial de madera, derivó en la explotación desmedida del bosque. De forma simultánea esta extracción produce una proliferación de caminos que facilitan la intrusión de cazadores furtivos y otras personas que usufructan los remanentes del bosque. Pareciera claro que la extracción de madera y las actividades humanas que esta propicia, en cualquiera de sus formas, tienen efectos de simplificación y homogenización en la diversidad de los

bosques tropicales a escala regional (Forman 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Whitmore 1997 y 1998, Bawa y Seidler 1998, Arias-Le Claire 2000 y 2004, Matthews *et al.* 2000, Bennett 2004).

En Costa Rica se estima que para el año 1940 la cobertura de bosque era de 33610 Km² (3361000 ha aproximadamente), la cual se redujo en 1977 hasta 17696 Km² (1769600 ha aproximadamente). Para el año 1987, las estimaciones de cobertura forestal sugerían que los bosques se encontraban reducidos prácticamente a las áreas protegidas por el Estado, se estimó que en el período 1987-1997, la pérdida de bosque se dio a una tasa de 12000 ha por año. Investigaciones posteriores mostraron un aumento en el área cubierta por bosque. Para el período 1997-2000 se determinó una tasa de deforestación de 3000 ha por año, en este lapso se identificó una cobertura inicial (entre los años 1997 y 1998) de 40,3% del territorio nacional y una estimación final (en el año 2000) que osciló entre el 45,4% y 46,3% de territorio con bosque. Para el año 2001, las estimaciones del estado de la cobertura forestal se aproximaban al 48% del territorio nacional. Esta información sugiere una tendencia fuerte a la disminución en el proceso de cambio de uso de la tierra, lo que probablemente propició un aumento favorable en la cobertura forestal. No obstante, en la actualidad los problemas de deforestación se focalizan en al menos tres zonas del territorio, Península de Osa, Zona Atlántica y Zona Norte (Programa Estado de la Nación 2002, 2004 y 2005, Schelhas y Sánchez-Azofeifa 2006).

2.2 Fragmentación del bosque

En las últimas cinco décadas, los seres humanos han convertido millones de hectáreas de tierra cubiertas de bosque tropical en pastizales o zonas de cultivo. En la actualidad, la transformación del bosque en hábitats alterados continúa; por lo que los paisajes se caracterizan por estar constituidos por mosaicos heterogéneos y complejos, con una fragmentación del hábitat natural. En estos escenarios, las zonas abiertas y boscosas se distinguen en diferentes arreglos espaciales. Las actividades humanas han modificado el medio, a tal punto que los patrones más frecuentes en estos paisajes, son múltiples usos de la tierra que entremezclan asentamientos humanos, terrenos agrícolas y fragmentos dispersos de ecosistemas naturales (Uhl 1988, Whitmore 1990, Nepstad *et al.* 1991, Forman 1995, Whitmore 1998, Sánchez *et al.* 1999, Kattan 2002).

Este proceso dinámico de cambios en los patrones del hábitat en un paisaje a través del tiempo se denomina fragmentación; que se caracteriza por la disminución y el fraccionamiento de grandes áreas de bosque natural. Lo cual resulta en parches de bosque variables en forma y tamaño, bajo diversas condiciones de conectividad y aislamiento en el paisaje. En estos escenarios se distingue una pérdida general del hábitat, una disminución en el área de los remanentes de bosque y un aumento paulatino en el aislamiento a medida que nuevos usos de la

tierra colonizan los alrededores del hábitat natural (Saunders *et al.* 1991, Forman 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Kattan 2002, Bennett 2004).

El proceso de fragmentación, según diversos autores como Forman (1995), Laurance y Bierregaard (1997), Noss y Csuti (1997), Kattan (2002) y Bennett (2004) se origina de la colonización del paisaje que rompe la continuidad de la masa forestal. Además, mencionan que este proceso se desarrolla de forma muy diversa y se caracteriza porque las alteraciones del paisaje y sus interacciones se convierten en intrincadas redes de usos de la tierra y tendencias de cambio. Esto hace poco probable que diferentes paisajes de usos múltiples de la tierra presenten cambios similares a lo largo del tiempo. Aun cuando en estos mosaicos existan las mismas actividades, cada paisaje y región fragmentada es única en dinámica, estructura y consecuencias (Noss y Csuti 1997, Arias-Le Claire 2004, Bennett 2004).

No obstante, según Myers (1997), Noss y Csuti (1997), Kattan (2002), Noss *et al.* (2006) y Groom (2006) en cualquier proceso de fragmentación se identifican consecuencias generales comunes a todos los escenarios. Específicamente Noss y Csuti (1997), Kattan (2002), Arias-Le Claire 2004 y Noss *et al.* (2006) enlistan algunas consecuencias de la fragmentación que se podrían aplicar a casi cualquier tipo de hábitat:

- a) Exclusión inicial de especies que sólo se encuentran en una fracción del paisaje.
- b) Barreras y aislamiento que interrumpen o reducen el movimiento de especies entre fragmentos y hábitats, lo que también limita el acceso a fuentes de recursos y el intercambio genético.
- c) Sobreabundancia de especies que ocurre cuando en condiciones de aislamiento las poblaciones aumentan su densidad al inicio de la fragmentación y generalmente luego experimentan de manera súbita un colapso.
- d) Efecto de la reducción del hábitat e insularización sucede con la reducción de las masas de hábitat natural en pequeñas unidades, produciendo necesariamente la extinción o desaparición local de algunas especies y la conservación a diferencia de otras; igualmente, la insularización produce que muchos de los remanentes no sean lo suficientemente grandes para mantener poblaciones viables y los rangos de hogar individuales de algunas especies.
- e) Extinciones de especies en escalas locales y regionales.
- f) Efecto de borde provocado por la influencia de las condiciones de la matriz hacia lo interno del hábitat natural y que influye sobre las especies que habitan en el interior del mismo.
- g) Efectos de la matriz, los cuales varían según la riqueza estructural y composicional de la misma. Esto permite que sea un hábitat marginal o bien altamente apropiado para algunas especies; también puede amortiguar las fluctuaciones poblacionales y permitir la dispersión de individuos entre parches.

h) Invasión de especies provocada por las alteraciones del hábitat y condiciones apropiadas para especies foráneas.

i) Efectos sinérgicos o conjuntos tales como cambios en la abundancia y la composición de especies por efecto simultáneo de las consecuencias anteriores y efectos en los procesos ecológicos por la reducción del hábitat y alteraciones biofísicas.

Por otra parte, Noss y Csuti (1997), Arias-Le Claire (2004) y Noss *et al.* (2006) para entender las consecuencias negativas de la fragmentación identifican algunos contrastes entre un paisaje heterogéneo naturalmente y uno fragmentado. A continuación se enumeran estos contrastes identificados:

- ✓ El proceso de fragmentación resulta en una reducción de la extensión del hábitat y de la conectividad lo que causa una adaptación diferenciada o no adaptación de las especies ante los cambios en el ambiente y la configuración resultante en el hábitat.
- ✓ Estructuralmente los paisajes naturales son más diversos que los alterados; los remanentes en paisajes fragmentados presentan una menor variabilidad al contrastarlos con los parches de ambientes no alterados.
- ✓ Los parches adyacentes en paisajes naturales presentan un menor contraste que los parches de un paisaje fragmentado.
- ✓ Los fragmentos presentan alteraciones causadas por las condiciones vecinas, las que modifican sus características ecológicas y ocurre en menor grado en los parches de diferente hábitat en paisajes naturales.
- ✓ Algunos elementos de los paisajes fragmentados como las carreteras y varias actividades de los seres humanos, representan una evidente amenaza para la viabilidad de ciertas poblaciones.

En un paisaje fragmentado los parches remanentes se encuentran embebidos en una matriz dominada por zonas agrícolas, áreas de pastoreo y asentamientos humanos, por lo cual quedan expuestos a la influencia de condiciones ambientales generalmente perturbadas y con alta variabilidad. Entonces, este fenómeno tiene consecuencias biogeográficas, ecológicas y biofísicas que pueden repercutir tanto negativamente como de forma positiva en las especies de la región. A parte de la creación de "islas" de hábitat, la fragmentación causa cambios en los ciclos de agua, nutrientes y el flujo de radiación. En el ámbito ecológico los hábitats remanentes, en su mayoría, presentan un tamaño limitado para mantener poblaciones viables de las especies propias del bosque, especialmente. Por ejemplo, en escenarios fragmentados la estabilidad genética de las especies, que presentan bajas densidades, puede ser alterada. Esto debido a que son más sensibles a problemas asociados a la

endogamia, la erosión genética o a la extinción cuando sus abundancias se reducen. Generalmente, los pequeños ecosistemas en los fragmentos no mantienen, en muchos casos, arreglos completos de especies, lo cual tiene implicaciones sobre diversos procesos ecológicos y otros componentes de la comunidad (Saunders *et al.* 1991, Terborgh 1992, Hobbs 1993, Saunders *et al.* 1993, Wright *et al.* 1994, Forman 1995, Murcia 1995, Asquit *et al.* 1997, Laurance y Bierregaard 1997, Whitmore 1998, Chiarello 1999, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Arias-Le Claire 2004, Bennett 2004).

De modo general, el proceso de fragmentación presenta diferentes causas como la expansión agrícola, la extracción maderera, la construcción de infraestructura, entre otros. Las consecuencias de este fenómeno, a pesar de que se pueden mencionar o identificar algunos patrones generales, son muy variables en los diferentes paisajes.

2.3 Efectos de la fragmentación del bosque

En la actualidad, una de las principales amenazas a la biodiversidad es la alteración del hábitat y la fragmentación de grandes masas boscosas en pequeños remanentes; las cuales se asocian a la destrucción generalizada del hábitat. Estudios en diferentes regiones tropicales han documentado en paisajes fragmentados efectos como extinciones locales, cambios en la composición de especies, reducción en el tamaño de las poblaciones, así como alteraciones en los patrones de abundancia de diferentes especies (Saunders *et al.* 1991, Kattan y Álvarez-López 1996, Myers 1997, Noss y Csuti 1997, Kattan 2002, Groom 2006, Noss *et al.* 2006).

2.3.1 Extinción de especies

La fragmentación del hábitat causada por la deforestación puede inducir la extinción de muchas especies, tanto en el ámbito local como regional. No obstante, la posibilidad de documentar estas extinciones, en general, depende de la información disponible previamente sobre la biodiversidad de la zona, la cual generalmente es escasa. De este modo, los efectos de la fragmentación comúnmente se evalúan comparando los organismos contenidos en remanentes de hábitat de diversos tamaños y bosques continuos aledaños. La extinción de especies es el resultado de dos fenómenos, que ocurren de manera concomitante. Es así como, la reducción de la cobertura boscosa y la fragmentación se conjugan para provocar la desaparición de especies en los paisajes tropicales contemporáneos. El primer fenómeno reduce inicialmente la diversidad de hábitat a escala regional y disminuye el área total de hábitat disponible. Generalmente la pérdida de los ecosistemas naturales ocurre de manera direccional en cierto tipo de condiciones (por ejemplo terrenos aptos para agricultura). En consecuencia

las especies asociadas a estos ambientes particulares se ven extirpadas de forma directa. Además, la reducción del área afecta especialmente a especies que requieren un hábitat continuo de gran tamaño para conservar poblaciones viables a través del tiempo. Por otra parte, el segundo fenómeno, la fragmentación, deja a las poblaciones en condiciones de aislamiento en los remanentes de hábitat. Estas condiciones provocan que los tamaños poblacionales tiendan a ser reducidos, lo cual aumenta sus probabilidades de extinción (por factores demográficos o estocásticos). Otras intervenciones humanas como la cacería y la extracción maderera pueden aumentar las probabilidades de extinción de las especies animales y vegetales en condiciones de aislamiento (Schelhas y Greenberg 1996, Myers 1997, Noss y Csuti 1997, Kattan 2002, Bennett 2004, Groom 2006).

La dinámica de metapoblaciones (población que comprende subpoblaciones ligadas entre sí por el flujo de individuos) sugiere que aún las especies más comunes en un paisaje, no están inmunes a los efectos de la alteración del hábitat y la fragmentación. Cuando las poblaciones locales se encuentran en condiciones de aislamiento enfrentan una mayor probabilidad de extinción (Noss y Csuti 1997). Por ejemplo, Kellman *et al.* (1996) estudiaron parches de bosque de galería en Belice y concluyen que ciertos grupos funcionales de especies vegetales se podrían perder en estos remanentes, especialmente en las zonas de la periferia. Pese a que los fragmentos de bosque de galería presentan una riqueza similar a la de un bosque continuo, el estudio demostró que en estos remanentes se han perdido especies. Se sugiere que los miembros de algunas familias como Melastomataceae (comunes en los bordes de estos bosques) podrían, por su alta riqueza de especies, compensar la extinción de cualquier especie de árbol y resultar en una equivalencia de la riqueza florística entre los parches y el bosque continuo de la región. A parte de las evidencias de extinción local de especies, este estudio demostró como las alteraciones del hábitat, por su pérdida y fragmentación, provocan cambios en la composición de especies vegetales.

La extinción de especies en bosque fragmentados ha sido estudiada en el proyecto “Dinámica biológica de fragmentos de bosque”, desde 1970 en bosques amazónicos de Manaus, Brasil. En este proyecto se ejecutó un diseño experimental en el cual se fraccionó el bosque en parches de 1, 10 y 100 ha, en comparación con zonas de bosque continuo como control. Se llevaron a cabo evaluaciones antes, durante y después del proceso de fragmentación en diferentes grupos de organismos. Se logró identificar en los fragmentos la desaparición de especies de aves y abejas; además, de cambios drásticos en la dinámica poblacional de los árboles, al igual que en la composición y estructura de la comunidad arbórea. Específicamente, en este proyecto se identificó un aumento en la tasa de mortalidad en las poblaciones de árboles de los fragmentos y un incremento evidente en la tasa de formación de claros (Kattan 2002, Laurance 2002).

Este proceso de desaparición de especies vegetales, igualmente fue documentado en un paisaje fragmentado de aproximadamente 14 millones de hectáreas en Kellerberrin al oeste de Australia. En este sitio, Saunders *et al.* (1993), evidenciaron una reducción en el número de especies vegetales causada por la fragmentación del bosque. La destrucción del hábitat y la introducción de especies provocaron la desaparición del 93% de las especies vegetales nativas. De manera semejante, en un estudio realizado en Kanto, Japón, se menciona que un alto porcentaje de los fragmentos de bosque que se analizaron poseían menor diversidad de especies vegetales al compararlos con bosques protegidos. Adicionalmente, se encontraron evidencia que sugieren que el proceso de fragmentación afecta la riqueza de especies vegetales. En este estudio se encontró una correlación significativa entre la diversidad de especies vegetales (índice de diversidad de Shannon-Weinner) y el área, la edad, la densidad, el estado de desarrollo y el porcentaje de disminución del tamaño de los fragmentos (Iida y Nakashizuka 1995, Arias-Le Claire 2004).

2.3.2 Aislamiento y reducción de las poblaciones

La transformación y fragmentación del paisaje produce pequeños parches de bosque con bordes abruptos, inmersos en una matriz de hábitats poco complejos (por ejemplo plantaciones, potreros, entre otros). De esta manera, las especies del bosque quedan aisladas y su supervivencia obedece a la dinámica poblacional a nivel del parche de bosque. Los posibles efectos perniciosos del aislamiento dependen del tipo de matriz, la distancia entre fragmentos, de la forma en que las especies utilizan el hábitat, el tamaño poblacional inicial y finalmente de si existe la posibilidad de flujo de individuos o genes entre las poblaciones presentes en los parches de hábitat (Noss y Csuti 1997, Kattan 2002).

Viana y Tabanez (1996) realizaron investigaciones en bosques húmedos del Atlántico de Brasil y mencionan que uno de los factores que limitan las posibilidades de auto-sostenibilidad en bosques fragmentados es la reducción en el tamaño de las poblaciones de diferentes especies. En esta zona, un fragmento de 9.5 hectáreas con aproximadamente 100 especies de árboles bajo estudio, presentó que el 34,7% de las especies tenían un estimado poblacional menor a 15 individuos. La mayoría de las especies analizadas (67.3%) presentaban estimaciones poblacionales menores a 45 individuos. Probablemente, estos tamaños no son sostenibles a largo plazo, debido especialmente al aislamiento en el que se encuentran las poblaciones. Este estudio sugiere que la reducción en el tamaño poblacional es un aspecto crítico en ambientes fragmentados; además, un análisis demográfico indica que el tiempo medio de extinción depende del tamaño poblacional inicial. Sin embargo, según sugieren los autores del estudio, la tasa de extinción podría depender de los niveles de migración entre poblaciones.

En general, la probabilidad de persistencia de una especie (animal o vegetal) al quedar aislada en un fragmento, dependerá en gran medida del tamaño y la dinámica de la población misma; mientras más pequeña sea mayor será su posibilidad de extinción. Igualmente, las poblaciones en condiciones aisladas presentan un mayor riesgo de extinción en correlación negativa con el tamaño del fragmento. Por ejemplo, animales de gran tamaño presentan mayor vulnerabilidad ante estas circunstancias, debido a que la densidad poblacional se correlaciona negativamente con el tamaño corporal. No obstante, una población pequeña puede ser “rescatada” de la extinción debido a la inmigración de individuos que provienen de otras poblaciones. Igualmente, la probabilidad de que un fragmento reciba inmigrantes depende de su tamaño y el grado de aislamiento; lo cual es una medida relativa para un fragmento, ya que se da en función de la movilidad de los organismos, de su comportamiento de dispersión y de la capacidad de utilizar los hábitats de la matriz (Kattan 2002).

2.3.3 Efecto de borde

En todos los paisajes fragmentados es evidente la aparición de bordes o transiciones drásticas entre el bosque y la matriz circundante. En estas áreas de contacto entre los fragmentos y la matriz circundante se originan alteraciones en las condiciones bióticas y abióticas (hacia adentro del fragmento y hacia el hábitat de la matriz) y favorecen el flujo de materia y energía. De tal manera que en los paisajes de múltiples usos de la tierra la pérdida y la reducción en el hábitat, debido a la fragmentación, no son las únicas causas de posibles consecuencias negativas para algunas especies, especialmente las que habitan el interior del bosque. La abrupta transición del borde del bosque a otros ambientes de condiciones menos favorables provoca que la biota de los fragmentos sufre de los denominados “efectos de borde”. Es así como las diferencias entre las condiciones del bosque y la matriz que lo rodea son el origen de los cambios en las condiciones bióticas y abióticas del borde de un fragmento. En estas áreas de transición e intercambio, por lo general se produce un aumento de la temperatura del bosque, se disminuye la humedad del aire y el suelo y aumenta la intensidad de la luz en los bordes del fragmento (Murcia 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Kattan 2002, Arias-Le Claire 2004, Bennett 2004).

Diversos estudios concluyen que los efectos de borde son variables en su intensidad (magnitud del cambio) y penetración (distancia máxima a la cual se detecta un efecto desde el borde del bosque). Se estima que la injerencia de este fenómeno es de 50 m a 100 m a lo interno del parche de bosque. En asociación con la pérdida de hábitat, el efecto de borde ha causado la desaparición de especies en regiones tropicales, en especial aquellas naturalmente sensibles a perturbaciones (Murcia 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Kapos *et al.* 1997, Laurance 1997, Turton y Freiburger 1997, Forero 2001, Brokaw 2002, Kattan 2002).

De acuerdo con Kattan (2002), los efectos de borde pueden ser de tres tipos, a) abióticos, que incluyen alteraciones en las condiciones físicas del bosque causadas por la cercanía a la matriz, b) biológicos directos, como cambios en la distribución y abundancia de especies y recursos, consecuencia directa de la variabilidad ambiental en el borde, c) biológicos indirectos, como modificaciones en las interacciones y relaciones entre las especies (depredación, competencia, dispersión de semillas y herbivoría).

Las diferencias en el ambiente físico entre el interior del bosque y el borde, comúnmente producen cambios en la estructura de la vegetación. El incremento en la incidencia de luz propicia el crecimiento de la vegetación en el borde, donde se establecen especies pioneras y demandantes de luz generalmente en altas abundancias. Además, se pueden encontrar diferencias entre el borde y el interior del bosque en cuanto a la densidad y el área basal (Kattan 2002).

En estudios realizados en bosques fragmentados en zonas aledañas al Canal de Panamá, se evaluó el efecto de borde en variables como la abundancia, área basal y número de individuos muertos en una comunidad vegetal. Se encontró que la abundancia de vegetación arbórea y de sotobosque (latizales y brinzales), tiende a disminuir hacia el interior del bosque. En el caso del área basal de los fustales evaluados, los mayores valores promedio se encontraron a más de 80 m del borde. Respecto al número de árboles muertos en pie y caídos, se encontró una tendencia a disminuir este número conforme se aleja del borde hacia el interior del bosque (Lezcano 2001, Lezcano *et al.* 2002).

En bosques fragmentados de la zona de Sarapiquí, Costa Rica, se ha encontrado que algunas familias de árboles presentan un patrón de distribución respecto a la distancia del borde diferente, por ejemplo Euphorbiaceae es más abundante en condiciones de borde en comparación con el interior del bosque. Además, la especie *Goethalsia meiantha*, presentó un Índice de Valor de Importancia alto en situación de borde en contraste con el interior. En general, la estructura horizontal en estos fragmentos presenta un área basal mayor en los bordes que a 150 m de los mismos. En cuanto a la composición de especies en los fragmentos evaluados, esta investigación encontró una mayor importancia de especies heliófitas en los bordes (Forero 2001).

2.3.4 Defaunación

La fragmentación de los bosques tropicales propicia, generalmente, el proceso denominado defaunación, es decir la pérdida de especies de fauna, ya sea total o parcial. Esta extinción puede ocurrir directa o indirectamente,

según múltiples causas que hacen difícil su cuantificación, en comparación con otros fenómenos como la deforestación (Redford 1992, Arias-Le Claire 2004).

Según Redford (1992) y Dirzo (2002) la defaunación indirecta es una consecuencia de actividades humanas que no tienen como propósito aprovechar, consumir o manejar especies de animales. La extracción no planificada de madera en los bosques tropicales y la consecuente pérdida del hábitat, han sido señaladas como las principales causas del fenómeno de defaunación en su forma indirecta. Esta actividad elimina o reduce significativamente la densidad de algunas especies de árboles que poseen frutos o semillas de las cuales dependen muchos animales. Igualmente, la extracción forestal puede alterar o destruir sitios críticos para la reproducción y la supervivencia de la fauna (Dirzo y Miranda 1990, Redford 1992, Chiarello 1999, Arias-LeClaire 2000, Guariguata *et al.* 2000, Dirzo 2002).

Algunos estudios han revelado la manera en que la fragmentación modifica la estructura de las comunidades de mamíferos. En el sureste de Brasil se encontró una relación positiva entre el tamaño de los fragmentos y el número de especies de mamíferos, al comparar seis sitios con áreas contrastantes. Las áreas con superficie mayor presentaban comunidades de mamíferos mucho más complejas (presentes depredadores superiores y frugívoros grandes), en contraposición con las áreas más pequeñas que carecían de frugívoros y eran dominadas por herbívoros (Chiarello 1999).

De igual manera, se ha demostrado en los bosques remanentes de las islas y la Península del Lago Gatún en Panamá, que la defaunación ha propiciado la desaparición de grandes carnívoros en estos ambientes, además de la simplificación de las comunidades de mamíferos, al punto en que son dominadas exclusivamente por pequeños roedores (Asquith *et al.* 1997 y 1999, Wright *et al.* 2000). En los Tuxtles, México, la destrucción del hábitat en conjunto con la cacería ha disminuido significativamente, y en algunos casos erradicado, las poblaciones locales de mamíferos terrestres medianos y grandes. Al comparar la herbivoría y la depredación de semillas de este sitio y Montes Azules, región con una comunidad de mamíferos prácticamente intacta, se encontró que el daño causado por los herbívoros en el sotobosque es prácticamente nulo, en contraste con el de Montes Azules, que presenta daños por vertebrados de un 30% en las plantas de ese estrato. Adicionalmente, el sotobosque de los Tuxtles se caracteriza por la presencia de densos bancos de plántulas dominados por una o pocas especies (síndrome de defaunación), en contraste con Montes Azules, que presenta un sotobosque más diverso y menos denso. Esto sugiere que los herbívoros presentes en la comunidad de Montes Azules, podrían jugar un papel importante en el mantenimiento de la diversidad biológica local (Dirzo y Miranda 1991).

En el caso de la defaunación directa esta es producto de la eliminación premeditada de animales como consecuencia de las actividades humanas. De tal manera que este tipo de defaunación se asocia con dos formas de cacería, la de subsistencia y la comercial (Redford 1992, Arias-Le Claire 2000 y 2004, Dirzo 2002, Arias-Le Claire 2004). Redford (1992), estima que en la Amazonía Brasileña cada año se eliminan aproximadamente 19 millones de animales, debido a la cacería de subsistencia, de los cuales 14 millones son mamíferos. Similarmente, para la década de los 80, la cacería comercial y la de subsistencia podrían haber eliminado unos 60 millones de animales al año en esta misma región. Otros estudios en diversas regiones del trópico como los de Fa *et al.* (1995), Fitzgibbon *et al.* (1995), Bodmer *et al.* (1997) y Wright *et al.* (2000) expone la intensidad de la cacería en comunidades de fauna en zonas boscosas. Sin embargo, las consecuencias de la caza podrían ser exacerbadas en bosques fragmentados, debido al efecto simultáneo de la intervención humana y la alteración del hábitat. Adicionalmente, los remanentes de bosque, por su cercanía a poblados y la existencia de vías de acceso facilitan las actividades de cacería (Bennett y Dahaban 1995, Arias-Le Claire 2000, Dirzo 2002, Arias-Le Claire 2004).

Debido a las posibles consecuencias que tienen la reducción de las poblaciones y la eliminación de especies de fauna, producto de la defaunación en paisajes fragmentados, este proceso es catalogado como una de las principales amenazas actuales para la conservación de la biodiversidad. La defaunación podría alterar la polinización, la dispersión de semillas y la regeneración de muchas especies vegetales que depende de fauna para estos procesos ecológicos. Por ende estos cambios podrían tener como consecuencia alteraciones en la estructura y la composición de los bosques. En bosques húmedos tropicales de tierras bajas, se ha documentado que cambios en la estructura de la comunidad de mamíferos herbívoros y depredadores de semillas, podrían alterar drásticamente la regeneración de algunas plantas, debido a cambios en los patrones de diseminación de semillas y en la sobrevivencia de las plántulas (Dirzo y Miranda 1990, 1991, Chapman y Chapman 1995, Asquith *et al.* 1997 y 1999, Benítez-Malvido 1998, Arias-Le Claire 2000 y 2004, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Dirzo 2002, Kattan 2002, Bennett 2004).

En un estudio realizado al noreste de Costa Rica en la zona de Sarapiquí, en tres bosques fragmentados y uno continuo, se encontró que la tasa de remoción de semillas en experimentos de exclusión, fue notoriamente contrastante para una especie como *Dipteryx panamensis*. En los fragmentos de bosque, el 50% de las semillas fue removido de los arreglos experimentales en los primeros diez días de evaluación, mientras que en el bosque continuo de La Selva ese mismo porcentaje de remoción se alcanzó a los 50 días de experimentación. En contraste con los resultados anteriores, la remoción de semillas de *Carapa guianensis* fue uniformemente alta en los cuatro sitios de estudio, a pesar de encontrarse una tendencia a que las semillas de esta especie fueron

dispersadas con mayor frecuencia en los fragmentos. En este estudio se sugiere que los efectos de la fragmentación sobre el destino de las semillas de árboles pueden ser específicos para cada especie y dependen de los animales involucradas en el proceso (Guariguata *et al.* 2002).

En resumen, la fragmentación del hábitat es un proceso dinámico que puede causar modificaciones en los patrones de composición y abundancia de las especies y comunidades, alteraciones en los procesos ecológicos, tanto en el ámbito de los ecosistemas como en el paisaje, y en el escenario más drástico la pérdida o extinción de las especies. Estas alteraciones son consecuencia de la pérdida generalizada de hábitat a nivel del paisaje, la reducción en el tamaño de los remanentes de bosque y el aumento en el aislamiento, causado por la expansión de nuevos usos de la tierra en la matriz circundante.

2.4 El proceso de regeneración de las especies arbóreas en paisajes fragmentados

Los bosques como sistemas biológicos se caracterizan por procesos de crecimiento, mortalidad, reclutamiento y reemplazo (regeneración). Esto los hace entes dinámicos en el espacio y el tiempo, reflejo muchas veces de sus respuestas ante la incidencia de perturbaciones que modifican su estructura y composición (definiéndose perturbación como cualquier suceso en el tiempo que altera la estructura de la comunidad, la abundancia de recursos o las condiciones físicas) (West *et al.* 1981, Shugart 1984, Pickett y White 1985, Whitmore 1990).

De este modo, la regeneración ocurre en las escalas espacial y temporal del ciclo de crecimiento del bosque. La regeneración se puede considerar como la restauración de la biomasa y los nutrientes en un claro de bosque hasta construir un dosel cerrado maduro. Igualmente, se puede referir a la regeneración como el reensamblaje de la diversidad florística y estructural a través de los propios mecanismos de perpetuación de las especies (Whitmore 1991).

El proceso de regeneración de los bosques inicia con el intercambio exitoso de genes en la polinización, la producción de frutos y semillas da pie a la dispersión de los propágulos a sitios adecuados para la germinación. Las semillas dispersadas deben ser suficientes en cantidad y viables; deben escapar a los depredadores y encontrar luz, humedad y temperatura en condiciones propicias para establecerse. Estos factores, con la relación de nutrientes y la herbivoría, controlan el crecimiento, la reproducción y el reclutamiento en los bosques tropicales. No obstante, el proceso de renovación de los bosques no se desarrolla de manera uniforme y simultánea, sino que ocurre a manera de parches o grupos y en diferentes partes. En este sentido las condiciones microclimáticas en combinación con factores como el deslizamiento de tierra, los huracanes y la

caída de árboles son determinantes en la dinámica de los bosques (Clark y Clark 1987a, Lamprecht 1990, Clark y Clark 1992, Bazzaz 1991, Whitmore 1998, Ramírez 2000).

A continuación se describen de manera general los principales factores y condiciones que influyen en el proceso de regeneración de las especies arbóreas en los bosques tropicales.

2.4.1 El ciclo de regeneración natural del bosque

Los bosques libres de perturbaciones fuertes (derrumbes, incendios o migración de ríos) de ningún modo están exentos de alteraciones. Más bien, son un flujo continuo de cambio, resultado de la incidencia permanente de aperturas temporales en el dosel (claros). Estas aperturas son provocadas por la caída de ramas, árboles individuales o grupos de ellos. Los principales factores generadores de estas caídas son la muerte de árboles maduros, el impacto de relámpagos o el efecto de fuertes vientos (Whitmore 1990, Finegan 1997).

De manera independiente de la composición, de los grupos ecológicos y su estructura, los bosques maduros se caracterizan por poseer un ciclo de regeneración natural dividido en tres fases: claro, reconstrucción y madura. Estas fases son arbitrarias si se consideran dentro del flujo continuo que va desde los claros de bosque, pasando por etapas de regeneración hasta estadios maduros. Este fenómeno de dinámica continua, provoca en los bosques un mosaico de parches en diferentes etapas del ciclo, lo que refleja el constante cambio del bosque a través del tiempo (Whitmore 1990, Finegan 1997).

Brokaw (1985) menciona que este flujo de fases varía constantemente entre caídas de árboles y regeneración de la vegetación, lo que provoca constantes cambios en la estructura del bosque, en su composición a nivel local, así como en la estructura poblacional de las especies individuales. Destaca que este ciclo es de gran importancia para muchas especies, ya que determina su abundancia, estructura poblacional, disponibilidad de recursos y en muchos casos representa una oportunidad de alcanzar la madurez. Cabe mencionar que las fases del ciclo de regeneración presentan diferencias en composición y estructura que las caracterizan a través del tiempo y el espacio.

La fase de claro consiste, de manera sencilla, en una apertura del dosel del bosque, producto de la caída de uno o varios árboles. En esta fase, dependiendo de la forma y el tamaño del claro se pueden encontrar especies heliófitas y esciófitas en espera de condiciones adecuadas para su crecimiento. Esta fase puede durar unos meses después de la creación de la apertura y se caracteriza principalmente por la fuerte incidencia de luz que

penetra hasta el piso del bosque. La etapa de regeneración o de construcción es mucho más dinámica que la fase de claro, debido a que en esta las especies utilizan todo su potencial de crecimiento vertical, según las condiciones y recursos existentes. De esta manera, alcanzan los estratos superiores del bosque y pueden asegurar el éxito de su supervivencia. El último estadio o fase madura representa el fin del proceso, se caracteriza por un mayor dinamismo en los pisos inferiores del bosque. En esta etapa, los individuos de mayor crecimiento logran establecer posiciones de dominancia y codominancia en el dosel superior (Whitmore 1991 y 1998).

Begon *et al.* (1999), mencionan que la dinámica de los parches de regeneración conduce a una secuencia de especies, hasta cierto punto predecible en espacio y tiempo. Además, Whitmore (1990) y Begon *et al.* (1999) sugieren que las especies de un bosque se pueden dividir en pioneras u oportunistas y especies clímax o de etapas tardías. Igualmente mencionan que cuando se produce un claro, este rápidamente es colonizado por especies pioneras. Conforme pasa el tiempo más especies van invadiendo el sitio, principalmente aquellas con medios de dispersión más pobres (etapa de reconstrucción). Eventualmente se alcanza la etapa de madurez dominada por especies de estadios intermedios y tardíos. Finalmente la mayoría o todas las especies del gremio oportunista desaparecerán del lugar, debido a que no pueden regenerar bajo la sombra, a diferencia de las especies climax. Estos autores mencionan que conforme avanzan las etapas del ciclo de regeneración se van aumentando la altura, el número de estratos y la diversidad de las especies presentes en el sitio.

En este sentido, la dinámica y variaciones a escala temporal en los bosques tropicales se deben a los cambios causados por el crecimiento y la muerte de los árboles. El bosque es un mosaico de claros, parches de árboles jóvenes en crecimiento y áreas de bosque maduro (escala de variación espacial). En este escenario, la diversidad, la composición y la estructura de especies que crecen en un claro, determinan las características de un bosque por un largo período de tiempo, usualmente décadas o siglos. Las perturbaciones (claros a diferentes escalas de ocurrencia), son el punto de partida para la reconstrucción y mantenimiento de la diversidad vegetal. En el ámbito de la comunidad, los claros podrían explicar parcialmente la diversidad de especies presente en los bosques tropicales así como la estructura y composición de estas comunidades. La incidencia de perturbaciones intermedias-claros, resulta en un cambio constante en las condiciones del ecosistema. De esta manera, la composición de especies en las comunidades vegetales tropicales, nunca alcanza un equilibrio y mantiene una alta diversidad de especies. Por tanto, los claros son de alguna manera la parte más importante del ciclo de crecimiento del bosque (Brokaw 1985, Whitmore 1991 y 1998, Asquith 2002). Los factores de mayor intervención en el establecimiento de la regeneración en los bosques tropicales se describen a continuación.

2.4.2 El ambiente lumínico

La parte superior del dosel en las regiones de bosque húmedo tropical, recibe menos radiación solar que el dosel de otros bosques tropicales; debido a que las moléculas de agua en el húmedo aire de los bosques lluviosos, absorben esta energía. La mayor disminución ocurre conforme la luz pasa a través de la vegetación, es así como la cantidad de energía o radiación solar disponible en el piso del bosque puede ser extremadamente baja. La curva de disminución de la luz, puede variar ampliamente y es determinada por la densidad de área y las características de absorción de luz de las hojas del bosque (Bazzaz 1991, Hogan y Machado 2002).

En un estudio realizado en La Selva, se comparó la densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa en claros de 0,5 ha y 0,04 ha y sotobosque bajo dosel cerrado. Esta densidad alcanzó un pico alrededor de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los claros, en contraste con 90 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el sotobosque en apenas un período muy corto de tiempo. Además, se encontró que el porcentaje de radiación solar total que incidió en los claros de 0,04 ha, fue de 28% en comparación con apenas un 1% en el sotobosque. En términos generales, el sotobosque tropical recibe solamente un 2% de la radiación total que incide sobre el dosel. De este porcentaje, entre el 50% y el 80% es producto de los destellos de luz, es decir, aquella radiación solar que logra penetrar al piso del bosque a través de las aperturas en el dosel. No obstante, el tiempo de duración de estos destellos es de apenas unos segundos a minutos y el tiempo total diario acumulado varía de 20 a 60 minutos. En condiciones de sotobosque se estima que entre el 40% y el 60% del total diario de carbono fijado por fotosíntesis, se debe exclusivamente a los destellos fugaces de radiación solar (Chazdon y Fetcher 1984, Bazzaz 1991, Hogan y Machado 2002).

De este modo, las evidencias sugieren que la radiación solar en condiciones de sotobosque es un recurso escaso para el crecimiento de la regeneración. La variación de luz al interior de los bosques se debe a la distribución de la vegetación y su estructura (altura del dosel, área basal y densidad de fustes). Esto afecta las condiciones lumínicas y determina la cantidad y calidad de la luz que penetra en el sotobosque. La incidencia de destellos lumínicos y rayos de luz que penetran la vegetación, pueden hacer experimentar a una sola hoja cambios drásticos en el grado de iluminación en períodos cortos de tiempo. Estos cambios alteran las capacidades de absorción de carbono y nutrientes, así como el crecimiento de la regeneración (Chazdon y Fetcher 1984, Hogan y Machado 2002).

La luz constituye un recurso y una condición determinante para la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de las especies. Esta varía en espacio y tiempo, provocando cambios morfológicos, fisiológicos y conductuales en los organismos para adaptarse y aprovechar la mayor cantidad de intensidad lumínica posible. Este es uno de

los factores críticos para la regeneración en bosques tropicales. La incidencia de luz en los micrositios del sotobosque es un aspecto preponderante para el establecimiento de las plántulas. Se sugiere que los bosques en paisajes fragmentados presentan una mayor incidencia de radiación solar, especialmente en los estratos más bajos, debido al efecto de la matriz. Esta radiación solar generalmente se distribuye de manera lateral, lo cual favorece el establecimiento tanto de especies heliófitas como esciófitas de dosel (Clark y Clark 1987b, Murcia 1995, Nicotra *et al.* 1999, Hogan y Machado 2002).

2.4.3 Las condiciones de humedad y la precipitación

En las zonas tropicales, la radiación que incide sobre la superficie presenta muy pequeñas variaciones estacionales. En contraste, la precipitación presenta un claro patrón de variación estacional, el cual obedece al paso de un cinturón ecuatorial de lluvias convectivas (producidas por la convergencia de los vientos alisios del noreste y del sureste sobre la región del ecuador), denominado Zona de Convergencia Intertropical. Este fenómeno produce precipitaciones altas y constantes en localidades ecuatoriales, mientras un patrón de dos estaciones secas y dos lluviosas en las regiones que se comprenden entre los tres grados y diez grados norte o sur. En las latitudes superiores, se presenta un solo pico de precipitaciones cuando la radiación solar es mínima. Las lluvias en los trópicos se caracterizan por ocurrir en períodos de corta duración y alta intensidad, se estima que el 40% de la lluvia tropical se produce a más de 25 mm h⁻¹. Sin embargo, el volumen de precipitación muestra amplias variaciones, en regiones cercanas al ecuador, algunas localidades superan los 10000 mm anuales, en contraste con zonas en las cuales falta totalmente la lluvia (por ejemplo desiertos costeros del Perú) (Lamprecht 1990, Cavelier y Vargas 2002).

En las tierras bajas del neotrópico, las lluvias están distribuidas en tres regímenes, uniforme, unimodal y bimodal. En sitios donde la precipitación es alta (más de 3000 mm al año) y constante y sólo se presentan períodos secos de una a dos semanas de duración, especialmente en la región ecuatorial y la costa caribeña de Centroamérica, el régimen de precipitación es uniforme. Por otra parte, lugares que presentan una marcada época lluviosa y otra de sequía (precipitación mensual menor a 100 mm), en la región norte y sur del ecuador, el régimen es unimodal. Finalmente, localidades entre los tres y diez grados de latitud, donde las precipitaciones presentan dos máximos y dos mínimos, el régimen de precipitación es bimodal (Cavelier y Vargas 2002).

La periodicidad pluvial, es decir la existencia de épocas secas, al igual que su intensidad, duración e irregularidad, son importantes para la vegetación natural y todo tipo de uso de la tierra. El clima interior del bosque, los valores de precipitación y humedad atmosférica, pueden variar considerablemente respecto a las

condiciones en las zonas sin vegetación. La intercepción de la lluvia en bosques neotropicales de tierras bajas, fluctúa ampliamente y se estima entre el 5% y poco más del 25%. En promedio, se calcula que esta intercepción equivale a un 14,8% de la precipitación. El porcentaje de intercepción es una función de la frecuencia de la precipitación, así como de las características estructurales del dosel (por ejemplo índice de área foliar y biomasa de epífitas). El volumen de agua interceptado por la vegetación, nunca llega al suelo para formar parte de la escorrentía, tampoco es absorbido o transpirado por las plantas. La cantidad de agua que llega al suelo, pasando entre las ramas y las hojas, representa un 82,2% de las lluvias. De este porcentaje, aproximadamente el 2,1% de las lluvias escurre por los troncos de la vegetación arbórea de los bosques neotropicales. Este fenómeno (flujo caulinar), podría contribuir a la heterogeneidad espacial de los recursos en el bosque, debido a que la base de los árboles emergentes y de dosel se vuelve considerablemente más húmeda que el resto del suelo del bosque (Lamprecht 1990, Bazzaz 1991, Cavelier y Vargas 2002).

En general, los bosques lluviosos tropicales son extraordinariamente productivos debido a los elevados niveles de radiación solar, las altas temperaturas, la calidad del suelo y la abundante disponibilidad de agua, sin embargo, la precipitación anual y la distribución de esta a través del tiempo, parecen ser los factores de mayor influencia en la estructura y productividad de estos bosques. Existen diferentes especies que mantienen cierto grado de sensibilidad o asociación a variaciones en los patrones de precipitación, provocando modelos de floración y fructificación que responden tanto a fluctuaciones estacionales como temporales. Este tipo de respuesta influye en la composición y la abundancia de la regeneración, especialmente en sus estados más tempranos (plántulas y brinzales). No obstante, la precipitación podría tener un efecto mucho mayor sobre la regeneración cuando se producen alteraciones fuertes en el régimen normal de lluvias, producto de fenómenos climáticos como tormentas, huracanes, sequías, depresiones tropicales, entre otros (Wadsworth 2000, Sánchez 2002).

2.4.4 Las condiciones de temperatura

Las temperaturas en el neotrópico varían poco a través del año, más de la mitad de la región neotropical tiene una temperatura promedio superior a los 25 °C en la época de menor precipitación y menos de una quinta parte presenta temperaturas inferiores a los 15 °C todo el año. En este sentido, las reducidas oscilaciones estacionales son características en toda la zona tropical; no obstante, los promedios anuales de temperatura en los trópicos presentan amplios límites de variación. El gradiente de temperatura en los trópicos es de aproximadamente 0,4 a 0,7 °C por cada 100 metros de altitud. En comparación con el desarrollo equilibrado de temperatura durante el año, la oscilación térmica durante el día es relativamente grande. Por ejemplo, en la región de los Andes

Venezolanos, se han documentado diferencias diarias de aproximadamente 17 °C, en contraste con una oscilación en el promedio mensual de tan solo 1,2 °C (Lamprecht 1990, Wadsworth 2000).

El interior del bosque se caracteriza por temperaturas promedio un poco más bajas, oscilaciones diarias y anuales menores, al igual que valores extremos menores que regiones sin vegetación. Se sugiere que los bosques húmedos multiestratos siempreverdes presentan una mayor capacidad de moderar y equilibrar las temperaturas. Por otra parte, las temperaturas anuales y diarias a nivel del suelo del bosque y debajo de este son aún más equilibradas. En bosques densos de tierras bajas las temperaturas a nivel del suelo rara vez superan los 30 °C en contraste con las áreas sin vegetación que pueden sobrepasar los 50 °C. En el interior del bosque la temperatura en el suelo es constante a partir de unos 25 cm de profundidad y corresponde al promedio anual de la temperatura del aire en el sotobosque. Sin embargo, en áreas de claros la diferencia entre la temperatura del suelo y la del aire se incrementa significativamente. Adicionalmente estas diferencias son más pronunciadas cerca de la superficie del suelo, donde usualmente ocurre la germinación y el crecimiento de las plántulas (Lamprecht 1990, Bazzaz 1991, Wadsworth 2000).

En el sotobosque las variaciones diarias de temperatura tienden a ser mínimas, de igual manera la temperatura del aire y de las hojas se mantienen muy similares. En estudios realizados en la Estación Biológica La Selva se encontraron en condiciones de claros temperaturas y déficit en la presión de vapor de agua mayores y más variados que en condiciones de sotobosque. Sin embargo, después de dos años de crecimiento, el microclima de los claros a la altura de las plántulas era muy similar al sotobosque (Bazzaz 1991).

Finalmente, se puede destacar que la temperatura, especialmente la mínima, afecta el crecimiento de las plantas en los trópicos. Las tasas de crecimiento de las plantas son afectadas por las temperaturas diurnas y nocturnas y por la duración del día. Adicionalmente, se sugiere que la fotosíntesis es más eficaz y el crecimiento de las plantas más rápido a una temperatura aproximada de 30 °C (Wadsworth 2000).

2.4.5 El suelo y sus nutrientes

El prolongado período sin perturbaciones geomorfológicas (suelos de edad avanzada), las temperaturas constantemente altas y los grandes volúmenes de precipitación anual, han provocado que los suelos de las zonas húmedas tropicales de tierras bajas, sufran una meteorización intensiva y una lixiviación profunda. Los suelos en los bosques tropicales húmedos son ampliamente variados, existen tanto grandes áreas con suelos pobres en nutrientes como suelos muy fértiles. Independientemente del contenido de la roca madre, estos suelos

poseen una escasa fertilidad y se caracterizan por la presencia de Óxido de Hierro y de Aluminio, poseen una baja capacidad de retención de nutrientes y son extremadamente susceptibles a las alteraciones. A pesar de la alta producción anual de materia orgánica, de 10 a 20 t ha⁻¹ por año, los suelos tropicales no son ricos en humus (1% a 2%), además, este componente sólo se encuentra mezclado en una capa superior de 20 a 30 cm de espesor. Bajo las condiciones climáticas de los trópicos, la totalidad de materia orgánica es mineralizada en apenas pocos meses. Sin embargo, bajo la cobertura del bosque, el contenido de humus y la capacidad de intercambio de nutrientes son suficientes para mantener la fertilidad del suelo. De este modo, los nutrimentos disponibles para las plantas, se encuentran de manera superficial (Lamprecht 1990, Clark 2002, Montagnini y Jordan 2002).

Los bosques tropicales han evolucionado para aprovechar al máximo los nutrimentos del suelo, por ejemplo, su enorme diversidad, la formación de varios pisos de vegetación y los complejos sistemas radicales posibilitan a las masas boscosas crecer de manera eficiente en estos suelos. La vigorosidad de la vegetación en suelos tan pobres es producto de un proceso constante de autofertilización. La materia orgánica del suelo se encarga de proveer nutrientes a las plantas, pero esta materia no es otra cosa que el resultado de la incorporación de los residuos vegetales al suelo. La materia orgánica en estos suelos no es uniforme, sus componentes se transforman o mineralizan a diferentes velocidades. Sin embargo, se menciona que la hojarasca y la materia orgánica mantienen una relación aproximadamente constante de carbono: nitrógeno: fósforo de 500:10:0,6 (Lamprecht 1990, Wadsworth 2000, Montagnini y Jordan 2002).

En general, se dice que los suelos muy pobres afectan la estructura y la composición de los bosques, en contraste con suelos que presentan condiciones más favorables (disponibilidad de carbono, nitrógeno y fósforo), que se caracterizan por su abundante regeneración natural, amplios crecimientos en altura y diámetro. En este sentido, la distribución y la abundancia de las especies vegetales a nivel de paisaje, se puede relacionar con variaciones en los factores edáficos. Es decir, cambios en la composición física y química del suelo influyen significativamente en la distribución de las plantas. Es evidente que muchas especies de plantas en los trópicos se encuentran distribuidas de acuerdo con las condiciones edáficas específicas. Estas evidencias provienen generalmente de estudios a cerca de los patrones de distribución de las especies, pero se conoce poco de los procesos ecológicos y fisiológicos que determinan estos comportamientos en la vegetación (Wadsworth 2000, Clark 2002).

2.4.6 La topografía y el relieve

La fisiografía de la región neotropical, tiene una gran influencia en la biogeografía de los bosques que crecen en ella. La elevación, el relieve y el tipo de suelo, influyen determinantemente en el tipo de bosque y la composición florística. Las particularidades fisiográficas conllevan factores restrictivos que influyen en los diferentes tipos de bosque. Por ejemplo, las partes altas de las colinas en climas muy húmedos, presentan suelos mejor drenados, en comparación con los fondos de los valles. Probablemente las partes altas contienen material recientemente meteorizado, sin embargo, están más expuestas a la erosión. Igualmente, las características fisicoquímicas de los suelos, pueden variar con la topografía y asociados a estas variaciones la distribución y abundancia de las plantas (Whitmore 1998, Wadsworth 2000, Hartshorn 2002).

En regiones tropicales donde los vientos tienen una dirección prevaleciente, la topografía y más específicamente el aspecto del relieve, puede ser un factor significativo para la productividad de los bosques. El sentido del relieve puede determinar patrones de erosión y de evaporación al comparar laderas expuestas en contraste con laderas protegidas del viento y la lluvia. También, la posición topográfica en un sitio tiene influencia sobre la radiación solar que recibe la vegetación. La pendiente de un sitio puede afectar los procesos de formación de claros, debido al efecto del viento y deslizamiento del terreno. En un bosque en pendiente, la tasa de formación de claros puede ser más alta y el dosel más bajo que en uno que se encuentra en plano (Whitmore 1998, Wadsworth 2000, Clark 2002, Sánchez 2002).

Uno de los efectos más importantes de la topografía sobre los ecosistemas, es su relación con la distribución de agua en el suelo. Las características edáficas y los rasgos topográficos en un sitio, determinan en mayor medida la distribución y el flujo del agua en el suelo, esto debido a que se pueden establecer diferentes condiciones de drenaje, erosión, humedad y disponibilidad de nutrientes en el suelo. Por ejemplo, una mayor disponibilidad de recurso hídrico en las zonas bajas de la topografía, se asocian a mayores tasas de germinación y supervivencia en especies de árboles y arbustos. En cuanto al crecimiento y la densidad de los árboles, los estudios realizados no son contundentes, al relacionar estas variables con aspectos de la topografía (Wadsworth 2000, Sánchez 2002).

A lo largo de una pendiente, es posible encontrar una zonificación de propiedades edáficas, esto es una secuencia de suelos adyacentes con aproximadamente la misma edad, pero en virtud de las diferencias de drenaje y relieve, presentan características diferentes (catena). En esta zonificación, se pueden encontrar diferentes cantidades de agua disponibles en el suelo, diversidad de texturas y variaciones en el pH y la cantidad

de nutrientes. En un estudio realizado en la Estación Biológica La Selva, en un área de 216 ha de bosque primario, con el mismo tipo de suelo, se encontró que ocho de las nueve especies de árboles de dosel del estudio, se asociaban significativamente con diferentes rasgos o posiciones topográficas (Clark 2002).

2.5 Consideraciones acerca de la biología reproductiva de los árboles neotropicales

Las especies de árboles en los bosques tropicales de tierras bajas, presentan aspectos demográficos distintivos y diversos modos de reproducción, al compararlos con otras especies del mundo. Por ejemplo, la mayor parte de los árboles tropicales en bosques húmedos presentan bajas densidades poblacionales. En un estudio realizado en Panamá, más del 50% de las especies en un bosque tropical de tierra baja, presentaban de dos a tres individuos con más de 20 cm de diámetro medido a 1,30m del suelo por hectárea. Por otra parte, las especies tropicales generalmente despliegan complejos patrones de floración debido probablemente a que casi todas son polinizadas por animales (desde pequeñas avispas hasta grandes especies de murciélagos). En la Estación Biológica La Selva, en un estudio que comprende 276 especies de sotobosque, subdosel y dosel, se estima que alrededor del 97% (269 especies) son polinizadas por animales (Bawa y Krugman 1991, Kress y Beach 1994, Nason 2002).

Los sistemas sexuales en estas especies son muy diversos y las semillas que producen son dispersadas por una amplia variedad de animales. La diversidad de mecanismos de polinización en los árboles de los bosques lluviosos tropicales es asociada con una gran variedad en los sistemas sexuales. La mayoría de las especies poseen flores bisexuales, pero son autoincompatibles; muchas son dioicas y se caracterizan por la presencia de individuos hembra y macho en árboles separados. En la Estación Biológica La Selva, de 507 especies evaluadas, el 70% son hermafroditas, 17,4% dioicas y sólo un 12,4% son monoicas. En los estratos de dosel y subdosel, el porcentaje de dioicismo se incrementa a 24% y 23% respectivamente (Bawa y Krugman 1991, Kress y Beach 1994, Nason 2002).

Esencialmente, la mayoría de los árboles tropicales presentan características que promueven de manera eficaz la polinización cruzada (exogamia), tanto a nivel de individuos como de población y en algunos casos llega a ser obligatoria. Por ejemplo, la producción asincrónica de néctar en diferentes flores de un mismo árbol promueve la exogamia, pues obliga a los polinizadores a trasladarse de un árbol a otro. Además, se ha demostrado que el éxito reproductivo (producción de frutos), es mucho mayor cuando ocurre polinización cruzada y muchas especies podrían tener sistemas de incompatibilidad sexual, determinado genéticamente, que imposibilitan la producción de semillas por autopolinización. Estos mecanismos en conjunto con la frecuente presencia de

especies dioicas en bosques neotropicales, son una prueba del predominio de la exogamia en la evolución de estas especies arbóreas. Sin embargo, existe una amplia variación en las barreras de autoincompatibilidad. Algunas especies dentro de la misma población, muestran individuos que pueden ser completamente autoincompatibles, pero otras pueden presentar ciertos grados de autocompatibilidad. En la Estación Biológica La Selva en un estudio que comprende 57 especies presentes en todos los estratos del bosque se encontró que 49,1% poseen un sistema de apareamiento autocompatible y el 50,9% tienen condiciones de autoincompatibilidad (Bawa y Krugman 1991, Kress y Beach 1994, Nason 2002).

En general, la estructura genética de las poblaciones de árboles en un bosque tropical puede variar según el potencial de dispersión tanto de los polinizadores como de los frugívoros, además de la respuesta conductual a la densidad de árboles en flor y a las perturbaciones del hábitat (Nason 2002).

En términos de manejo, el grado de endocruza presente en un individuo es un aspecto crítico para evaluar la calidad genética de los propágulos que se producen. El grado de endocruza no sólo depende de la predisposición genética de un individuo de autopolinizarse, sino también de la configuración espacial que presentan sus congéneres. En este sentido, se debe considerar que el manejo involucra la alteración de los patrones de dispersión y cambia los patrones espaciales de las especies, por lo que puede afectar las tasas de endocruza en las poblaciones manejadas. Para asegurar una producción de frutos y regeneración adecuada, es necesario determinar un número mínimo y una distribución espacial adecuadas para estos procesos. Igualmente, es importante considerar el sistema de apareamiento, el cual determina el tamaño efectivo de la población y determina los límites de la vecindad genética, en la cual un individuo se aparee libremente (Bawa y Krugman 1991).

Dentro de la diversidad de especies arbóreas, existen algunas que probablemente presentan mayor vulnerabilidad a la fragmentación que otras, por ejemplo las que poseen dispersión biótica, sistema de apareamiento autoincompatible, densidades poblacionales bajas y distribuciones restringidas. Es generalizado que la flora propia del interior del bosque, al estar sometida al efecto de borde, el aislamiento y la reducción de su hábitat, desaparezca de los parches boscosos remanentes. Es por esto que la pérdida de cobertura forestal, producto de la fragmentación, reduce la diversidad y abundancia de especies (Myers 1997, Noss y Csuti 1997, Groom 2006, Groom *et al.* 2006).

Los árboles del bosque neotropical pueden estar propensos a sufrir extinciones locales cuando su hábitat es fragmentado, en especial si se considera que las poblaciones reproductoras presentan generalmente bajas

densidades y una ruptura en los patrones de polinización y dispersión de semillas. En los casos en que el movimiento de los vectores polinizadores es interrumpido por la fragmentación, los parches de bosque remanentes se pueden convertir en unidades genéticas y demográficas aisladas, que además presentan tamaños poblacionales efectivos reducidos. En estos escenarios, en un corto plazo se puede producir un aumento en la endogamia, pérdida de heterogeneidad genética y por ende comprometer la viabilidad de las poblaciones de árboles. A mediano y largo plazo, la diversidad genética de las poblaciones aisladas se podría reducir significativamente y con una fluctuación simultánea en el tamaño poblacional, se podría afectar drásticamente la capacidad de los árboles para responder a presiones selectivas del ambiente (Nason *et al.* 1997, Nason 2002).

Aún en la actualidad, se desconoce si las poblaciones de árboles en bosques fragmentados logran mantener su continuidad reproductiva y genética en relación con el resto del paisaje. No obstante, se ha encontrado que la fragmentación reduce la polinización y la producción de semillas. Por ejemplo, en algunas poblaciones de árboles se ha encontrado una reducción en la producción de frutos, producto una menor transferencia de polen entre árboles. Igualmente, una reducción en la densidad poblacional, se asocia con un aumento en los niveles de autofecundación y endogamia (Nason 2002).

La remoción selectiva de árboles puede alterar los patrones de apareamiento, lo que produce consecuencias relativamente desconocidas en la calidad y cantidad de propágulos y la regeneración de las especies bajo manejo. Cuando las poblaciones se encuentran estructuradas a una escala local y los individuos vecinos se encuentran más relacionados genéticamente que con individuos más distantes, la extracción de árboles de la masa boscosa podría reducir la endocruza y promover mayores tasas de exogamia. Sin embargo, si la remoción selectiva incrementa significativamente las distancias entre coespecíficos, es probable que el flujo de polen se reduzca y resulte en una disminución de la fecundidad (Bawa y Krugman 1991).

Aparentemente, la tala selectiva en los bosques podría aumentar la endogamia (autopolinización o polinización con los vecinos más cercanos) en los individuos remanentes de ciertas especies. Potencialmente, la endogamia podría disminuir tanto la producción como la calidad (viabilidad) de las semillas de aquellos árboles residuales. De esta manera, la tala selectiva podría reducir la producción de semillas a nivel de especie, particularmente si ésta presenta una baja densidad poblacional. En este tipo de especies la extracción selectiva debería planificarse de manera tal que no queden individuos muy aislados con respecto a otros vecinos coespecíficos (Nason *et al.* 1997, Guariguata 1998, Arias-Le Claire 2004).

La explotación maderera modifica en los árboles remanentes el proceso de polinización y disminuye la producción de semillas. La extracción de madera en muchos bosques neotropicales provoca que los individuos en edad reproductiva de una misma especie queden a grandes distancia de otros coespecíficos. Esto es particularmente importante, debido a que la mayoría de las especies son autoincompatibles. De esta manera, es muy probable que en los bosques que sufren de tala selectiva con el tiempo las poblaciones de las especies maderables sean propensas a la pérdida de variabilidad genética. Esta pérdida de variabilidad genética se puede asociar a tres posibles factores: a) el aislamiento producido por la fragmentación, b) la reducción en el número de individuos reproductivos y c) el descenso en la producción de semillas por individuo, ocasionado por la insuficiencia en el abastecimiento de polen exógeno (Guariguata 1998, Arias-Le Claire 2004).

La biología reproductiva de una especie determina el diámetro mínimo al cual se puede reproducir un árbol. En muchas ocasiones, el manejo forestal no contempla este tipo de información de las especies en aprovechamiento, lo cual aumenta la probabilidad de que un individuo de una especie dada sea talado sin haberse reproducido antes. Esta situación es todavía mucho más pronunciada al presentarse escasez de individuos de una especie en las clases diamétricas mayores, lo que provoca que los diámetros mínimos de corta sean reducidos. En la mayoría de los casos, los diámetros mínimos de corta son determinados por la demanda del mercado y por decisiones políticas y no por la biología misma de la especie (Guariguata 1998).

Finalmente, el manejo forestal de especies autoincompatibles puede convertirse en un reto particular, especialmente en ambientes fragmentados, ya que en un bosque bajo manejo resulta muy fácil extraer inadvertidamente un exceso de árboles y dejar algunos en condiciones de aislamiento. De este modo, las prácticas de manejo deberían considerar que la producción de frutos en estas especies depende de la distancia entre coespecíficos, para lo cual deben maximizar la mayor densidad de individuos (Guariguata 1998).

2.6 Ecología de semillas de árboles neotropicales: dispersión y depredación

Los bosques tropicales se caracterizan porque las especies de angiospermas producen frutos carnosos que son consumidos por una gran diversidad de animales. Debido a que en bosques neotropicales más del 70 % de las especies arbóreas dependen de dispersores vertebrados, la fauna se considera un agente crítico en la dispersión de semillas y en la regeneración del bosque. En estos ecosistemas la supervivencia de los propágulos depende, en gran medida, de las probabilidades de alcanzar sitios con condiciones favorables para su establecimiento

(Howe 1979, Fleming *et al.* 1987, Howe y Smallwood 1982, Kress y Beach 1994, Loiselle *et al.* 1996, Hammond *et al.* 1996, Arias-Le Claire 2004,).

La importancia de la dispersión se puede reflejar en la magnitud en la que las especies son reclutadas en un sitio. Por ejemplo, estudios de Loiselle *et al.* (1996) sobre la lluvia de semillas en cuatro sitios de la Estación Biológica La Selva determinaron que la mayoría de semillas diseminadas eran de especies vegetales dispersadas por animales. Adicionalmente en los estudios de germinación en las trampas de semillas, sólo seis familias (Cecropiaceae, Graminae, Melastomatacea, Piperaceae, Rubiaceae, Tiliaceae) fueron dominantes, acumulando el 65% de las observaciones. Además, cuando se realizaron los análisis según el modo de dispersión encontraron que un 70% de las plántulas emergentes en todos los hábitats muestreados correspondían a especies diseminadas por endozoocoria (cuadro 1).

Cuadro 1. Número de plántulas emergidas de semillas capturadas en trampas en cinco sitios de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Las semillas son divididas en cuatro modos de dispersión conocidos (tomado de Loiselle *et al.* 1996).

Modo de dispersión	Número de individuos	Número de especies
Endozoocoria	1711	242
Epizoocoria	256	38
Viento/agua	131	38
Mecánica	84	22
Total	2182	340

Sin embargo, para considerar la importancia de los dispersores se deben tomar en cuenta las posibles contribuciones de tres fuentes diferentes de nuevas plántulas en sitios por colonizar: a) las raíces que persisten en el suelo y que tienen la posibilidad de rebrotar, b) semillas remanentes en el suelo que aún pueden germinar y c) semillas diseminadas desde áreas aledañas (dispersión) (Fleming y Heithaus 1981, Estrada *et al.* 1984, Levey 1988, Uhl 1988, Nepstad *et al.* 1991, Gorchoy *et al.* 1993).

De este modo, la dispersión de semillas puede jugar un papel preponderante en muchos casos de regeneración, en sitios que presentan bancos de semillas escasos o donde el rebrote de raíces y tallos remanentes no es posible. Finalmente se puede decir que éstas características y circunstancias hacen de la fauna un elemento de importancia en la regeneración de los bosques (Mc Clanahan y Wolfe 1987, Nepstad *et al.* 1991, Guevara *et al.* 1992, Mc Clanahan y Wolfe 1993, Robinson y Handel 1993).

La reproducción de las plantas en los bosques tropicales se fundamenta en una alta interacción directa con las especies de fauna. De este modo, la polinización, la producción de frutos y semillas, la dispersión y la depredación de semillas, la germinación y el reclutamiento son procesos en los cuales muchas veces los animales fungen como agentes claves para el éxito de las especies vegetales. En este contexto la interacción planta-animal podría ser susceptible a la fragmentación, ya sea por los efectos en las especies vegetales, en los animales o en ambas (Murcia 1996, Arias-Le Claire 2004).

La dispersión y la depredación de semillas es un proceso importante para las especies de árboles del neotrópico. En muchos de los casos, las plántulas crecen cerca del árbol progenitor, debido a que las semillas permanecen cerca por no haber sido dispersadas. Esta situación produce un aumento en la mortalidad de las plántulas que se desarrollan a poca distancia del progenitor. Las semillas o plántulas que se encuentran en grandes densidades presentan alta vulnerabilidad al ataque de hongos, a la herbivoría y la depredación de semillas. De tal manera, la preservación de las especies depende de los propágulos que son dispersados lejos del árbol progenitor ya que poseen mayor posibilidad de sobrevivir (Howe y Smallwood 1982, Augspurger 1984, Howe y Westley 1986, Forget 1994, Chapman y Chapman 1995, Arias-Le Claire 2004).

En el ciclo de vida de una especie vegetal la dispersión y la depredación de propágulos pueden variar las posibilidades de la planta de completar su reproducción exitosamente. Los patrones de estos fenómenos, son una consecuencia de la interacción evolutiva entre las plantas y los diferentes agentes involucrados en estos procesos. La relevancia de la diseminación de los propágulos se relaciona directamente con el posible aumento que esta confiere a la supervivencia de las plantas (Ridley 1930, Janzen 1971, Howe y Smallwood 1982, Janson 1983, Howe y Westley 1986, Arias-Le Claire 2004).

Diferentes especies de mamíferos influyen determinadamente en las características de los bosques tropicales, tales como la estructura, la composición florística, la diversidad y el proceso de regeneración natural. Por ejemplo, en algunos bosques la disminución en las poblaciones de mamíferos o su ausencia se ha relacionado con variaciones en la riqueza de especies de árboles. Probablemente las funciones y relaciones que se dan entre la mastofauna y las especies vegetales (especialmente arbóreas) en procesos como la dispersión y la depredación de semillas, afectan directamente las posibilidades de supervivencia de los propágulos. Una muestra de ello es que en ocasiones las especies de mamíferos, mediante su comportamiento al dispersar las semillas, aumentan significativamente las probabilidades de supervivencia de la regeneración. En contraste, estas mismas especies pueden limitar la regeneración mediante la depredación de propágulos de diversas especies de árboles en bosques neotropicales (Janzen 1971, Howe y Smallwood 1982, Schupp y Frost 1989, West 1989, Dirzo y

Miranda 1990, Schupp 1990, Forget 1992, Middleton y Mason 1992, Terborgh 1992, Forget 1994, Forget *et al.* 1994, Lott *et al.* 1995, Chapman y Chapman 1996, Hammond *et al.* 1996, Arias-Le Claire 2004).

Un caso especial que ilustra la influencia de los mamíferos en la regeneración de especies arbóreas en bosques neotropicales, es la relación entre *Dasyprocta punctata* (guatusa) y algunas especies arbóreas emergentes del dosel superior como *Dipteryx panamensis*, *Lecythis ampla* y *Carapa guianensis*. El proceso de reclutamiento de estos árboles es dramáticamente influenciado por el comportamiento de estos roedores. Las guatusas toman las semillas bajo el árbol, las dispersan a unos 15 ó 20 m de distancia y las entierran para consumirlas posteriormente. Una porción de las semillas dispersadas nunca es recobrada, lo que incrementa de manera importante las probabilidades de germinación y supervivencia. En contraste con las semillas que no son dispersadas ni enterradas, los propágulos manipulados por los roedores tienen una menor mortalidad por ataque de herbívoros y patógenos, así como desecación debido a que están enterradas (Smythe 1978, De Steven y Putz 1984, Smythe 1989, Forget y Milleron 1991, Smythe 1991, Forget 1992 y 1994, Peres y Baidier 1997, Peres *et al.* 1997, Guariguata *et al.* 2000, Arias-Le Claire 2004).

Por ejemplo, la pérdida o reducción de las poblaciones de dispersores como las guatusas (*Dasyprocta punctata*) en bosques fragmentados (zona Norte de Costa Rica), se asociaron con variaciones drásticas en los procesos de dispersión de semillas y el reclutamiento de *Carapa nicaraguensis*, *Lecythis ampla* y *Virola* spp. Las diferencias en la abundancia y composición de las comunidades de dispersores de semillas en un bosque protegido y los fragmentos podrían influir en los porcentajes de remoción y la proporción de dispersión secundaria de semillas. La actividad de las guatusas se evidenció con una mayor remoción y dispersión secundaria de *L. ampla* y *C. nicaraguensis* en el área protegida. Estos patrones en los procesos de dispersión y regeneración en bosques neotropicales resaltan los efectos que podrían tener la defaunación (por cacería y/o pérdida de hábitat) en la conservación de especies arbóreas que se asocian con la mastofauna para el proceso de reclutamiento (Guariguata *et al.* 2000, Arias-Le Claire 2004).

Estudios en esta misma región, al comparar fragmentos bajo manejo forestal, de tamaño y grado de aislamiento diferente, con el bosque continuo de la Estación Biológica La Selva, demuestran que la sinergia entre la fragmentación, la pérdida de hábitat, el aislamiento y la cacería, producen arreglos incompletos o parciales de especies en las comunidades de mamíferos. Específicamente, se encontró una composición de la mastofauna menos diversa y principalmente con especies de peso corporal bajo o menor en los remanentes no protegidos de la cacería que las presentes en La Selva. Adicionalmente, los posibles efectos de la defaunación se asocian con alteraciones en el proceso de dispersión de semillas de *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis*. Los efectos

de la fragmentación difieren entre especies, probablemente debido a diferencias en la fauna involucrada en el proceso de dispersión de las semillas. Esto es importante para la conservación de estas especies en paisajes fragmentados y más aún, al considerar que las poblaciones de ambas especies están bajo manejo forestal. Además, la regeneración de estas especies de árboles presenta patrones divergentes al compararlos con el bosque continuo. La conservación de la fauna dispersora y depredadora de semillas y plántulas es importante para el mantenimiento del proceso de regeneración de las especies de árboles de semilla grande (Guariguata *et al.* 2002).

Por otra parte, la presión de caza en los bosques tropicales, al igual que en las áreas fragmentadas, puede ser elevada y se concentra, principalmente, en especies que juegan un papel importante como dispersores de semillas (Howe y Smallwood 1982, Redford 1992, Bennett y Dahaban 1995, Bodmer *et al.* 1997, Guariguata y Pinard 1998). Específicamente, la cacería de roedores medianos podría tener efectos perniciosos en la reproducción y la supervivencia de algunas especies arbóreas (Guariguata y Pinard 1998). En este sentido, diversos estudios han agrupado evidencias que fundamentan la posible influencia que tienen las alteraciones en las comunidades de mamíferos sobre el reclutamiento de las especies de árboles neotropicales y destacan como la cacería tiene consecuencias negativas para la conservación de la biodiversidad en estos bosques. Esto como una consecuencia sinérgica de la cacería, el aislamiento espacial y la fragmentación, los cuales conjuntamente modifican los arreglos de especies en las comunidades de mamíferos y los patrones de regeneración en las comunidades vegetales (Dirzo y Miranda 1990, 1991, Chapman y Chapman 1995 Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Arias-Le Claire 2004).

En resumen, el fenómeno de defaunación se puede considerar como un proceso negativo en los bosques fragmentados. Esto debido a las posibles consecuencias que producen la reducción o eliminación de algunas especies de fauna. De este modo pueden ser alterados procesos ecológicos como la dispersión de semillas, el reclutamiento de las especies de flora, la polinización, al igual que la estructura y composición de las comunidades vegetales y en muchos casos las mismas interacciones dentro de las comunidades de fauna. Se puede decir entonces que la fragmentación es un proceso dinámico que podría conducir a la extinción de especies, variaciones en la composición y la abundancia de las comunidades de flora y fauna y alteraciones en los procesos ecológicos. De esta manera, los cambios en un paisaje fragmentado son producto de una pérdida generalizada de hábitat, una reducción en el tamaño de los parches de bosque y un aumento en el aislamiento (Dirzo y Miranda 1990 y 1991, Saunders *et al.* 1991, Chapman y Chapman 1995, Asquith *et al.* 1997 y 1999, Benitez-Malvido 1998, Bennett 2000, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003, Arias-Le Claire 2004).

2.7 El proceso de reclutamiento en árboles neotropicales

La regeneración de árboles en bosques húmedos de tierras bajas en el neotrópico y los requisitos ecológicos que esta requiere comprenden un continuo basado en la dependencia de luz para la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción. Por una parte están los árboles que sólo pueden regenerar en ambientes de alta luminosidad, ya que la germinación es inducida por una apertura del dosel o bien las plántulas requieren, para un crecimiento sostenido, una fuerte incidencia de radiación solar. Estas especies heliófitas, por lo general, son dispersadas por animales o por el viento y su regeneración está ligada a los claros, bordes del bosque y comúnmente a zonas bajo la influencia de la radiación solar directa o en forma lateral. Por otra parte, se encuentran las especies capaces de germinar, establecerse y crecer bajo dosel cerrado (esciófitas). Estos árboles generalmente poseen frutos o semillas grandes y son dispersados por animales o por gravedad. Estas especies aún cuando en alguna de sus etapas de desarrollo requieren de altas condiciones lumínicas logran tolerar situaciones de sombra y de ese modo establecerse y madurar en sitios con pocas aperturas en el dosel (Guariguata y Dupuy 1997; Delgado *et al.* 1997, Guariguata 1998, Whitmore 1998, Guariguata y Ostertag 2002)

En general, se menciona que los factores ambientales específicos que influyen en la regeneración de una especie incluyen aspectos críticos como la intensidad y la calidad de la luz, el nivel de competencia de raíces, la concentración y disponibilidad de nutrimentos, la textura del suelo y la evasión de depredadores o patógenos. Igualmente, la probabilidad de llegar a germinar en un sitio con condiciones adecuadas es un aspecto importante en los patrones de reclutamiento de las especies arbóreas. En este sentido, la disponibilidad de espacios apropiados para la regeneración se debe evaluar a escala de micrositio y logran encontrarse tanto fuera de los claros como dentro de los mismos, y pueden variar significativamente dentro y entre los claros. No obstante, varios factores complican la relación entre la regeneración, la intensidad de luz y la estructura del bosque húmedo tropical. Dentro de un claro, la disponibilidad de luz es un factor que varía ampliamente entre micrositios. En algunos la intensidad de luz puede ser menor a la que se encuentran en micrositios bajo el dosel de bosque (por ejemplo, sitios bajo la regeneración densa de un claro comparados con sitios bajo el dosel maduro pero con una alta incidencia de luz lateral) (Clark y Clark 1987 a y b, Clark y Clark 1992, Guariguata 1998, Whitmore 1998, Hogan y Machado 2002).

De este modo, la diversidad y la disponibilidad de ambientes con diversas condiciones para la regeneración permiten que las plántulas y brinzales de muchas especies de estratos superiores del bosque (principalmente esciófitas) crezcan en micrositios bajo el dosel, en ambientes con una alta incidencia de luz que llega desde un lado. En general, las plántulas no logran sobrevivir en estos sitios demasiados oscuros. Sin embargo, sobreviven

períodos prolongados con poca luz, aunque su crecimiento es suprimido o retardado mientras no existan condiciones de alta radiación en el sitio. En algunos casos, si la supresión es extremadamente prolongada las plántulas y brinzales logran sobrevivir sin crecer, pero después de estar suprimidas no son capaces de crecer aún cuando se presenten condiciones de alta luminosidad. Estas plántulas están fisiológicamente activas pero no ecológicamente, debido a que requirieron de un claro en alguna etapa anterior. El crecimiento promedio de plántulas de 1 año de edad, por ejemplo, puede tener poco que ver con el crecimiento de las plántulas específicas que sobrevivirán. Por ejemplo, se puedan encontrar muy pocos brinzales de una especie dada en condiciones de alta luminosidad, pero puede ser que precisamente sean estos individuos los que van a sobrevivir (Clark y Clark 1985, 1987 a y b, Fetcher *et al.* 1987, Clark y Clark 1992, Guariguata 1998, Whitmore 1998, Hogan y Machado 2002)

Por otra parte, la regeneración de los árboles en bosques tropicales se asocia también a factores bióticos. De modo que la acción de los dispersores y depredadores de semillas en conjunto con los herbívoros pueden determinar los patrones de reclutamiento de muchas especies arbóreas. Se sugiere que el alto número de especies arbóreas, la baja densidad y el distanciamiento de adultos de cada especie característicos de los bosques tropicales responden en gran medida a la acción de los depredadores de semillas y plántulas (Janzen 1971, Bonaccorso *et al.* 1980, Howe y Smallwood 1982, De Steven y Putz 1984, Clark y Clark 1985, 1987 a y b, Dirzo y Miranda 1990, Coley y Barone 1996, Hammond *et al.* 1996, Arias-Le Claire 2004).

De forma general, la regeneración de los árboles con sistemas de dispersión biótica es producto del equilibrio entre los propágulos depredados y aquellos que logra establecerse en sitios adecuados para su crecimiento. Las probabilidades de supervivencia y mortalidad de plántulas de árboles tropicales varían en función de la densidad y la distancia al árbol progenitor, en conjunto con la acción de patógenos y herbívoros (Howe y Smallwood 1982, De Steven y Putz 1984, Panell 1989, Dirzo y Miranda 1990, Terborgh 1992, Forget 1994, Hammond *et al.* 1996, Guariguata *et al.* 2000).

En los paisajes que han sufrido el proceso de fragmentación se propicia la extinción de la fauna (defaunación) debido a la pérdida y reducción del hábitat. Esto de forma paralela a la cacería de muchas especies, particularmente mamíferos, herbívoros, dispersores y depredadores de semillas. De tal manera que el proceso de reclutamiento de las especies arbóreas, que dependen de la fauna para su dispersión de semillas, puede ser alterado significativamente. La desaparición de herbívoros en los remanentes de bosque influye en la supervivencia de plántulas y semillas al igual que en la composición y estructura de las comunidades. Por ejemplo, la depredación de semillas y la herbivoría influye significativamente sobre la abundancia, la

composición y las probabilidades de reclutamiento de las plántulas. Por tanto, la diversidad y composición florísticas en los sitios donde estos mamíferos no se encuentran es drásticamente diferente a los sitios que poseen arreglos completos de fauna (Dirzo y Miranda 1991, Redford 1992, Chiarello 1999, Arias-Le Claire 2000, Guariguata *et al.* 2000).

En general, en los bosques neotropicales se ha encontrado que la supervivencia de las plántulas y las semillas es mayor en sitios que poseen una menor diversidad de mamíferos herbívoros o bien comunidades truncadas de estas especies. No obstante, la diversidad vegetal encontrada en estos bosques es menor que la de sitios con comunidades de fauna complejas. De este modo, la interacción de los gremios herbívoros y la vegetación es un factor clave para el mantenimiento de la diversidad y la complejidad de las comunidades arbóreas. El equilibrio que se alcanza en las comunidades de fauna complejas tiene un efecto directo en la estructura, dinámica y composición del bosque (Sork 1987, Dirzo y Miranda 1990 y 1991, Terborgh 1992, Leigh *et al.* 1993, Terborgh y Wright 1994, Asquith *et al.* 1997 y 1999).

Además de la defaunación de los bosques, se ha comprobado que la fragmentación incide en la regeneración vegetal. En este tipo de ecosistemas, muy probablemente la regeneración de ciertas especies cuyas semillas son dispersadas por vertebrados podría estar experimentando alteraciones dadas sus particulares condiciones microclimáticas y bióticas. Este escenario podría tener un efecto con mayores implicaciones para la conservación en bosques fragmentados bajo manejo forestal. Estos presentan condiciones de fácil acceso por la matriz que los rodea y la construcción de los caminos de extracción de madera, lo que provoca una mayor incidencia de cacería de especies dispersoras y herbívoras (Bennett y Dahaban 1995, Benítez-Malvido 1998, Laurance *et al.* 1998, Guariguata *et al.* 2002, Arias-Le Claire 2004).

2.8 El paisaje fragmentado de Sarapiquí y el manejo forestal

La deforestación en Costa Rica ha alcanzado tasas elevadas, en especial en la segunda mitad del siglo XX. Entre los años 1950 y 1970 se eliminaron casi 50 mil ha de bosque natural por año. Según estimaciones del Estado de la Nación en Costa Rica en el año 1940 los bosques cubrían más de 3361000 ha y se redujo su área en un periodo de 37 años a tan solo 1769600 ha. En 1987, la cobertura forestal estaba limitada a zonas protegidas por el Estado; posteriormente entre 1987 y 1997, la deforestación anual era de 12000 ha, la que incrementó a más de 16400 ha por año en 1997. Sin embargo, entre 1997 y el 2000 la tasa de eliminación de la cobertura disminuyó a 3000 ha por año. En el año 2001, se estimó que la cobertura forestal abarcaba cerca del 48% del territorio. Actualmente, se ha identificado que la conversión de bosque a otros usos de la tierra se concentra en la

Península de Osa, la Zona Atlántica y la Zona Norte del país (Watson *et al.* 1998, Programa Estado de la Nación 2002, 2004 y 2005).

Específicamente en la Zona Norte, en los últimos 50 años la eliminación de la cobertura forestal se ha caracterizado por ser un proceso significativamente acelerado. Desde la década de los 50 los bosques de la región han sido eliminados y aprovechados, como una consecuencia de la expansión de la frontera agrícola. Desde entonces estos ecosistemas han dotado de productos forestales a la región. Esta presión de aprovechamiento ha determinado las características del paisaje actual de Sarapiquí. En una visión retrospectiva se puede visualizar como para 1976 los fragmentos de bosque tenían en promedio un área de 0.95 km², en contraste con las estimaciones hechas para 1996 con un promedio de 0.25 km² (Butterfield 1994, Sánchez-Azofeifa *et al.* 1999).

El paisaje de Sarapiquí, no dista mucho del que se puede encontrar en otras regiones neotropicales. Los parches de hábitat están rodeados de pastizales y campos de siembra, inmersos en una matriz con condiciones bióticas y abióticas muy contrastantes. En este escenario es de esperar que diversos procesos ecológicos, al igual que la abundancia, la composición y la diversidad de especies en los bosques remanentes estén sufriendo alteraciones significativas (Montagnini 1994, Guariguata *et al.* 2000, Forero 2001, Lezcano 2001, Guariguata *et al.* 2002, Lezcano *et al.* 2002).

A pesar de que la deforestación y por ende fragmentación, no avanzan de una manera tan acelerados como en décadas pasadas, la pérdida y el aislamiento del hábitat son procesos que aún no se detienen en la zona Norte de Costa Rica. En este sentido las estrategias de conservación y de uso sostenible de los bosques naturales son elementos críticos para la conservación de la biodiversidad a escala regional.

2.9 Especie de estudio: *Dipteryx panamensis* (Pitier) Record (Fabaceae; Papilionoidea).

En esta investigación se evaluará el proceso de regeneración de *Dipteryx panamensis*, especie comercializada en el mercado maderero de Sarapiquí. Esta especie fue seleccionada debido a que tiene de mediano a alto valor comercial, está presente en las listas de aprovechamiento de la mayoría de fragmentos de bosque bajo manejo forestal de la zona y se encuentra simultáneamente en los tres sitios de estudio de esta investigación.

El sistema de dispersión de semillas y el sistema sexual fueron dos factores que ponderaron la selección de la especie de estudio; de acuerdo con estas condiciones, *Dipteryx* se podría catalogar como vulnerable a la

fragmentación. Primeramente, la dispersión de las semillas se da por medio de animales (biótica), primordialmente mamíferos. Este árbol presenta dispersión secundaria, es decir inicialmente los frutos o semillas son removidos por parte de un dispersor, generalmente volador o arborícola (murciélagos, monos y lapas), que luego dejan una porción de los propágulos a disposición de un segundo grupo de animales terrestres, por lo general guatusas (*Dasyprocta punctata*), zainos (*Pecari tajacu*) y tepezcluintles (*Agouti paca*), entre otros mamíferos. En cuanto al sistema sexual, *Dipteryx* es una especie hermafrodita (sexo masculino y femenino en una misma flor) y su sistema de apareamiento es autoincompatible (el árbol no se puede reproducir consigo mismo, necesita de otro individuo para lograrlo) (Bonaccorso *et al.* 1980, De Steven y Putz 1984, Flores 1992 y 1994, Kress y Beach 1994, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Chazdon *et al.* 2003, Estrada *et al.* 2005).

La especie *Dipteryx panamensis*, denominada almendro, almendro de montaña o almendro amarillo, es endémica en Costa Rica, Panamá y Colombia, perteneciente a la familia Fabaceae y a la subfamilia Papilionoideae. En las tierras bajas y planicies de la costa Atlántica se encuentra de manera abundante y es emergente en los bosques húmedos tropicales, muy húmedos tropicales y húmedos premontanos, donde la altitud oscila entre 20 y 500 msnm, la temperatura se encuentra entre 24 y 30 °C y la precipitación varía entre 3500 y 5500 mm al año. La especie se desarrolla sobre suelos aluviales y arenosos; sin embargo, en ocasiones se ubica en regiones con suelos franco arcillosos y ácidos. En la Estación Biológica La Selva, esta especie se encuentra asociada significativamente con suelos aluviales viejos (Flores 1992, Holdridge *et al.* 1997, Clark *et al.* 1998, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003).

Dipteryx es una especie que en estado adulto puede alcanzar alturas que van desde 15 hasta 50 m y diámetros entre 1,0 y 1,5 m. El árbol posee fuste recto y raíces basales amplias sin gambas, su corteza es lisa y color pardo rojiza. Su copa es fácilmente visible desde el estrato inferior, presenta hojas compuestas pinnadas alternas, con 10 a 20 folíolos asimétricos y superficie glabra (ver figura 1). Las flores son hermafroditas, color lila y se agrupan en panículas terminales o laterales de 30 a 50 cm de longitud (ver figura 2). El fruto es una vaina corta, gruesa, dura y comprimida lateralmente, de forma ovada u obovada, de 6 a 8 cm de largo y 4 a 5 cm de ancho, color verde en estado inmaduro y amarillo pálido o verde musgo en estado maduro. Cada fruto contiene una semilla de tipo sobrecrecida (limitada por el tamaño del fruto) de 4,5 a 6 cm de largo y 3 a 3,5 cm de ancho con un grosor entre 1 y 1,6 cm (ver figura 3). Cerca del 10% de las vainas se desarrollan sin semilla, probablemente debido a que las últimas son recalcitrantes, sensibles a la desecación y descensos fuertes de temperatura (Flores 1992, Kress y Beach 1994, Holdridge *et al.* 1997, Chazdon *et al.* 2003, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003).

La especie es capaz de germinar, establecerse y sobrevivir bajo el dosel de un bosque maduro en un ambiente natural; no obstante, las condiciones que requiere la semilla para germinar difieren de las que necesita la plántula para crecer (ver figura 4 con ilustración de plántulas). En el sotobosque, la plántula muestra un incremento en crecimiento como respuesta a los aumentos de luz lateral, mientras que en bosque primario con luz directa (en claros por ejemplo) el crecimiento es mucho mayor. Se menciona que si las condiciones lumínicas no son adecuadas, la misma entra en un estado de latencia que puede durar 2 ó 3 años si la luz no es apropiada (Flores 1992).

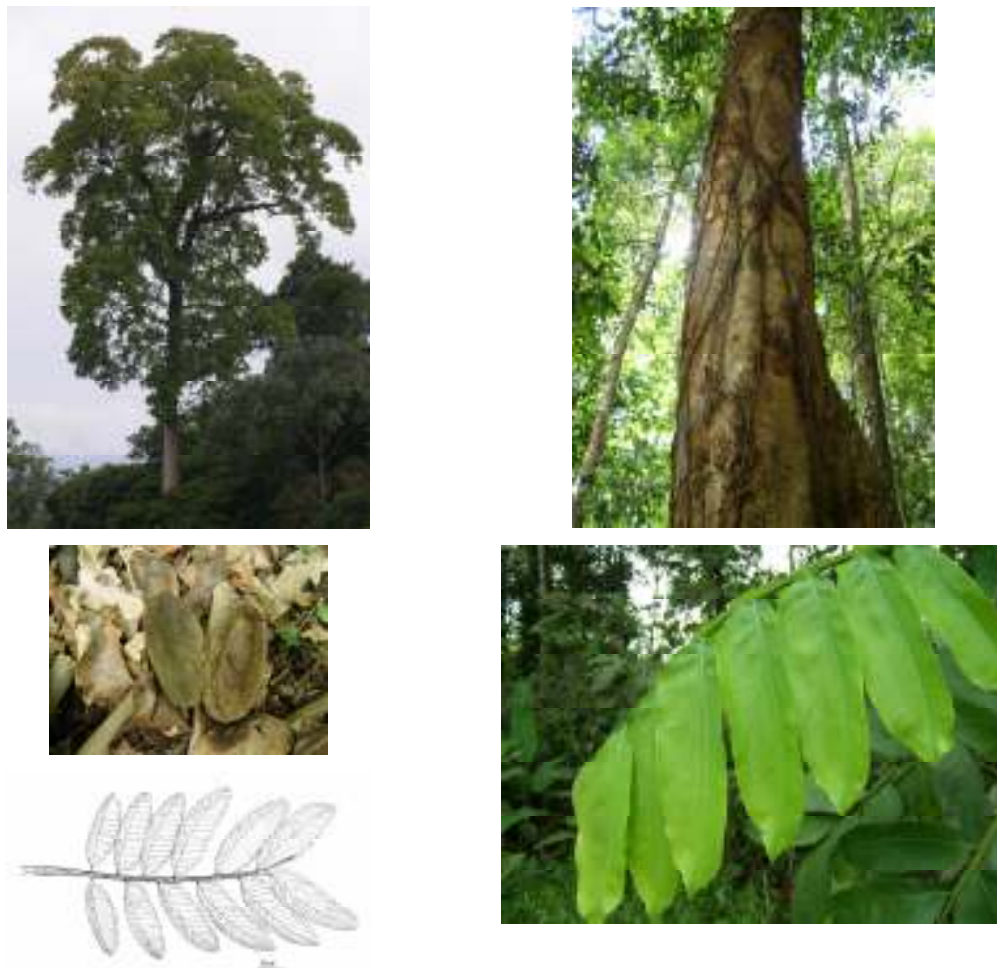


Figura 1. Fotografías del árbol completo, fuste, restos del fruto (mesocarpo petreo) y hojas de *Dipteryx panamensis* e ilustración de una hoja de este árbol, en estructura compuesta pinnada, con 10 a 20 folíolos asimétricos (Fotografías de Arias-LeClaire y Gamboa-Badilla 2007, ilustración de Flores 1992).

Dentro de la biología reproductiva de *Dipteryx*, la época de floración se reporta entre los meses de mayo y julio, se indica que la misma es asincrónica y la polinización es cruzada obligada. La fructificación comienza a observarse a principios de julio y los frutos maduros caen al suelo entre noviembre y marzo (ver figura 3 con ilustración de frutos). La especie depende de animales para su dispersión de semillas, los cuales son atraídos por el olor del fruto y el mesocarpo comestible, además de las reservas de almidón y lípidos que poseen las semillas. No obstante, la semilla posee características que la protegen de la depredación como lo son el endocarpo pétreo y la dehiscencia tardía (Flores 1992, Newstrom *et al.* 1994, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003).

Flores (1992) menciona que *Dipteryx* se relaciona con otras especies emergentes del dosel, típicas del bosque tropical húmedo y muy húmedo, las cuales contribuyen al establecimiento de la fauna, pues muchas especies de animales dependen de los frutos de ellas. Los árboles de *Dipteryx* son visitados por diversas especies de aves frugívoras como las loras (*Amazona farinosa*, *A. autumnalis*), pericos (*Brotogeris jugularis*) y lapas verdes (*Ara ambigua*) que se alimentan de los frutos y las semillas. Otras aves frugívoras más grandes como los tucanes y tucancillos (*Ramphastos sulfuratus*, *Pteroglossus torquatus*) y las oropéndolas (*Psarocolius montezuma*) depredan y diseminan las semillas de esta especie.

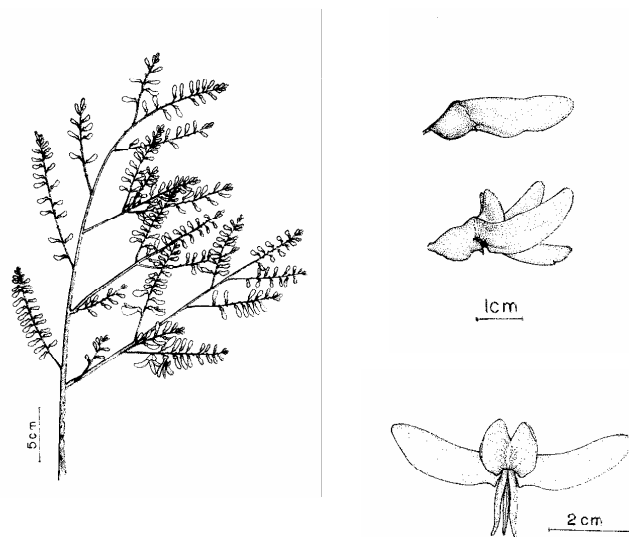


Figura 2. Ilustración de inflorescencia de *Dipteryx panamensis* en panículas terminales o laterales y vista frontal y lateral de las flores (Flores 1992).

Un depredador y dispersor muy importante de *Dipteryx* es la guatusa (*Dasyprocta punctata*), pues depende de los frutos caídos de la especie. Este roedor puede movilizar los frutos hasta una distancia de 50 m, contribuyendo a las posibilidades de sobrevivencia de las semillas y plántulas de almendro, pues uno de sus comportamientos es enterrar las semillas. Este fenómeno puede reducir la incidencia de la herbivoría y el daño al ápice, lo cual se

asocia con la densidad de plántulas y la proximidad de éstas al árbol progenitor (Bonaccorso *et al.* 1980, Flores 1992, Arias-Le Claire 2000, Guariguata *et al.* 2002).

Otros mamíferos como el tepezcuintle (*Agouti paca*), el pizote (*Nasua narica*), las zarigüeyas (*Didelphis marsupialis*) y algunos monos (*Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Cebus capucinus*) son comensales y dispersores ocasionales. Murciélagos como *Carollia perspicillata*, *C. castanea*, *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* se alimentan del mesocarpo de los frutos; sin embargo, únicamente *A. lituratus* efectúa una dispersión considerable, pues por su tamaño es capaz de transportar los frutos hasta los sitios de percha para alimentación y reposo (Bonaccorso *et al.* 1980, Flores 1992).

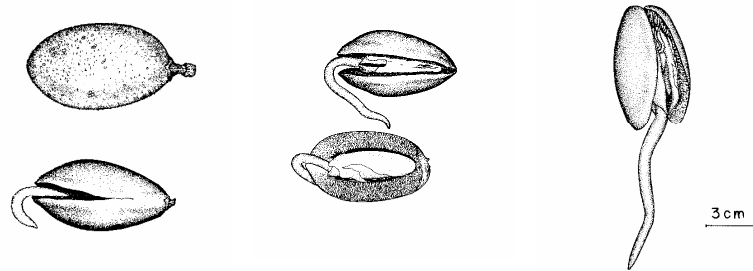


Figura 3. Ilustración de frutos de *Dipteryx panamensis*, mesocarpo y semillas dentro de la valva endocárpica en proceso de germinación (Flores 1992).

La madera de *Dipteryx* es uno de los productos más importantes que se obtienen de la especie, es muy utilizada en construcciones pesadas como pisos industriales puentes, durmientes de ferrocarril, construcciones marinas (barcos y botes), equipos deportivos y mangos de herramientas agrícolas. Esto por ser una madera perdurable, densa, extremadamente dura y con gran resistencia mecánica. Sin embargo, no es el único producto que se aprovecha de la especie, en la industria de los jabones de tocador se utilizan algunos aceites que se extraen del mesocarpo del fruto, las semillas pueden ser tostadas y los embriones se consumen como nueces. Además, al poseer una gran belleza, la especie tiene un gran potencial ornamental (Flores 1992, Holdridge *et al.* 1997).

En Costa Rica, según Estrada *et al.* (2005), esta especie es muy explotada por parte del sector maderero y presenta un área de extensión de 10173,8 km², de los cuales solamente el 3,8% se encuentra bajo alguna categoría de protección por parte del Estado. Además, su hábitat disponible se ha reducido en un 55% en todo el territorio. De acuerdo con estas condiciones, la especie es catalogada (utilizando la categorización de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza-UICN, del 2001 versión 3.1 para clasificación de especies de

acuerdo con las amenazas y las probabilidades de extinción) como Vulnerable, debido a que su área de distribución es limitada, presenta una reducción considerable de su hábitat, el índice de explotación es importante y sus poblaciones reciben poca protección por parte del Estado.



Figura 4. Ilustraciones y fotografía de plántulas de *Dipteryx panamensis* en diferentes estados de desarrollo (Fotografía de Arias-LeClaire y Gamboa-Badilla 2007, ilustraciones de Flores 1992).

3. Metodología

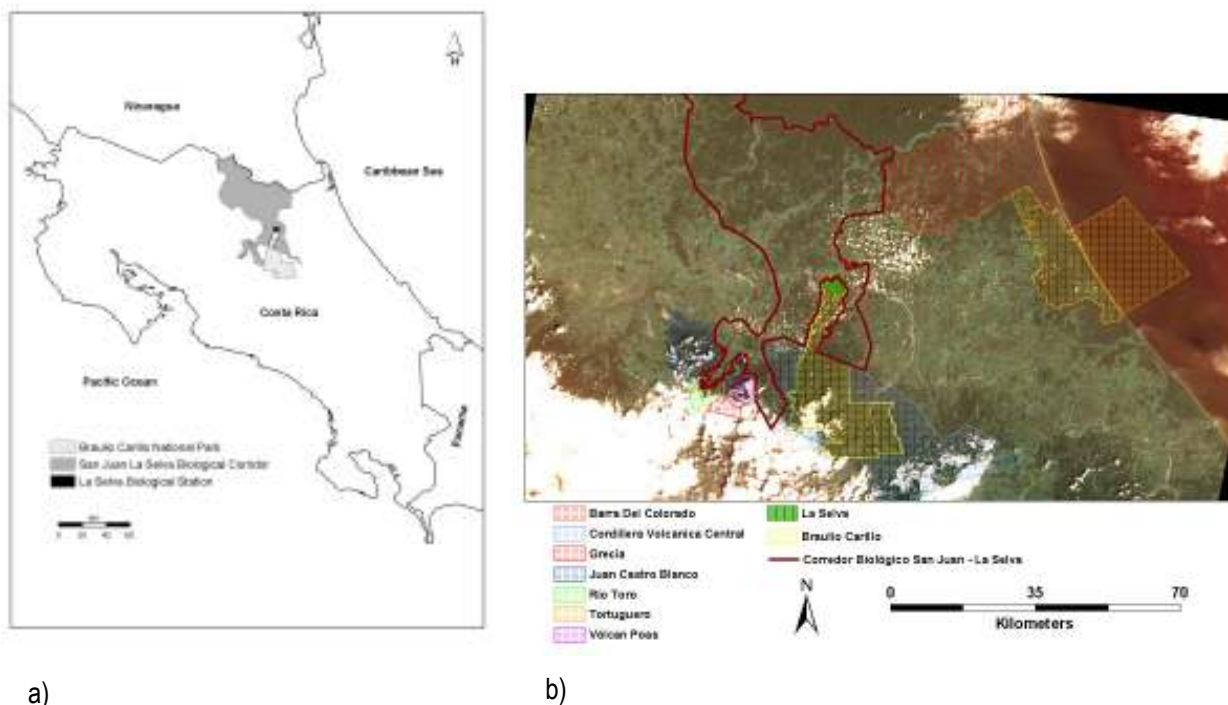
La presente investigación se condujo bajo un enfoque cuantitativo de carácter secuencial probatorio, utilizando lógica o razonamiento deductivo. El alcance de la investigación fue primordialmente explicativo e incluyó algunos aspectos correlacionales. Se pretendió establecer las causas de los eventos que se estudiaron y determinar en algunos casos su asociación con variables mediante un patrón predecible. El diseño de la investigación fue de tipo experimental, específicamente cuasi experimental, esto se refiere inicialmente a la selección de los sitios de estudio y las condiciones en que se encontraban (dos parches de bosque bajo la influencia de la fragmentación y un bosque continuo protegido que simula condiciones de “control”). La recolección de la información sobre el proceso de la regeneración se realizó bajo un diseño de investigación no experimental de tipo transversal, ya que los datos fueron tomados en un único momento y sin manipulación de variables (Hernández *et al.* 2006). A continuación se describe el área de estudio y los procedimientos para la recolección de la información.

3.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el cantón de Sarapiquí, perteneciente a la provincia de Heredia. Esta región se ubica al Noreste de Costa Rica, en la parte baja de la Vertiente del Caribe, en las coordenadas medias geográficas 10° 29' 23" Latitud Norte y 83° 56' 15" Longitud Oeste (figura 5). El cantón limita al Norte con el río San Juan, al Sur con la Reserva Forestal Cordillera Volcánica Central, al Oeste con la línea político administrativa que separa las provincias de Alajuela y Heredia (cantones de San Carlos, Grecia y Alajuela) y al Este con la provincia de Limón (Municipalidad de Sarapiquí, s.f.).

El cantón se divide en tres distritos: Puerto Viejo, La Virgen y Horquetas, cuenta con un área de 214137 ha, la cual representa el 4,62% del territorio nacional y el 81,9% de la provincia de Heredia. La elevación sobre el nivel del mar varía de cero a 1000 metros. La temperatura promedio anual es de 25 °C, la humedad se mantiene entre el 79% y el 88% y la precipitación mensual oscila entre 4500 y 6500 mm (Municipalidad de Sarapiquí, s.f.). Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967), Sarapiquí se encuentra dentro del bosque muy húmedo tropical (bmh-T) y el bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P ∇) (CCT 1993).

Dentro del área de estudio se evaluaron dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y como muestra de bosque continuo protegido se usó la Estación Biológica La Selva, a continuación se describen los sitios de estudio de esta investigación.



a)

b)

Figura 5. Ubicación del área de estudio en la zona de Sarapiquí, provincia de Heredia, al noreste de Costa Rica. a) Mapa de Costa Rica con una representación geográfica de la región de investigación, se visualiza en patrones de coloración el Parque Nacional Braulio Carrillo, la Estación Biológica La Selva y el Corredor Biológico San Juan-La Selva. b) Fotografía aérea de la zona de investigación, se delimitan las áreas protegidas de la región. Imágenes tomadas de la base de datos del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica de la Estación Biológica La Selva (www.oet.ac.cr/en/laselva/gis.shtml).

3.1.1 Estación Biológica La Selva

La Estación Biológica La Selva (La Selva) se localiza en la confluencia de los ríos Puerto Viejo y Sarapiquí, específicamente a 10° 26' Latitud Norte, 83° 59' Longitud Oeste. De acuerdo con la clasificación de Holdridge (1967) La Selva se encuentra en la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T). La precipitación promedio anual es de 4000 mm y la temperatura promedio de 25,8 °C, con un rango de variación diaria entre 6 y 12 °C. La Selva comprende aproximadamente 1536 ha, con una elevación mínima de 35 msnm y máxima de 137 msnm. El 55% del área total es bosque primario, el 7% es bosque primario talado de manera selectiva anteriormente, el 11% es bosque secundario joven, el 18% es pastizal de sucesión temprana, el 8% son plantaciones abandonadas y un 0,5% son áreas demostrativas y de experimentación. La Selva fue seleccionada para este estudio debido a que presenta condiciones de área protegida contra la cacería y cubre una gran extensión de bosque conectado al Parque Nacional Braulio Carrillo. Además, el historial de uso de la tierra es muy variado,

pero en general las actividades que antes se desarrollaron en diferentes sectores de la Estación, son muy semejantes a los patrones actuales de uso en el paisaje de Sarapiquí (McDade y Hartshorn 1994, Arias-Le Claire 2000).

3.1.2 Fragmentos de bosque

Los fragmentos de bosque en estudio se ubican dentro del cantón de Sarapiquí, en las cercanías de La Selva. Dichas fincas se encuentran en convenio con FUNDECOR para su protección y manejo forestal. Los criterios utilizados para la selección de los parches de bosque a estudiar fueron: a) presencia de individuos reproductivos de la especie forestal de estudio, b) tamaño del fragmento, se consideró el área con cobertura forestal y se descartaron aquellos sitios con superficies muy reducidas, c) conectividad y aislamiento, se contemplaron las fincas que tuvieran su cobertura vegetal aislada de otros parches de bosque y que se encontraran dentro de una matriz de diferentes usos del suelo, d) historia de uso de la tierra y estructura vegetal, se analizaron los fragmentos que presentaran rasgos similares a La Selva en estos aspectos y e) ubicación y accesibilidad, se tomó en cuenta la distancia a recorrer de un sitio a otro y las facilidades de ingreso.

De más de 100 fincas en convenio con la Fundación para el desarrollo y la conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), en la zona de Sarapiquí, se seleccionaron dos fragmentos, de aquí en adelante denominados Starke y Rojomaca. El área de bosque acumulada de estos fragmentos es de aproximadamente 460 ha. La información necesaria para la selección y descripción de los parches de bosque fue tomada de las bases de datos, planes de manejo forestal (inventarios, censos y mapas) e información administrativa elaborada y suministrada por funcionarios de FUNDECOR.

3.1.2.1 Starke

En este estudio el fragmento de bosque más cercano a La Selva se denomina Starke, se ubica en el distrito de Puerto Viejo, en el cantón de Sarapiquí, perteneciente a la provincia de Heredia. Se localiza en las coordenadas verticales 536000-541000 y horizontales 269000-270000, en las hojas cartográficas Río Cuarto 3347 II y Río Sucio 3447 III. Este parche boscoso tiene un área de 517,8 ha, de las cuales 344,2 ha corresponden al área de bosque, donde el 85,2% está cubierta por bosque para producción de madera y el 14,8% restante por bosque para protección. El fragmento limita al norte y al sur con propiedades dedicadas a plantaciones bananeras y potreros, al este con el Río Sucio y algunos caminos vecinales y al oeste con el Río Sarapiquí y la carretera principal a Puerto Viejo. El sitio presenta pendientes que van desde 0% hasta 15% y elevaciones entre 30 y 50

msnm; de acuerdo con Arias-Le Claire (2000), el bosque se encuentra dentro de la zona de vida bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P▽).

En el año 1997, de manera planificada el bosque de Starke fue aprovechado forestalmente mediante técnicas de bajo impacto. Según el plan de manejo y el inventario correspondiente, el fragmento poseía una densidad de 85,28 individuos/ha con diámetros (a 1,30 m del suelo) mayores a 30 cm y un área basal de 14,6300 m²/ha, básicamente dominado por la especie *Pentaclethra maculoba*. En el caso de *Dipteryx* presenta una densidad remanente de 0,215 individuos/ha y un área basal de 0,1276 m²/ha, para una población de 74 individuos remanentes.

3.1.2.2 Rojomaca

Entre los dos fragmentos de estudio, Rojomaca es el fragmento de bosque más lejano a La Selva, se ubica en el caserío Boca del Sucio del distrito de Puerto Viejo, perteneciente al cantón de Sarapiquí de la provincia de Heredia. Se localiza en las coordenadas verticales 531000-535000 y horizontales 278000-281000, en la hoja cartográfica Chaparrón 3347 I. Según Guariguata *et al.* (2002), este parche boscoso tiene un área de 117 ha, de las cuales 33,77 ha corresponden al área de un bloque bajo manejo forestal, en el cual 95,5% está cubierta por bosque para producción de madera y el 4,5% restante por bosque para protección, según información recopilada por FUNDECOR. El fragmento limita al norte con el Río Sardinal, al este con el Río Sardinal y la calle pública, al sur con el Río Sarapiquí y propiedades del Instituto de Desarrollo Agrario (IDA) y al oeste con el Río Sardinal, propiedades del IDA y la calle pública. El sitio presenta pendientes que van desde 0% hasta 55% y elevaciones entre 20 y 40 msnm; de acuerdo con Arias-Le Claire (2000), el bosque se encuentra dentro de la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T).

Según Arias-Le Claire (2000), el bosque fue aprovechado por última vez y de forma no planificada a inicios de la década de los 90's. De acuerdo con el plan de manejo y el inventario correspondiente, el fragmento poseía una densidad de 76,670 individuos/ha con diámetros (a 1,30 m del suelo) mayores a 30 cm y un área basal de 15,1600 m²/ha, básicamente dominado por la especie *P. maculoba*. En el caso de *Dipteryx* presenta una densidad remanente de 0,4442 individuos/ha y un área basal de 0,1986 m²/ha, para una población de 15 individuos.

El cuadro 2 resume los principales rasgos de los tres sitios de estudio, La Selva es un bosque continuo protegido y los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca no se encuentran protegidos y en ellos se desarrollan actividades de manejo forestal.

Cuadro 2. Características de los bosques de estudio en la región de Sarapiquí. Se indica el área, el año aproximado de la última intervención y la densidad de la especie de estudio.

Sitio de estudio	Área total de bosque	Área de evaluación	Año aprox. última intervención	Densidad de <i>Dipteryx</i> (n/ha) ^a
Starke	344	80	1997	0,2150
Rojomaca	117	34	1990	0,4442
La Selva	1500 ^b	110,25	1950	2,19 ^c

^a Información de inventarios forestales de FUNDECOR, densidad calculada posterior al aprovechamiento.

^b La Selva se encuentra conectada mediante un corredor al Parque Nacional Braulio Carrillo, el área indicada es un estimado mínimo.

^c Información calculada con base en datos de una parcela de 4,1 ha de bosque primario (Hartshorn y Hammel 1994).

La ubicación geográfica de los tres sitios de estudio en el área de investigación, se presenta en la figura 6.

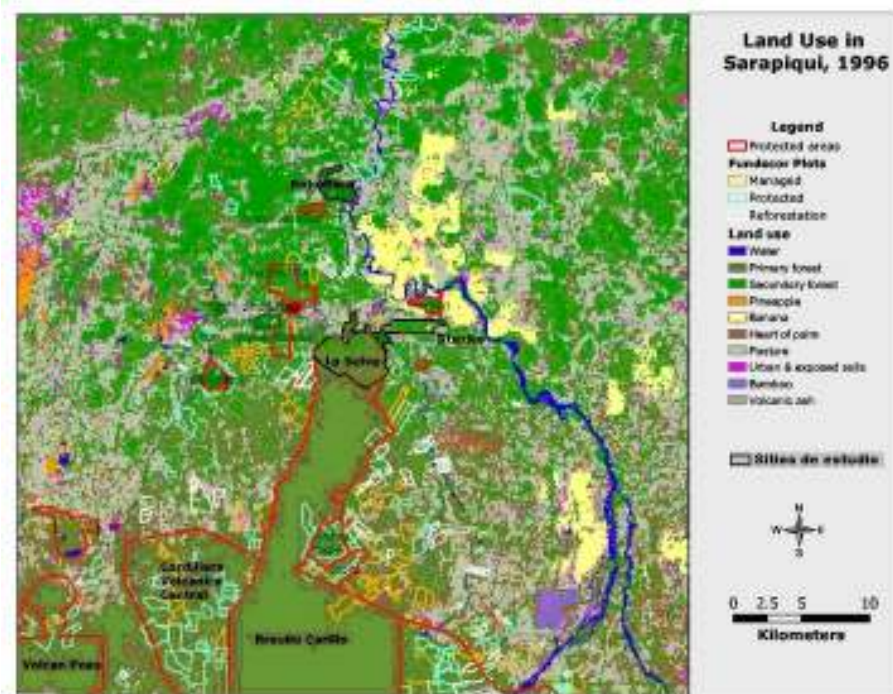


Figura 6. Ubicación geográfica relativa de los tres sitios de estudio en la zona de Sarapiquí, al noreste de Costa Rica. Imagen de uso de la tierra para el año 1996. Modificado de la base de datos del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica de la Estación Biológica La Selva (www.oet.ac.cr/en/laselva/gis.shtml).

3.2 Procedimientos para la recolección de la información

La investigación evaluó el proceso de regeneración de *Dipteryx panamensis* (*Dipteryx*) en dos fragmentos de bosque y una representación de bosque continuo protegido. En árboles reproductivos de la especie se establecieron parcelas triangulares para la medición de la regeneración coespecífica en variables como número de individuos (plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos), altura, diámetro y distancia al árbol progenitor. Además, en las parcelas triangulares para evaluar la regeneración se determinaron las condiciones de pendiente y porcentaje de apertura del dosel (indicador de luz en el sotobosque). En una parcela circular de 20 m de radio, centrada en cada árbol adulto evaluado, se midió la competencia entre individuos con diámetro medido a 1,3 m del suelo ≥ 20 cm. Adicionalmente, se evaluó la posible defaunación de los mamíferos medianos y grandes en los tres sitios de estudio. En transectos de aproximadamente 1,5 km se realizaron caminatas para la observación directa de mamíferos, así como la identificación de indicios (huellas, excretas, llamadas). El proceso de recolección de la información de campo, en general, comprendió el periodo entre los meses de noviembre del año 2005 y septiembre del 2008. Las evaluaciones de regeneración se realizaron de marzo del 2006 a septiembre del 2008 y los muestreos de mamíferos se condujeron desde noviembre 2005 a junio 2007.

De esta manera, se estableció la relación juvenil:adulto para *Dipteryx* en los tres sitios de estudio. Adicionalmente, se analizó la existencia de posibles asociaciones entre variables de la regeneración y características del árbol adulto (altura total y diámetro), así como con variables como la pendiente, la apertura de dosel y la competencia con otros árboles. Se asociaron las observaciones en las comunidades de mamíferos con los resultados de regeneración de *Dipteryx* tanto en los fragmentos como en la representación de bosque continuo. Esta investigación evaluó el proceso de regeneración a nivel de plántulas, brinzales y latizales, no se realizaron mediciones de los procesos ecológicos asociados a las semillas como dispersión y depredación de las mismas.

El diseño de la presente investigación no incluye evaluaciones en bosques continuos bajo manejo forestal debido a que los posibles sitios bajo estas condiciones no presentan un régimen de conservación; además, se hacían dificultosas las labores de desplazamiento en la zona por su ubicación y lejanía. En este sentido las posibles inferencias derivadas de este estudio se han delimitado bajo las condiciones de campo en que se realizó y las características de los sitios evaluados en este diseño.

3.2.1 Selección de zonas de evaluación para la ubicación de los árboles reproductivos

Para la selección de las zonas de evaluación en los tres sitios de investigación, inicialmente se discriminaron, mediante el uso de mapas y recorridos en los sitios, las áreas cercanas a ríos, bajo influencia del efecto de borde, con posibilidad de anegación y apertura de dosel mayor a 70%; esto con un área de amortiguamiento mínima de 40 m. Una vez identificadas las zonas de evaluación (superficies resultantes de la selección anterior), se ubicaron los árboles adultos reproductivos de *Dipteryx* a los que se les realizó la medición de regeneración. En los dos fragmentos de bosque este procedimiento de exclusión fue realizado en las áreas de aprovechamiento, definidas por los planes de manejo de FUNDECOR. Para ello se utilizó como guía los mapas, censos e inventarios forestales de la fundación. En el bosque continuo, este proceso se llevó a cabo en sectores con suelos aluviales (tipo de suelo que favorece el crecimiento de la especie de estudio). La discriminación de zonas en La Selva fue realizada mediante recorridos de campo, utilizando los mapas de la zona e información de parcelas permanentes de otros estudios efectuados en el área.

Los criterios de selección de las zonas de evaluación en los tres sitios de estudio, se fundamentaron en los siguientes supuestos excluyentes:

- a. En las zonas bajo efecto de borde, así como en los ecotonos existen condiciones que modifican los patrones de desarrollo y regeneración de las especies forestales en general (ver Saunders *et al.* 1991, Lida y Nakashizuka 1995, Murcia 1995, Kapos *et al.* 1997, Laurance 1997, Turton y Freiburger 1997, Forero 2001, Brokaw 2002, Kattan 2002).
- b. En las áreas con drenajes muy pobres se presentan características que alteran los procesos de regeneración. Períodos prolongados de inundación o anegamiento podrían tener efectos perniciosos en el reclutamiento de las especies forestales (Whitmore 1998, Wadsworth 2000, Clark 2002).
- c. En las áreas con grandes aperturas de dosel, el desarrollo de la regeneración es diferente al que se da en condiciones de menor entrada de luz. De tal manera, las especies reaccionan en su crecimiento y reclutamiento de forma diferencial, de acuerdo con los porcentajes de luminosidad que reciben (Fetcher *et al.* 1987, Sork 1987, Cabrelli 1992, Chazdon y Montgomery 2002, Hogan y Machado 2002, Sánchez 2002).

3.2.2 Ubicación de los árboles reproductivos

Con el propósito de evaluar el proceso de regeneración de *Dipteryx*, posiblemente vulnerable a la fragmentación, en una representación de bosque continuo y dos fragmentos de bosque se identificaron dentro de ambos

contextos, árboles adultos en edad reproductiva (progenitores). En este punto se consideraron individuos reproductivos los árboles que presentaran en sus alrededores inmediatos rastros de frutos y plántulas de la especie. Dentro de las zonas de evaluación, se consideraron árboles progenitores aquellos que cumplieran con las siguientes condiciones: a) tener un diámetro medido a 1,30 m del suelo mayor a 40 cm, b) encontrarse a más de 80 m de distancia de tocones (parte inferior del tronco de un árbol que previamente fue cortado en un proceso de aprovechamiento forestal) u otro coespecífico reproductivo y c) estar ubicado a más de 40 m de ríos, quebradas, claros, caminos, bordes de las fincas, pantanos o zonas anegadas. De esta manera, se disminuye la incertidumbre de evaluar regeneración que no le pertenece al individuo adulto. En esta metodología se asume que la probabilidad de encontrar propágulos que no se relacionan genéticamente con el árbol evaluado disminuye, debido a que se evalúa un área similar a la lluvia de semillas. Este proceso de selección de los árboles progenitores a medir, permitió obtener un grupo de individuos para cada sitio de estudio. En los tres sitios de estudio el número de individuos a evaluar fue determinado utilizando mapas de inventarios forestales en el caso de los fragmentos e información proporcionada por investigaciones realizadas en la Estación Biológica La Selva. Mediante una labor inicial de análisis de escritorio, los mapas de los tres sitios fueron evaluados para determinar y ubicar todos aquellos árboles de *Dipteryx* que cumplieran inicialmente las condiciones para ser evaluados (descritas anteriormente). En los mapas de los tres sitios se realizaron mediciones a escala para establecer las distancias a otros árboles y tocones coespecíficos, bordes de fincas, quebradas, caminos, entre otros. Este proceso de ubicación permitió discriminar de manera previa el número preliminar de individuos que posiblemente se podían evaluar en cada sitio. Posteriormente, se realizó en el campo una verificación de cada uno de los árboles, para establecer en condiciones reales la posibilidad de que fueran medidos. El número total de árboles evaluados en esta investigación fue de 28, la distribución por sitio se presenta en el cuadro 3.

En el campo, a cada árbol progenitor se le midió el diámetro a 1,30 m del suelo y la altura total aproximada. Para la medición del diámetro se utilizó una cinta diamétrica flexible de 10 m de longitud, con la cual se rodeó el fuste, evitando lianas o epífitas, a una altura de 1,30 m del suelo o por encima de las gambas. En los casos en que el árbol se encontraba en un terreno con pendiente, el observador se ubicó en la parte alta de la pendiente, realizando la lectura de la cinta desde ese puesto. La altura total de los árboles se midió usando un hipsómetro de marca Suunto, con escalas para medición a 15 y 20 m de la base del árbol. Para determinar la altura, el observador se ubicó a 15 ó 20 m de la base del árbol (según la visibilidad y la pendiente del terreno) desde donde se realizaron dos lecturas, una en la base del árbol y otra al final de la copa. La altura total se calculó restando los valores obtenidos en estas lecturas.

Cuadro 3. Número de árboles adultos de *Dipteryx* (mayores a 40 cm de diámetro) evaluados en los sitios de estudio del proyecto “Regeneración natural de *Dipteryx panamensis* en fragmentados de bosque, Sarapiquí, Costa Rica”.

Sitio de estudio	<i>Dipteryx</i> (adultos/bosque)
Starke	8
Rojomaca	8
La Selva	12

3.2.3 Estudio piloto y entrenamiento para la identificación de la regeneración

Con la finalidad de identificar posibles limitaciones en la metodología planteada para el presente proyecto de investigación se realizó un estudio piloto. Para este se efectuaron varias visitas de campo entre marzo del 2005 y setiembre del 2006 a La Selva y el fragmento de bosque Starke. Estas giras permitieron evaluar preliminarmente seis árboles de *Dipteryx* en Starke y uno en La Selva.

Inicialmente, se aplicó una metodología de medición de la regeneración en cuatro franjas de 40 m de largo y dos metros de ancho, en el sentido de los cuatro puntos cardinales, iniciando cada una en el árbol progenitor. Este procedimiento abarca un porcentaje de medición de un 6,36% de un área circular de 40 m de radio con centro en el árbol progenitor. Dicho porcentaje de muestreo de regeneración no dio los resultados esperados, ya que los conteos en su mayoría no superaban cinco individuos de regeneración por árbol adulto reproductivo. Posteriormente se aplicó de manera comparativa la metodología de parcelas triangulares de muestreo, propuesta en el apartado 3.2.4, a cinco de los árboles de *Dipteryx* ya evaluados en el fragmento Starke.

Los resultados fueron contrastantes, el número de regeneración encontrada con la metodología de parcelas triangulares fue mayor. Esto probablemente ocurrió debido a que el área evaluada con franjas fue reducida y a que la forma rectangular angosta de las parcelas, en comparación con la de los triángulos de muestreo, posiblemente abarca en un área menor un gradiente de microhábitas limitado. Ambas metodologías abarcan una distancia de hasta 40 m de la base del árbol progenitor, esta distancia fue determinada con base en estudios realizados de dispersión de semillas, el tamaño promedio de las copas de *Dipteryx* y el comportamiento de sus dispersores, especialmente *Dasyprocta punctata*; que en conjunto determinan el área que aproximadamente cubre la lluvia de semillas de la especie de estudio (Smythe 1991, Arias-Le Claire 2000, Quesada 2007 com. pers., Clark y Clark 2008 com. pers.). Además, el triángulo de regeneración posee una forma semejante al posible círculo que se espera se produzca con la lluvia de semillas y permite un aumento en el área a evaluar conforme se reduce la probabilidad de encontrar regeneración en las zonas alejadas del árbol progenitor. Con

este arreglo espacial metodológico se asume que la regeneración encontrada en los conos de regeneración pertenece en su gran mayoría al árbol reproductivo evaluado. Adicionalmente, el estudio piloto permitió calcular el posible tiempo de trabajo en ubicación y medición de árboles adultos, así como la evaluación y toma de datos de la regeneración. De manera paralela, se logró observar en el campo el comportamiento de la especie en cuanto a su distribución espacial, la cual se ve altamente determinada por el tipo de suelo. Claramente se comprobó, tal y como lo señala la literatura, que *Dipteryx* crece únicamente en suelos aluviales, lo cual descartó la posibilidad de realizar alguna evaluación de tipo de suelo en el que se encontraban los árboles adultos evaluados y que pudieran tener alguna influencia sobre los resultados de esta investigación. En este sentido, se asume que al encontrarse árboles adultos reproductivos en una zona determinada, existen las condiciones edáficas para que la regeneración se establezca. Finalmente, producto de este estudio piloto y conversaciones con los funcionarios de FUNDECOR, se descartaron otras especies posibles a estudiar, las cuales poseen alta densidades de individuos, distancias entre coespecíficos reproductivos menores a 40 m, dificultades en la identificación de la regeneración en el campo y fenologías anuales que limitan las épocas del año en las que se podrían realizar las evaluaciones. Igualmente se pudo descartar posibles sitios que no presentaban individuos de la especie *Dipteryx*.

Para la identificación de la regeneración de *Dipteryx* se realizó un entrenamiento con la ayuda de especialistas en dendrología. Para esto se efectuaron inspecciones en diferentes bosques de la zona y el Vivero propiedad del Ing. Juan Hernández, ubicado en Horquetas de Sarapiquí. En estas visitas se realizó un estudio de las plántulas de *Dipteryx*, se tomaron fotografías y anotaron las características más importantes para su identificación. Finalmente se elaboró una colección de referencia con fotografías de la regeneración en condiciones de campo y de vivero.

3.2.4 Método para la medición de la regeneración

Una vez ubicados e identificados los árboles progenitores de *Dipteryx* en cada uno de los sitios de estudio, a partir de cada individuo se establecieron cuatro parcelas no permanentes con forma de triángulo isósceles. Estas parcelas triangulares poseían 40 m de altura y 16 m de base, cada una orientada hacia los cuatro puntos cardinales, fijando el vértice opuesto a la base de cada triángulo en el árbol progenitor. El establecimiento de cada parcela se realizó utilizando brújula y tres cuerdas de 40 m de largo cada una. Este proceso de montaje de las parcelas inició con el trazado de la altura de cada triángulo. En este sentido se fijó el rumbo o azimut a seguir (norte, este, sur y oeste en el caso respectivo y en ese orden), para luego extender en esa dirección una de las cuerdas de 40 m de longitud, que al final se fijó a una estaca. Una vez ubicado el final de esa línea central o altura de la parcela triangular, se determinó la dirección y ubicación de los lados del triángulo. Para esto se

situaron (utilizando brújula y cinta métrica), a partir del punto final de la línea central, dos puntos localizados a una distancia de 8 m a cada lado y con un ángulo de 90°. En cada punto se fijó (en una estaca), una cuerda de 40 m. Una vez fijada cada cuerda, se extendieron siguiendo una línea recta en la dirección en que se encontraba el árbol progenitor. Cuando cada una de las cuerdas alcanzaba los 40 m de longitud y se llegaba al árbol adulto, se fijaba en otra estaca. De este modo se tenía una parcela en forma de triángulo isósceles (40 m de lado) dividida en dos mitades. Cada uno de los triángulos o parcelas de medición se estableció de la misma manera, hasta completar los cuatro triángulos que cubrían los puntos cardinales en cada árbol progenitor de *Dipteryx*. El proceso de montaje de las parcelas requirió de la participación de al menos dos personas. La figura 7 muestra un diagrama de la ubicación y distribución de las parcelas de medición de la regeneración.

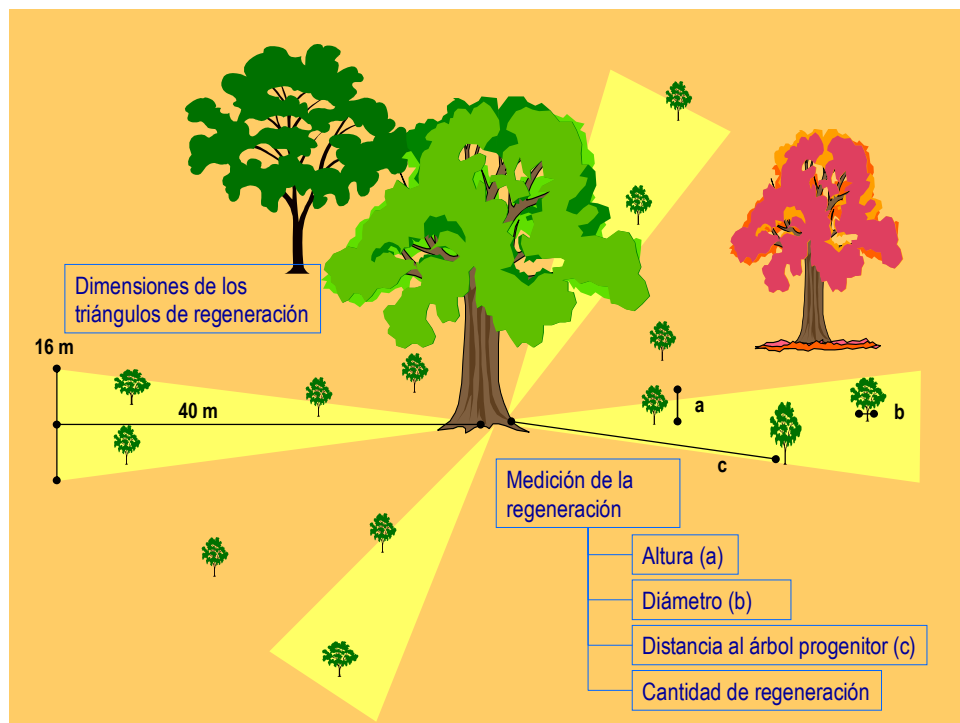


Figura 7. Ubicación y distribución de las parcelas no permanentes en forma de triángulo para medir la regeneración en cada árbol progenitor.

Para medir la regeneración de *Dipteryx* dentro de las parcelas triangulares, se realizó en cada mitad de la parcela un recorrido en forma de zic zac, con la finalidad de ubicar e identificar la regeneración coespecífica perteneciente a las siguientes categorías: a) plántulas (semillas germinadas con cotiledones extendidos hasta 0,30 m de altura), b) brinzales (altura entre 0,30 m y 1,5 m), c) latizales bajos (altura mayor a 1,5 m y hasta 4,9 cm de diámetro medido a 1,30 m del suelo) y d) latizales altos (diámetro medido a 1,30 m del suelo entre 5 cm y 9,9 cm), (categorías descritas por Zamora y Quirós 2000). Para obtener la relación juvenil:adulto en fragmentos y

bosque continuo se contaron los individuos encontrados de cada categoría de regeneración y a cada uno se le midió el diámetro (utilizando un pie de rey o vernier, en el caso de plántulas y brinzales se midió debajo de la cicatriz de los cotiledones o a un tercio de la altura del tallo, en el caso de latizales bajos y altos a una altura de 1,30 m del suelo), la altura (midiendo desde el suelo hasta la base del peciolo) y la distancia en línea recta al árbol progenitor (para la medición de estas dos últimas variables se empleó una cinta métrica). Este proceso de medición se realizó mediante la participación de dos personas, las cuales poseían destrezas para identificar dendrológicamente la regeneración de la especie y tener el cuidado de no dañar o pisotear la regeneración presente en cada sitio de estudio.

La forma, diseño, distribución y área que cubren las cuatro parcelas triangulares de regeneración evalúa un 25% de la superficie de un círculo de 40 m de radio, que según la literatura analizada son las dimensiones aproximadas de la lluvia de semillas de cada árbol progenitor de *Dipteryx*. Este procedimiento de evaluación se fundamentó en el supuesto de que se espera con una mayor probabilidad encontrar regeneración perteneciente a un árbol reproductivo en un radio definido a su alrededor. El cual, para la especie de estudio se estimó en unos 40 m (ver Howe y Smallwood 1982, revisión sobre la ecología de la dispersión de semillas; Augspurger 1984, relación entre distancias de dispersión y supervivencia de plántulas en árboles de Barro Colorado, Panamá; Howe *et al.* 1985, número de semillas y plántulas con respecto al árbol progenitor para *Virola surinamensis* en la Isla Barro Colorado, Panamá; Forget 1990, dispersión de semillas para *Vouacapoua americana* en la Guinea Francesa; Medellín 1994, distancias de dispersión de semillas de *Cecropia obtusifolia* en Selva Lacandona, México; Cintra y Horna 1997, sobrevivencia de semillas y plántulas de una palma y *Dipteryx micrantha* en la Amazonia del Perú; Forget y Sabatier 1997, distancia de plántulas al adulto más cercano en *Virola* sp. en la Guinea Francesa; Arias-Le Claire 2000, distancias de dispersión para *D. panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques de la región de Sarapiquí). Adicionalmente, en este estudio se asumió que la regeneración (principalmente las categorías de plántula y brinjal) ocurrió posterior al proceso de aislamiento y fragmentación de los bosques evaluados, que según Butterfield (1994) inició en la década de los años 50 (ver Harrington *et al.* 1997, información para árboles de semilla grande en fragmentos de bosque australianos).

El proceso de recolección de la información de campo se realizó en periodos sincronizados según la fenología de la especie (ver sección 2.9 Especie de estudio: *Dipteryx panamensis*). Finalmente, con los datos obtenidos se calculó la relación juvenil:adulto (como un indicador de tasas de regeneración post-fragmentación) tanto en la representación del bosque continuo como en los fragmentos de bosque, los valores obtenidos en cada sitio fueron comparados. Además, se analizaron las posibles asociaciones entre las variables de la regeneración (diámetro, altura y distancia al árbol progenitor) y las del árbol parental (diámetro y altura total). Los datos se

valoraron mediante Correlación de Pearson y Análisis de Varianza (ANDEVA), que indicó las posibles diferencias entre bosque continuo y fragmentos de bosque, así como posibles asiciaciones entre variables. Para ello se utilizó un nivel de significancia del 5% en todas las pruebas estadísticas realizadas.

3.2.5 Otras variables medidas dentro de las parcelas triangulares

Como parte de la evaluación, tanto en la representación de bosque continuo como en los fragmentos se midieron tres variables que podían tener influencia en el proceso de regeneración de *Dipteryx*: a) pendiente del terreno, b) porcentaje de apertura de dosel y c) competencia entre individuos adultos.

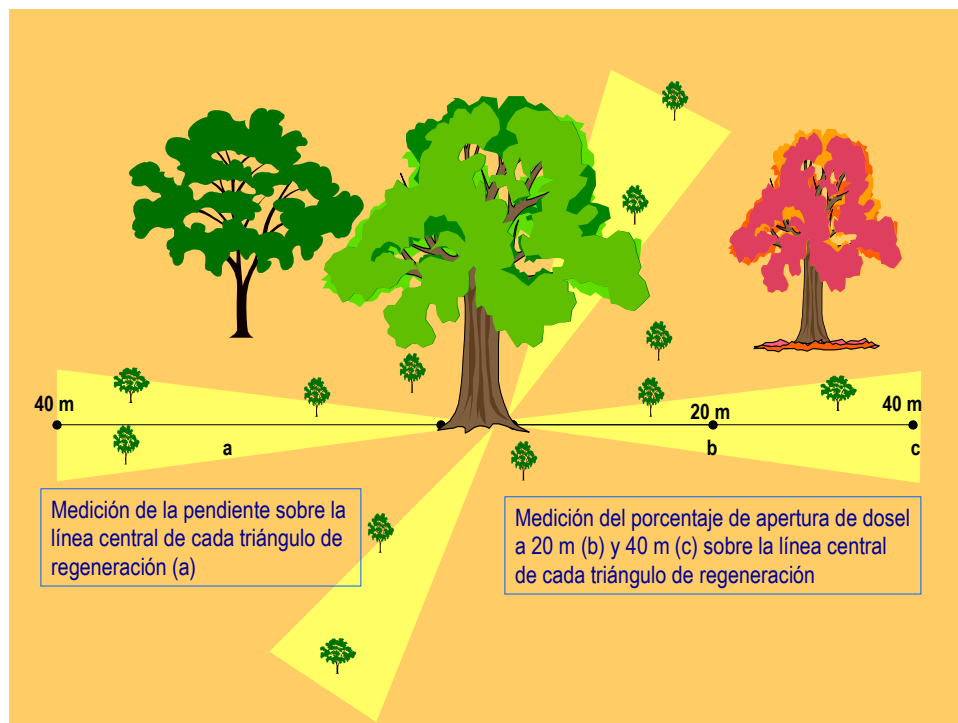


Figura 8. Ubicación y distribución de los puntos de medición de pendiente y porcentaje de apertura del dosel en las parcelas triangulares de regeneración.

La medición de la pendiente se realizó mediante una lectura con clinómetro en el sentido de la altura de cada parcela triangular para evaluar la regeneración, se obtuvieron cuatro mediciones para cada árbol progenitor. El porcentaje de cobertura del dosel (como indicador de la luminosidad que ingresa al sotobosque), se midió con un densímetro esférico convexo-tipo A. Con este instrumento se realizaron dos mediciones puntuales, una a 20 m y otra a 40 m sobre la altura de cada parcela triangular de regeneración, para un total de ocho observaciones en

cada árbol progenitor. En la Figura 8 se muestra la ubicación y distribución de los puntos de medición de pendiente y porcentaje de apertura del dosel.

Finalmente, la competencia interespecífica, entre el árbol progenitor y otros individuos cercanos, se midió en una parcela circular de 20 m de radio con centro en el árbol parental. Esta parcela se seccionó en cuadrantes (noreste, sureste, suroeste y noroeste, en ese orden de medición), utilizando como referencia los puntos cardinales ya marcados en las parcelas de regeneración. Dichos cuadrantes a su vez se dividieron en dos (con una cuerda de 20 m ubicada a 45° de los puntos cardinales) y dentro de estos se ubicaron todos los árboles con diámetro medido a 1,30 m del suelo ≥ 20 cm. A estos individuos se les midió el diámetro y la distancia al centro de la parcela. Los datos fueron incluidos en un índice de competencia para cada árbol progenitor, el cual se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$I = \left(\frac{1}{g_i} \right) * \sum \left(\frac{g_j}{D_{ij}} \right)$$

(modificado de Esquivel 2004)

Donde,

I: indica la competencia a la que se encuentra sometido el *i*ésimo árbol del área de medición.

g_i: área basal del árbol en evaluación (dm²).

g_j: área basal del *j*ésimo árbol que se encuentra en un radio de 20 m (dm²).

D_{ij}: distancia entre el árbol *i* y el árbol *j* (m).

El proceso de montaje de las parcelas circulares para medir la competencia se realizó entre dos personas. Los datos de pendiente, porcentaje de apertura de dosel y competencia se tomaron al mismo tiempo que los de regeneración. La información se utilizó para analizar las posibles asociaciones entre estas variables y las medidas a la regeneración (diámetro, altura y distancia al árbol progenitor), mediante pruebas de Correlación de Pearson con una significancia estadística de 5%. La figura 9 muestra la distribución de los cuadrantes de competencia entre individuos adultos para cada árbol progenitor.

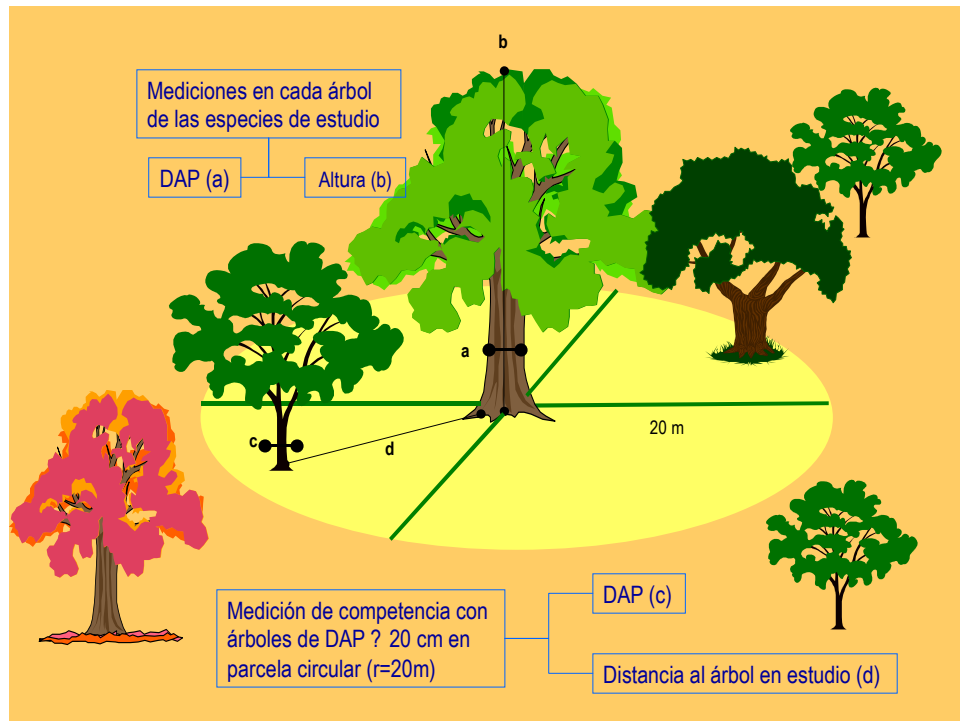


Figura 9. Ubicación y distribución de los cuadrantes de medición de competencia entre individuos adultos en cada árbol progenitor.

3.2.6 Evaluación de las comunidades de mamíferos medianos y grandes

En los tres bosques de estudio se evaluaron las comunidades de mamíferos medianos (1-10 kg) y grandes (>10 kg), con el propósito de evaluar el posible grado de defaunación. Se establecieron comparaciones de la composición de especies de mamíferos, según gremios tróficos y su peso corporal entre los fragmentos de bosque bajo manejo forestal (Starke y Rojomaca) y el bosque bajo conservación de la Estación Biológica La Selva. En cada sitio se evaluó (entre las 0500 y 1100 horas y entre las 1400 y 1700 horas, con una frecuencia mensual), un transecto no lineal de aproximadamente 1,5 km de longitud y ancho variable, ubicado sobre senderos preestablecidos dentro del bosque. Se utilizó el método de observación directa e identificación de indicios en transectos de ancho variable (propuesta por Aranda 2000).

En cada transecto, dos personas recorrieron lentamente el sendero, cubriendo un ancho de observación variable determinado por un estimado de la distancia a la que se observó cada animal o distancia de avistamiento. En las caminatas se realizaron conteos tanto de indicios (huellas, excretas, aullidos escuchados) como de las observaciones directas de mamíferos medianos y grandes (figura 10). Las huellas se identificaron con el apoyo de moldes de yeso y patrones de identificación, las excretas se evaluaron en el sitio y se observaron rastros de

alimento que indicaban la especie de mamífero a la cual pertenecían. En los conteos sólo se consideraron los indicios que fueron identificados y asociados inequívocamente a una especie determinada de mamífero.

Las evaluaciones se realizaron sobre senderos que tenían una muy baja frecuencia de visitación. El sendero utilizado en La Selva es usado para fines científicos primordialmente y no turísticos. En el caso de los senderos de los fragmentos, eran viejas trochas de maderero abandonadas, en las cuales quizás esporádicamente hayan ingresado "monteadores- cazadores", lo cual es un indicio importante. Los conteos de indicios se realizaron conforme se avanzaba sobre el sendero y se intentó hacer la menor cantidad de ruido para aumentar la probabilidad de observar animales; igualmente, al realizar las evaluaciones el pisoteo de los observadores no afectó la medición. La evaluación de cada transecto tomó un tiempo aproximado de 2 horas en cada sitio. En estos conteos de mamíferos el esfuerzo de muestreo para cada bosque fue de un acumulado de 30 km y aproximadamente 40 horas de evaluación en total. El proceso de recolección de información se realizó mes a mes desde noviembre del 2005 hasta junio del 2007.

Los mamíferos observados y los indicios encontrados se identificaron utilizando las guías de mamíferos Reid (1997) y Aranda (2000). Para el análisis de la información se comparó la abundancia relativa de los indicios y las observaciones directas (indicios u observaciones de cada especie/kilómetro recorrido) en los tres bosques. Adicionalmente, se comparó la composición por gremios tróficos y categorías de peso corporal, al igual que la similitud en los arreglos de especies en los sitios de estudio. Para el análisis estadístico de los datos se aplicó un Análisis de Varianza no paramétrico de dos vías (Prueba Friedman) y una prueba de hipótesis Chi Cuadrado Acumulado (Prueba G), ambas con 5% de significancia.

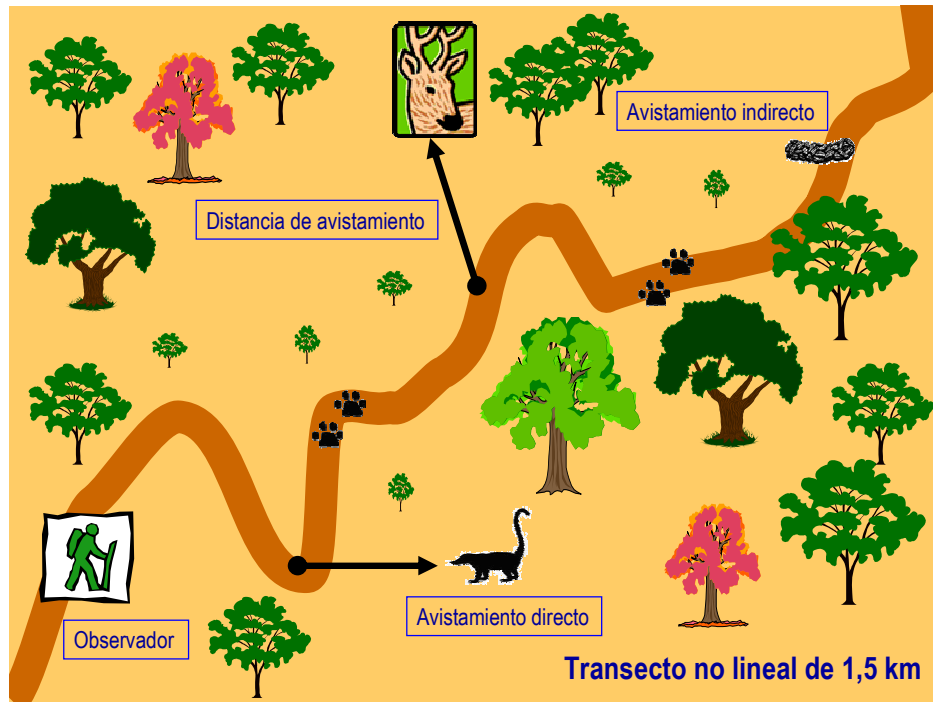


Figura 10. Ilustración del método de observación directa e identificación de indicios de mamíferos en transectos no lineales (1,5 km de longitud) de ancho variable.

4. Resultados

4.1 Relación juvenil:adulto y número de propágulos de *Dipteryx panamensis*

En los bosques de estudio se evaluaron 28 árboles de *Dipteryx* (ocho en cada fragmento de bosque y 12 en la representación de bosque continuo), en los cuales se encontró un total de 314 propágulos dentro de las parcelas triangulares de muestreo. Se contaron 72 propágulos (plántulas, brinzales y latizales) en el fragmento Starke, 147 en Rojomaca y 95 en La Selva. El número promedio de propágulos por árbol (figura 11) en Starke fue de $9,000 \pm 3,174$, en Rojomaca de $18,375 \pm 10,447$ y en La Selva de $7,917 \pm 1,990$ (promedio \pm error estándar); estas diferencias no fueron significativas ($F=1,01$; $2/27$ g.l.; $p>0,05$).

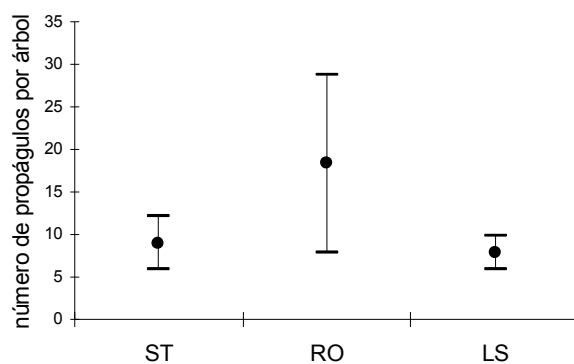


Figura 11. Número promedio (\pm error estándar) de propágulos por árbol de *Dipteryx panamensis* para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

La regeneración de *Dipteryx* presentó en Starke un promedio de $4,594 \pm 1,766$ propágulos por parcela triangular, en Rojomaca el promedio fue de $2,250 \pm 0,502$ y en La Selva de $2,000 \pm 0,388$ (figura 12). Estos valores no presentaron diferencias significativas ($F=0,131$; $2/111$ g.l.; $p>0,05$), igualmente no se encontraron diferencias al analizar los valores promedio de propágulos para cada triángulo de muestreo ($F=0,355$; $3/111$ g.l.; $p>0,05$), ni evaluando el factor de combinación triángulo de muestreo por sitio de estudio ($F=0,686$; $6/111$ g.l.; $p>0,05$).

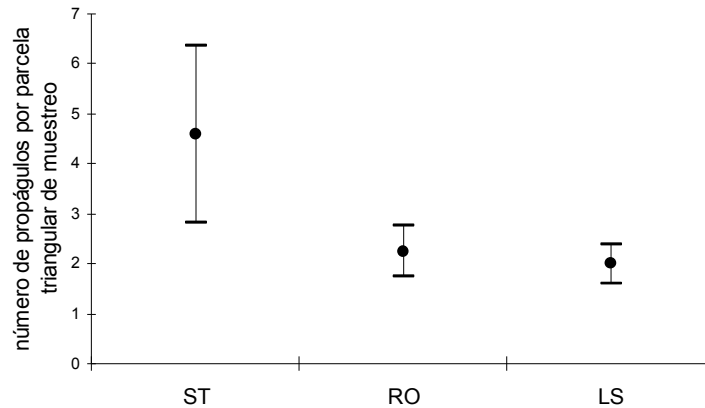


Figura 12. Número promedio (\pm error estándar) de propágulos de *Dipteryx panamensis* por parcela triangular de muestreo para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

Al agrupar la regeneración de *Dipteryx* en categorías de plántula (altura < 0,30 m), brinzal (0,30 m < altura < 1,50 m), latizal bajo (altura > 1,50 m y diámetro medido a 1,3 m del suelo < 4,9 cm) y latizal alto (5 cm < diámetro medido a 1,30 m del suelo < 9,9 cm), en el bosque de Starke se encontró un total de 20 plántulas, 40 brinzales y 12 latizales bajos; en Rojomaca se encontraron 108 plántulas, 34 brinzales, 3 latizales bajos y 2 latizales altos y en La Selva se ubicaron 74 plántulas y 21 brinzales. Starke presentó un promedio de $2,500 \pm 0,945$ plántulas por árbol, $5,000 \pm 1,592$ brinzales por árbol y $1,500 \pm 1,086$ latizales bajos por árbol. En Rojomaca el número promedio de plántulas fue de $13,500 \pm 10,114$, de brinzales $4,250 \pm 1,176$, de latizales bajos $0,375 \pm 0,375$ y de latizales altos $0,250 \pm 0,164$. Por su parte La Selva presentó un promedio de plántulas de $6,167 \pm 1,580$ y de brinzales de $1,750 \pm 0,579$ (figura 13).

Al comparar el número de propágulos por parcela triangular de evaluación en cada sitio, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios ($F=1,12$; $2/111$ g.l.; $p>0,05$), por el contrario, al comparar las categorías se encontraron diferencias altamente significativas ($F=4,72$; $3/111$ g.l.; $p<0,01$) y finalmente al evaluar el factor de interacción sitio y categoría no se encontraron diferencias significativas ($F=1,12$; $6/111$ g.l.; $p>0,05$). Mediante una prueba de comparación de medias Tukey HSD ($\alpha: 0,05$), se encontró que el número promedio de propágulos en la categoría de plántulas varía significativamente de la categoría de latizales bajos, pero no de la categoría de brinzales. Las categorías brinzales, latizales bajos y altos no presentaron diferencias estadísticas en el número promedio de propágulos.

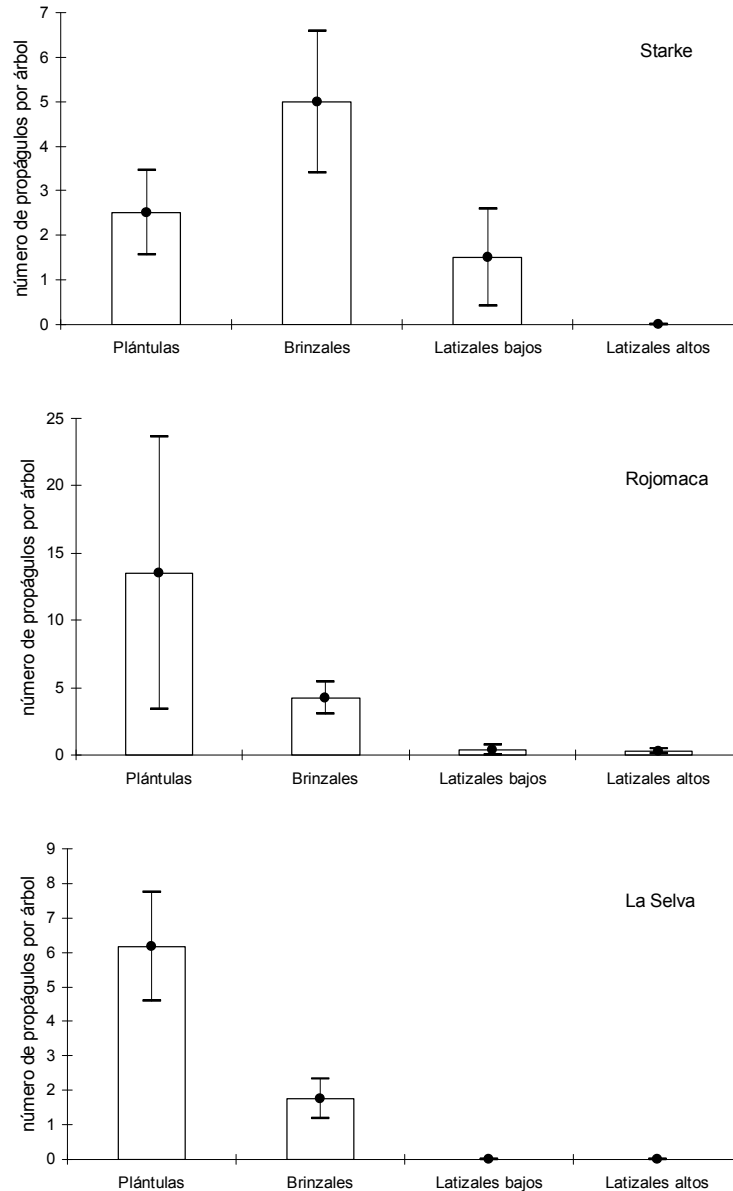


Figura 13. Número promedio (\pm error estándar) de propágulos de *Dipteryx panamensis* por árbol según categorías de regeneración (plántula altura<0,30m; brinzal 0,30m<altura<1,50m; latizal bajo altura>1,50m y diámetro a 1,30m<4,9cm y latizal alto 5cm<diámetro a 1,30m<9,9cm), para los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca, así como la Estación Biológica La Selva, 2008.

En general, la proporción juvenil:adulto o regeneración per capita para los árboles de *Dipteryx* evaluados (determinada por la relación número de propágulos/total de adultos evaluados por sitio), fue en el bosque de Starke de 9:1, en Rojomaca de 18:1 y La Selva de 8:1, para una proporción total de 11:1 en todos los sitios. En el cuadro 4 se observa la razón juvenil:adulto para cada una de las categorías de regeneración en los tres bosques

de estudio. Se denota como en Rojomaca se presenta una alta relación de plántulas por árbol adulto en contraste con la menor razón en Starke. En la categoría de brinzales las razones más altas se presentaron en Starke y Rojomaca. En el caso de los latizales, presentes solamente en los fragmentos de bosque, se encontró una mayor proporción de latizales bajos por árbol en Starke y de latizales altos en Rojomaca (único sitio con individuos en esta categoría).

Cuadro 4. Regeneración per capita (razón juvenil:adulto) de *Dipteryx panamensis* según categorías de tamaño de los propágulos, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica, 2008.

Categorías de regeneración	Starke	Rojomaca	La Selva
Plántulas	2:1	13:1	6:1
Brinzales	5:1	4:1	2:1
Latizales bajos	1:1	0,4:1	0:1
Latizales altos	0:1	0,2:1	0:1

Los árboles parentales de Starke presentaron un diámetro promedio (medido a 1,30 m del suelo) de $84,888 \pm 6,184$ cm, los de Rojomaca de $72,938 \pm 11,351$ cm y los de La Selva de $100,790 \pm 13,139$ cm; sin embargo, no se diferenciaron significativamente ($F=1,50$; $2/27$ g.l.; $p>0,05$). Igualmente, la altura promedio de los árboles progenitores no varió significativamente entre los sitios (ST: $39,125 \pm 2,072$ m; RO: $32,375 \pm 1,511$ m; LS: $36,833 \pm 1,858$ m; $F=2,89$; $2/27$ g.l.; $p>0,05$). El índice de competencia interespecífica por árbol reproductivo fue similar entre los sitios evaluados (ST: $0,725 \pm 0,116$; RO: $0,867 \pm 0,195$; LS: $0,478 \pm 0,121$; $F=2,02$; $2/27$ g.l.; $p>0,05$).

En general, se encontró que el número de regeneración por árbol se correlaciona positivamente con el diámetro del árbol progenitor (Coeficiente de Pearson: $0,444$, $n=28$, $p<0,05$, $r^2=0,1967$; figura 14). Se puede decir que alrededor del 20 % de las variaciones en el número de regeneración se explican por variaciones en el diámetro del árbol. En el caso del índice de competencia, este se correlacionó negativamente con el número de propágulos por árbol de manera estadísticamente marginal (Pearson: $-0,373$, $n=28$, $p \approx 0,05$, $r^2=0,1790$; figura 15). Se puede decir que poco menos del 20 % de las variaciones en el número de regeneración se explican por variaciones en el índice de competencia. En contraste, no se encontró una correlación entre la altura total del árbol parental y el número de regeneración por árbol (Pearson: $0,278$, $n=28$, $p>0,05$, $r^2=0,0774$; figura 16).

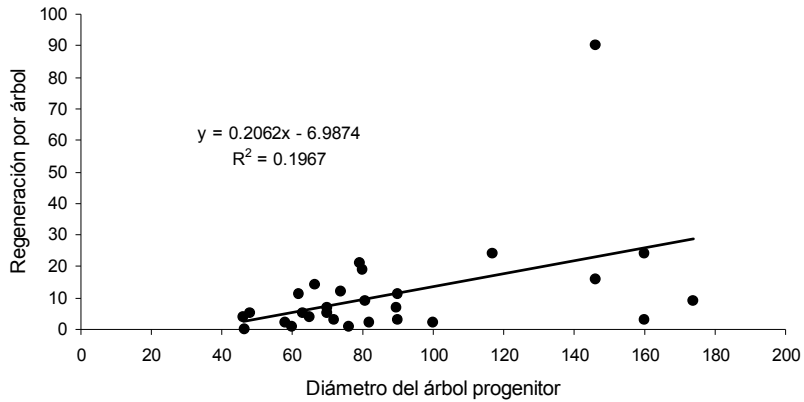


Figura 14. Gráfico de dispersión de datos para el número de regeneración por árbol y el diámetro del árbol progenitor de *Dipteryx panamensis* en los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008 (se muestra la ecuación de la recta de mejor ajuste).

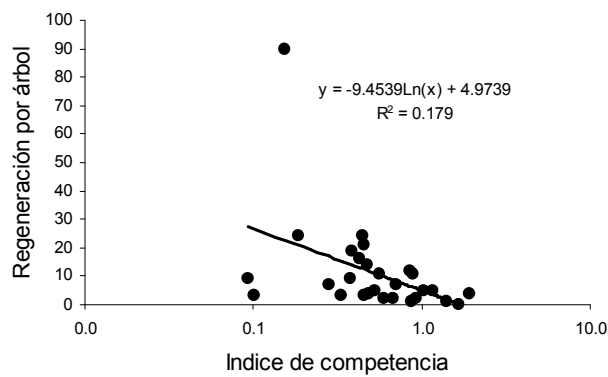


Figura 15. Gráfico de dispersión de datos para el número de regeneración por árbol y el índice de competencia de los árboles parentales de *Dipteryx panamensis* en los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008 (se muestra la ecuación de la recta de mejor ajuste).

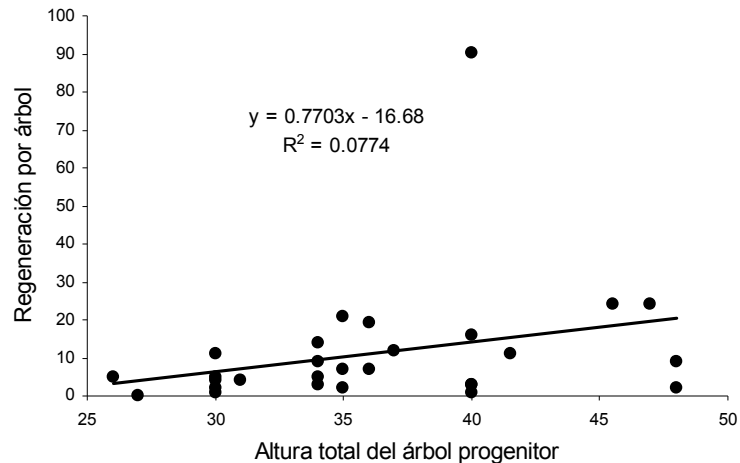


Figura 16. Gráfico de dispersión de datos para el número de regeneración por árbol y la altura total estimada de los árboles parentales de *Dipteryx panamensis* en los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008 (se muestra la ecuación de la recta de mejor ajuste).

4.2 Descripción de las variables de los propágulos de *Dipteryx panamensis* y su relación con las características de los árboles reproductivos

Para evaluar las dimensiones de los propágulos de *Dipteryx* se utilizaron las variables diámetro y altura, así como la distancia a la que se encontraban del árbol progenitor. Estas se relacionaron con las características de los árboles parentales, en cuanto a diámetro (medido a 1,30 m del suelo) y la altura total.

La regeneración de *Dipteryx* en Starke presentó un diámetro promedio de $0,593 \pm 0,052$ cm, en Rojomaca de $0,506 \pm 0,097$ cm y La Selva $0,373 \pm 0,001$ (figura 17); estos valores no mostraron diferencias significativas ($F=1,51$; $2/313$ g.l.; $p>0,05$). En el caso de la altura de la regeneración, se encontraron diferencias altamente significativas entre los sitios (ST: $0,824 \pm 0,109$ m; RO: $0,492 \pm 0,092$ m; LS: $0,282 \pm 0,013$; $F=7,72$; $2/313$ g.l.; $p<0,001$, figura 18). Mediante una prueba de comparación de medias (Tukey HSD, $\alpha: 0,05$) se determinó que las alturas promedio de los propágulos encontrados en el fragmento de bosque Starke, son significativamente más grandes que las alturas encontradas en Rojomaca y La Selva. Por otro lado, la variable distancia promedio de la regeneración al árbol progenitor presentó diferencias altamente significativas entre los sitios (ST: $13,391 \pm 1,069$ m; RO: $11,178 \pm 0,774$ m; LS: $17,118 \pm 1,166$ m; $F=10,27$; $2/313$ g.l.; $p<0,001$, figura 19). Los propágulos de La Selva se encontraron a mayores distancias de los árboles progenitores, en contraste con los de los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca (según la prueba de comparación de medias Tukey HSD, $\alpha: 0,05$). De igual manera, al analizar las categorías de regeneración de *Dipteryx*, según la distancia promedio a la que se ubican

respecto al árbol progenitor, se encontraron diferencias altamente significativas (plántulas: $12,69 \pm 0,776$; brinzales: $16,182 \pm 1,020$; latizales bajos: $12,092 \pm 2,635$; latizales altos: $28,022 \pm 6,981$; $F=4,10$; $3/313$ g.l.; $p < 0,01$). Los latizales altos y los brinzales presentaron en promedio las mayores distancias respecto al árbol progenitor (según la prueba de comparación de medias Tukey HSD, $\alpha: 0,05$). En el cuadro 5 se presenta la distancia respecto al árbol progenitor según las categorías de regeneración en los tres sitios de estudios (se indica el promedio \pm error estándar y número de propágulos por categoría).

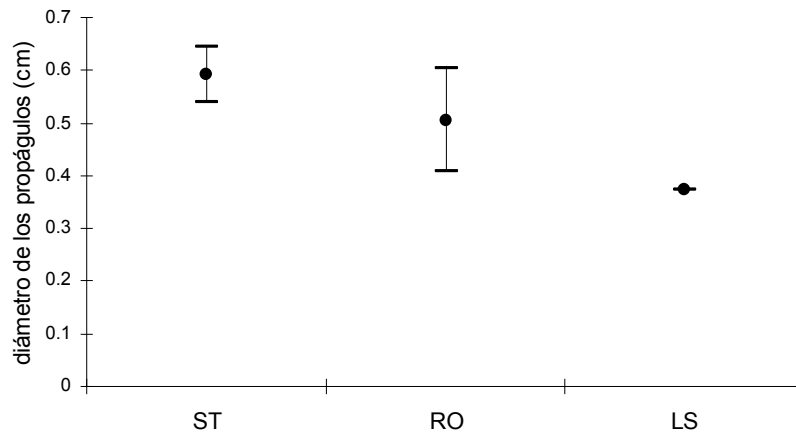


Figura 17. Diámetro promedio (\pm error estándar) de los propágulos de *Dipteryx panamensis* para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

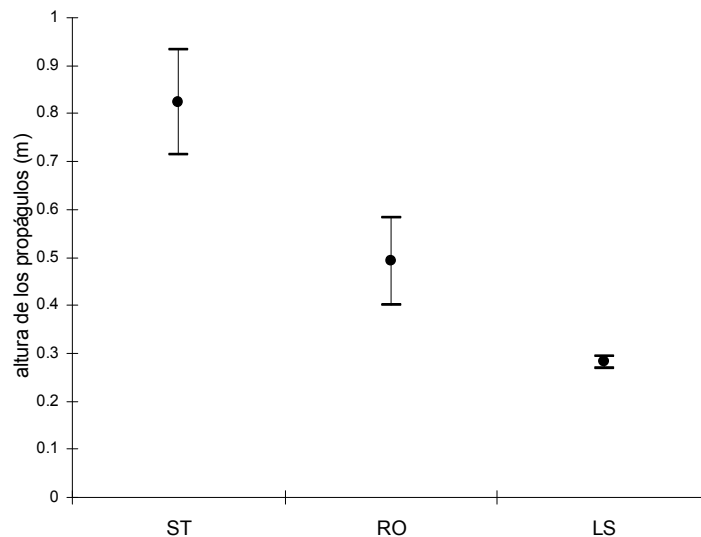


Figura 18. Altura promedio (\pm error estándar) de los propágulos de *Dipteryx panamensis* para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

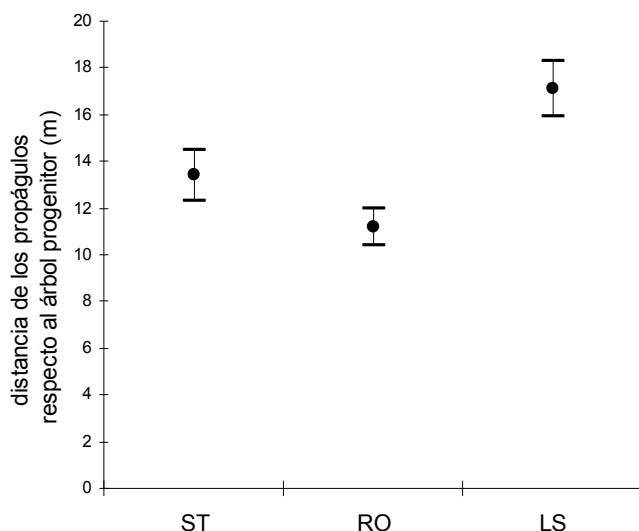


Figura 19. Distancia promedio (\pm error estándar) de los propágulos de *Dipteryx panamensis* respecto al árbol progenitor para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

Cuadro 5. Distancia promedio ($\bar{y} \pm$ error estándar) de los propágulos de *Dipteryx panamensis* en relación con el árbol progenitor según las categorías de regeneración, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica (mediciones realizadas en metros), 2008.

Categorías de regeneración	Starke		Rojomaca		La Selva	
	n	$\bar{y} \pm es$	n	$\bar{y} \pm es$	n	$\bar{y} \pm es$
Plántulas	20	12,926 \pm 1,767	108	9,5079 \pm 0,743	74	16,947 \pm 1.354
Brinzales	40	14,459 \pm 1,373	34	15,658 \pm 2,059	21	17,722 \pm 2.301
Latizales bajos	12	10,605 \pm 3,451	3	10,967 \pm 2,167	0	--
Latizales altos	0	--	2	25,505 \pm 12,155	0	--

Por otra parte, se encontró una correlación negativa estadísticamente significativa entre el diámetro del árbol progenitor y el diámetro y la altura de la regeneración. De manera opuesta, no se identificó una correlación entre el diámetro del árbol adulto reproductivo y la distancia de la regeneración respecto al progenitor. Al correlacionar la altura del árbol adulto con la altura de la regeneración y la distancia a la que se encontraban los propágulos del progenitor, no se denotó una asociación estadísticamente significativa entre estas variables. De manera contrastante, se determinó una correlación negativa entre la altura del árbol parental y el diámetro de los propágulos. En el caso del índice de competencia, se observó que esta variable se relaciona significativamente con el diámetro, la altura de los propágulos y la distancia a la que estos se ubican respecto al árbol progenitor

(correlación positiva en todos los casos). Esta última variable (distancia al progenitor) se correlacionó positivamente con el diámetro de los propágulos, pero no así con la altura de los mismos (ver Cuadro 6).

Cuadro 6. Coeficientes de Correlación de Pearson y valores de significancia (p) para variables de la regeneración de *Dipteryx panamensis* (diámetro, altura y distancia respecto al árbol progenitor, n=314) y del árbol reproductivo (diámetro a 1,30 m del suelo, altura total e índice de competencia) de la misma especie en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica, 2008.

		Diámetro del árbol progenitor(a)	Altura del árbol progenitor(b)	Índice de competencia (c)	Distancia de la regeneración respecto al árbol progenitor(d)
Diámetro (cm) de la regeneración	Pearson (e)	-0,178	-0,107	0,174	0,121
	p (f)	0,002**	0,058	0,002**	0,032*
Altura (m) de la regeneración	Pearson	-0,181	-0,033	0,136	0,062
	p	0,001**	0,556	0,016*	0,275
Distancia (m) de la regeneración respecto al árbol progenitor	Pearson	-0,087	-0,077	0,164	--
	p	0,126	0,176	0,004**	--

(a) diámetro en centímetros medido a 1,30 m del suelo. (d) Distancia (metros) dentro de las parcelas triangulares.
(b) altura total estimada en metros (e) Coeficiente de Correlación de Pearson
(c) competencia a la que se encuentra sometido el árbol en un área de medición de 20m de radio (ver apartado 3.2.5) (f) p=0,05: · ; p<0,05:*; p<0,01:**; p<0,001:***

4.3 Porcentaje de pendiente del terreno y cobertura del dosel en las parcelas triangulares y su relación con las variables de los propágulos de *Dipteryx panamensis*

Los valores de cobertura de dosel (porcentaje) en las parcelas triangulares se analizaron separadamente para las mediciones realizadas a 20 m y a 40 m del árbol progenitor. En Starke la cobertura del dosel a 20 m del árbol progenitor, presentó un promedio de $87,813 \pm 0,702$ %. A esta misma distancia, en Rojomaca el porcentaje promedio de cobertura fue de $84,441 \pm 1,046$. En el caso de la representación de bosque continuo, a 20 m del árbol progenitor La Selva presentó un valor promedio de cobertura de $77,979 \pm 0,752$ % (figura 20). Entre los sitios se encontraron diferencias altamente significativas en cuanto al porcentaje de cobertura a 20 m del árbol progenitor ($F=39,85$; $2/111$ g.l.; $p<0,001$). De acuerdo con la prueba de comparación de medias (Tukey HSD, $\alpha: 0,05$), los tres promedios de cobertura son significativamente diferentes entre sí. El número promedio de propágulos por parcela de muestreo, encontrados entre los 0 m y 20 m del árbol progenitor, en Starke fue de $1,981 \pm 1,003$, en Rojomaca de $3,969 \pm 1,003$ y en La Selva de $1,333 \pm 0,819$. No obstante, estos valores no

presentaron diferencias significativas ($F=2,20$; $2/111$ g.l.; $p>0,05$). Al correlacionar el número de propágulos encontrados entre los 0 m y 20 m del árbol progenitor con el porcentaje de cobertura a 20 m, no se identificó una relación significativa (Pearson: $0,101$; $n=112$; $p>0,05$).

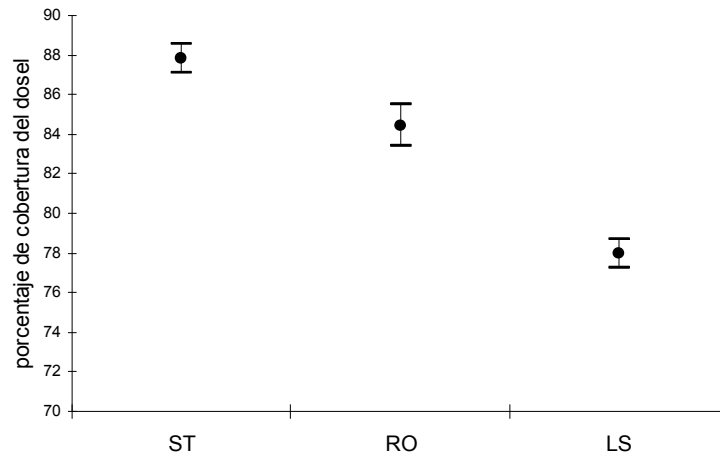


Figura 20. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de cobertura del dosel en las parcelas triangulares de muestreo a 20 m de distancia del árbol progenitor de *Dipteryx panamensis* para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

El promedio de cobertura del dosel a 40 m del árbol progenitor en Starke fue de $87,853 \pm 1,000\%$, en Rojomaca fue de $83,084 \pm 1,003\%$ y en La Selva de $77,445 \pm 0,819\%$ (figura 21). Estos valores presentaron diferencias altamente significativas ($F=33,10$; $2/111$ g.l.; $p<0,001$). Los promedios de cobertura del dosel a 40 m del árbol progenitor para cada uno de los sitios, son significativamente diferentes entre sí, según la prueba de comparación de medias (Tukey HSD, α : $0,05$). El número promedio de propágulos encontrados en los conos de regeneración entre los 20 m y los 40 m en Starke fue de $0,469 \pm 0,166$, en Rojomaca de $0,625 \pm 0,166$ y en La Selva de $0,646 \pm 0,136$. Estos valores no variaron estadísticamente entre los sitios ($F=0,37$; $2/111$ g.l.; $p>0,05$). Al correlacionar el porcentaje de cobertura a 40 m con el número de propágulos ubicados entre los 20 m y 40 m del árbol progenitor, no se estableció una relación estadísticamente significativa entre estas dos variables (Pearson: $-0,125$; $n=112$; $p>0,05$). La variable cobertura (medida a 20 m y 40 m del árbol progenitor) no presentó relación alguna con las dimensiones de los propágulos, pero sí se correlacionó negativamente con la distancia a la que se encontró la regeneración respecto al árbol parental (Pearson Cobertura-diámetro: $-0,072$ con $p>0,05$ y $n=314$; Pearson Cobertura-altura: $-0,051$ con $p>0,05$ y $n=314$; Pearson Cobertura-distancia al progenitor: $-0,202$ con $p<0,001$ y $n=314$).

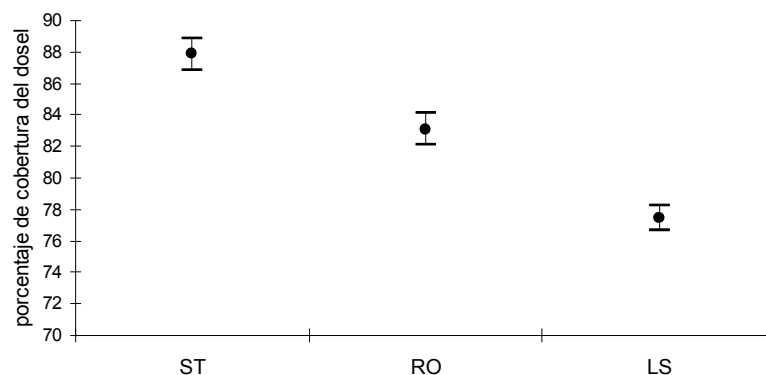


Figura 21. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de cobertura del dosel en las parcelas triangulares de muestreo a 40 m de distancia del árbol progenitor de *Dipteryx panamensis* para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

El porcentaje de pendiente del terreno en las parcelas triangulares de muestreo no presentó diferencias significativas entre los bosques evaluados (ST: $2,646 \pm 1,027$; RO: $4,833 \pm 1,027$; LS: $2,771 \pm 0,726$; $F=1,91$; $2/111$ g.l.; $p > 0,05$, figura 22). Al correlacionar el número de propágulos de *Dipteryx* encontrados en las parcelas triangulares de regeneración con la pendiente del terreno, se determinó que existe una relación positiva significativa estadísticamente entre estas variables (Pearson: $0,280$; $n=112$, $p < 0,01$). Igualmente, se observaron relaciones negativas estadísticamente significativas entre la pendiente del terreno y variables de la regeneración como el diámetro, la altura y la distancia al árbol progenitor (Pearson Pendiente-altura: $-0,180$ con $p < 0,01$ y $n=314$; Pearson Pendiente-diámetro: $-0,127$ con $p < 0,05$ y $n=314$; Pearson Pendiente-distancia al progenitor: $-0,186$ con $p < 0,001$ y $n=314$).

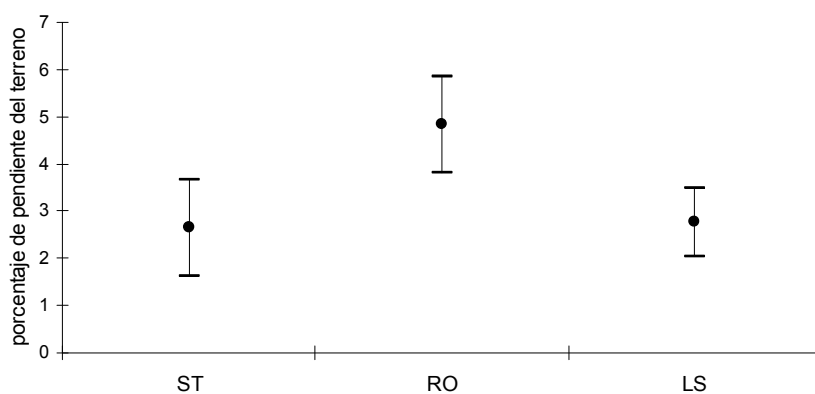


Figura 22. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de pendiente del terreno en las parcelas triangulares de muestreo de *Dipteryx panamensis* para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

4.4 Comunidades de mamíferos y el fenómeno de defaunación en el paisaje fragmentado de Sarapiquí

Los resultados obtenidos en los bosques de estudio comprenden un total de 20 muestreos llevados a cabo entre los meses de noviembre del 2005 y junio del 2007. En estas evaluaciones se avistaron directamente y localizaron indicios (huellas y excretas, principalmente) de 22 especies de mamíferos de mediano y gran tamaño (cuadro 7). En estas evaluaciones se acumuló aproximadamente el 45% de las especies de mamíferos no voladores esperadas para la zona (51 especies según Timm 1994).

En las evaluaciones de mamíferos en el bosque protegido de La Selva se registró un total de 18 especies, considerando observaciones directas e indirectas. Las especies más frecuentes en las observaciones directas e indirectas fueron *Pecari tajacu* (saíno), *Dasyprocta punctata* (guatusa), *Alouatta palliata* (Mono congo o aullador) y *Agouti paca* (tepezcuintle). En los fragmentos de bosque bajo manejo forestal Starke y Rojomaca, se observaron 13 y 8 especies de mamíferos respectivamente. Las especies con mayores frecuencias de observación en Starke fueron *A. paca*, *P. tajacu*, *D. punctata* y *A. palliata*; mientras que en Rojomaca fueron *A. palliata* y *D. punctata*. En estos dos fragmentos se identificaron rastros de perro doméstico (*Canis familiaris*), los que se consideran indicios presumibles de actividades de cacería (ver resultados resumidos en el cuadro 7).

En los tres bosques evaluados se registraron observaciones para la mayoría de los gremios tróficos. La distribución de las especies en los diferentes gremios no varió significativamente entre los sitios ($G=10,500$; 10 g.l.; $p>0,05$). No se encontraron diferencias en el número de especies entre los gremios (Friedman= $8,150$; $5/17$ g.l.; $p>0,05$) ni entre los bosques evaluados (Friedman= $4,526$; $2/17$ g.l.; $p>0,05$). No obstante, La Selva presentó especies en todos los gremios, en contraste con los bosques bajo manejo forestal. En La Selva se encontró una distribución casi uniforme entre los gremios insectívoros, frugívoros, granívoros y omnívoros, identificándose una preponderancia de especies de los gremios herbívoros y carnívoros. Los bosques bajo manejo forestal Rojomaca y Starke no presentaron especies carnívoras en las evaluaciones y la distribución en los diferentes gremios fue variable (figura 23).

Cuadro 7. Número de observaciones directas e indirectas de mamíferos en el período comprendido entre noviembre 2005 y junio 2007, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica, 2008.

Especie	Nombre común	La Selva		Starke		Rojomaca	
		directas	indirectas	directas	indirectas	directas	indirectas
<i>Alouatta palliata</i>	Mono aullador(H)*(3)**	3	22	1	15	--	19
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña (F)(3)	2	--	4	--	4	--
<i>Cebus capucinus</i>	Mono carablanca (O)(2)	3	--	--	--	--	--
<i>Dasybus novemcintus</i>	Armadillo (I) (2)	--	2	--	11	--	--
<i>Sciurus variegatoides</i>	Ardilla (G) (1)	2	--	--	--	2	--
<i>Agouti paca</i>	Tepezcuintle (G) (3)	--	17	--	32	--	3
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa (G) (2)	2	31	--	22	--	5
<i>Canis familiaris</i>	Perro doméstico (O) (4)	--	--	--	8	--	1
<i>Procyon lotor</i>	Mapache (O) (3)	--	--	--	2	--	--
<i>Nasua narica</i>	Pizote (O) (3)	1	--	--	2	1	--
<i>Potos flavus</i>	Martilla (F) (2)	--	1	--	--	--	--
<i>Eira barbara</i>	Tolomuco (O) (3)	--	--	1	1	--	--
<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo (O) (2)	--	--	--	1	--	--
<i>Lontra longicaudis</i>	Nutria (C) (3)	1	--	--	--	--	--
<i>Leopardus pardalis</i>	Manigordo (C) (4)	--	2	--	--	--	--
<i>Leopardus wiedii</i>	Caucel (C) (2)	--	1	--	--	--	--
<i>Puma concolor</i>	Puma (C) (4)	--	3	--	--	--	--
<i>Panthera onca</i>	Jaguar (C) (4)	--	2	--	--	--	--
<i>Tapirus bairdii</i>	Danta (H) (4)	--	2	--	--	--	--
<i>Pecari tajacu</i>	Saíno (H) (4)	3	89	--	23	--	1
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado (H) (4)	--	1	2	2	--	--
<i>Mazama americana</i>	Cabro de monte (H) (4)	--	1	--	1	--	--
Total observaciones		17	174	8	120	7	29
Total especies		18		13		8	

*I:insectívoro, H:herbívoro, F:frugívoro, G:granívoro, O:omnívoro, C:carnívoro.

**Distribución de peso corporal (kilogramos): 1) ≤ 1 , 2) 1-5, 3) 5-10, 4) ≥ 10 , categorías de acuerdo con el peso corporal máximo (kg) reportado por Reid (1997) y Wainwright (2007).

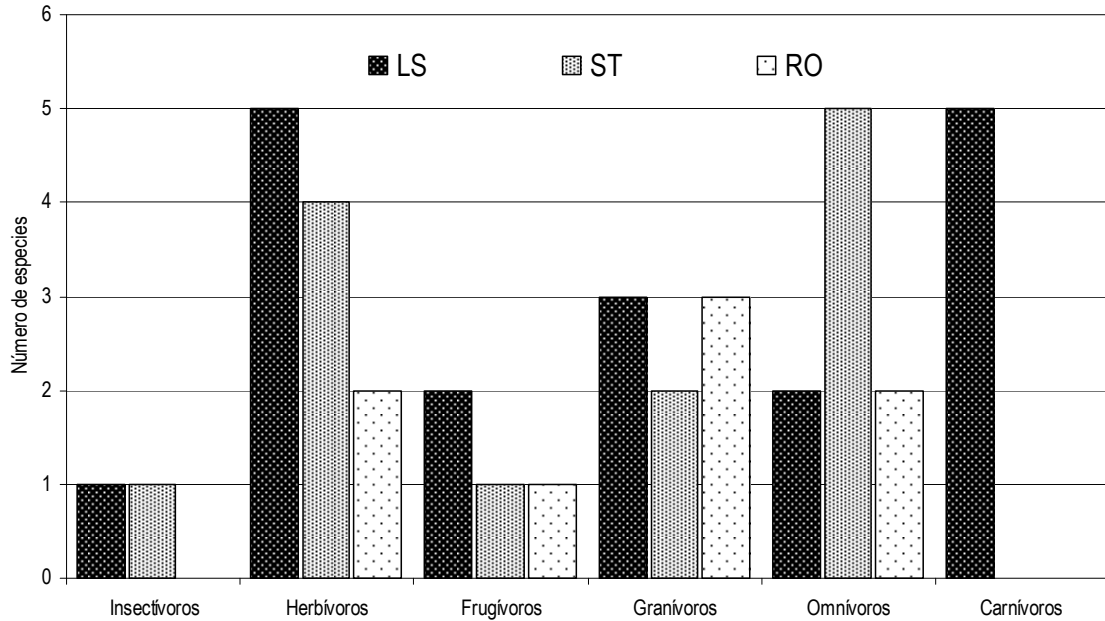


Figura 23. Número de especies de mamíferos medianos y grandes según el gremio trófico, para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

La abundancia relativa (observaciones/km) de los gremios tróficos varió entre los bosques evaluados. Para la representación de bosque continuo La Selva, las mayores abundancias relativas se obtuvieron en los gremios herbívoros, granívoros y carnívoros; para el fragmento de bosque Starke en granívoros, herbívoros y omnívoros; mientras que para Rojomaca en los gremios herbívoros, granívoros y frugívoros (cuadro 8). Los gremios de especies herbívoras y granívoras presentan las abundancias relativas más altas en los tres sitios de estudio. Se destaca que los gremios tróficos de especies herbívoras y carnívoras presentaron una mayor abundancia relativa en La Selva. Las especies insectívoras, granívoras y omnívoras tuvieron la mayor abundancia relativa en Starke. Las especies frugívoras presentaron abundancias relativas muy similares en los tres bosques. En general, las especies más observadas en los tres bosques fueron *P. tajacu* (LS: 3,067 observaciones/km; ST: 0,767; RO: 0,033), *A. palliata* (LS: 0,833; ST: 0,533; RO: 0,633), *A. paca* (LS: 0,567; ST: 1,067; RO: 0,100) y *D. punctata* (LS: 1,100; ST: 0,733; RO: 0,167). Comparando los tres sitios de estudio, Rojomaca presenta las abundancias relativas más bajas en los seis gremios tróficos.

Cuadro 8. Abundancia relativa (observaciones/km) de mamíferos, según el gremio trófico, en el período comprendido entre noviembre 2005 y junio 2007, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica, 2008.

Gremio	La Selva	Starke	Rojomaca
Insectívoros	0,067	0,367	0,000
Herbívoros	4,033	1,467	0,667
Frugívoros	0,100	0,133	0,133
Granívoros	1,733	1,800	0,333
Omnívoros	0,133	0,500	0,067
Carnívoros	0,300	0,000	0,000

Por otra parte, en las evaluaciones de los bosques estudiados se encontraron especies catalogadas con peso corporal desde menos de 1 kg hasta más de 10 kg (figura 24). En La Selva se denotó una tendencia hacia un mayor número de especies de gran tamaño, en contraste con los bosques bajo manejo forestal; no obstante, esta diferencia no es significativa ($G= 3,45; 6 \text{ g.l.}; p>0,05$). Paralelamente, no se identificaron diferencias en el número de especies entre los bosques evaluados (Friedman= 3,333; $2/11 \text{ g.l.}; p>0,05$) y en el caso de las categorías de peso corporal las diferencias presentaron una significancia estadística marginal (Friedman=7,1786; $3/11 \text{ g.l.}; p\approx 0,05$).

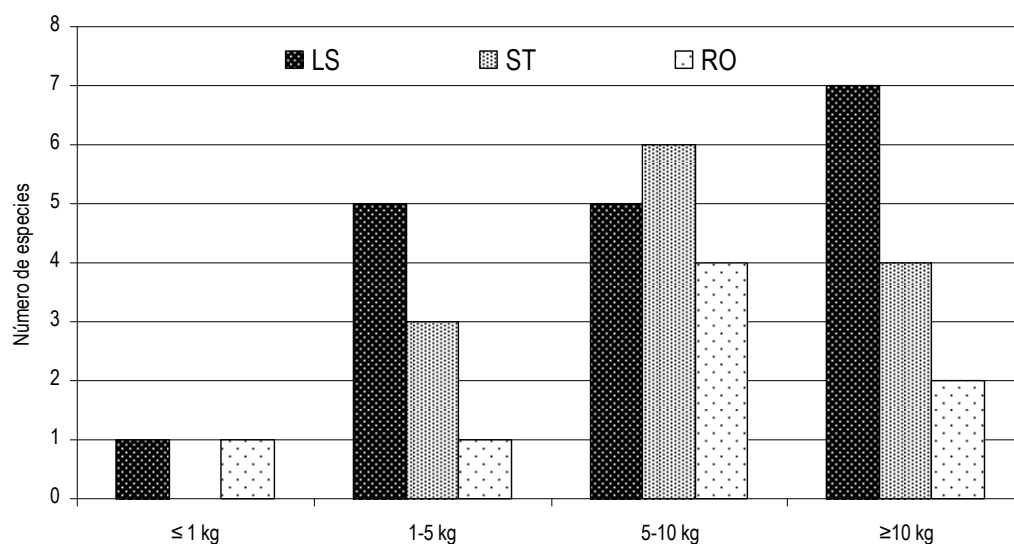


Figura 24. Número de especies de mamíferos medianos y grandes según el peso corporal, para los fragmentos de bosque Starke (ST) y Rojomaca (RO), así como la Estación Biológica La Selva (LS), 2008.

En La Selva se observaron indicios de felinos como el puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*), para los cuales se reporta un peso corporal de 50 kg y 80 kg respectivamente. Igualmente, en esta representación de bosque continuo, se identificaron rastros de danta o tapir (*Tapirus bairdii*), el cual en estado adulto puede alcanzar entre 250 y 300 kg de peso. De manera contrastante en los fragmentos bajo manejo forestal el número de observaciones de la categoría de mayor tamaño fue mucho menor, el cual corresponde a indicios de tepezcuintle (*A. paca*), sainos (*P. tajacu*) y la presencia de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en Starke (cuadro 7).

La abundancia relativa (observaciones/km) respecto a la clasificación de pesos corporales varió entre los bosques evaluados. En La Selva y Starke, las mayores abundancias relativas se obtuvieron en las dos categorías superiores a los 5 kg de peso corporal. En Rojomaca las mayores abundancias se presentaron en las categorías de 1 a 5 kg y de 5 a 10 kg de peso corporal. En la categoría de 10 kg ó más, la mayor abundancia relativa se presentó en La Selva. En la categoría de 5 a 10 kg de peso, la mayor abundancia relativa se acumuló en Starke. En el caso de la categoría de 1 a 5 kg, la mayor abundancia la obtuvo La Selva. Para la categoría de menos de 1 kg de peso, las abundancias fueron iguales para La Selva y Rojomaca. Este último fragmento de bosque, aparenta tener una tendencia de menores abundancias relativas en las cuatro categorías de peso corporal, en contraste, en el bosque de La Selva se presenta una tendencia hacia una mayor abundancia relativa y en especial de mayores pesos corporales (cuadro 9).

Cuadro 9. Abundancia relativa (observaciones/km) de mamíferos, según categorías de peso corporal, en el período comprendido entre noviembre 2005 y junio 2007, en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo al Noreste de Costa Rica, 2008.

Categoría de peso	La Selva	Starke	Rojomaca
≤ 1 kg	0,067	0,000	0,067
1-5 kg	1,333	1,133	0,167
5-10 kg	1,533	1,933	0,900
≥10 kg	3,433	1,200	0,067

5. Discusión

Los resultados acumulados en las evaluaciones de propágulos coespecíficos bajo árboles de *Dipteryx*, sugieren que el proceso de regeneración de esta especie no difiere al comparar fragmentos de bosque bajo manejo forestal con el bosque continuo protegido. Estas evidencias no sustentan la hipótesis general de esta investigación, la cual se fundamenta en que los patrones de dispersión de semillas y la supervivencia de los propágulos son alterados en ambientes fragmentados, a causa de la disminución del hábitat, el aislamiento y la pérdida de fauna. En los siguientes apartados de esta discusión se detallan algunas de las posibles explicaciones, para los fenómenos observados en los resultados en contraste con las hipótesis planteadas. De manera integral y en forma de resumen se describen a continuación los principales resultados obtenidos y se contraponen con las hipótesis específicas puestas a prueba en este estudio. En este sentido, se hace referencia a los resultados más destacados para así comprobar la posible validez de las hipótesis esbozadas en el planteamiento inicial de este proceso de investigación. Este esquema sustenta y ordena el desarrollo de la discusión y las posibles conjeturas derivadas del análisis de la información.

De este modo, los resultados obtenidos en cuanto al número total de plántulas, brinzales y latizales bajo los árboles reproductivos de *Dipteryx*, no respaldan la hipótesis de que la cantidad de propágulos es diferente al comparar fragmentos de bosque bajo manejo forestal y bosque continuo protegido, pero sí al considerar las categorías de tamaño de la regeneración por separado. En cambio, la información recopilada en cuanto a las características de los propágulos de *Dipteryx*, en general sustentan la hipótesis de que las variables de la regeneración, al menos en altura y distancia al árbol adulto, son diferentes al comparar el bosque continuo con los fragmentos de bosque aislados.

Paralelamente, los hallazgos acumulados soportan la hipótesis de que la cantidad y las características de la regeneración de *Dipteryx* se relacionan con variables asociadas al árbol parental (altura total, diámetro medido a 1,30 m del suelo e índice de competencia al que está sometido). Con excepción de la altura total de los árboles parentales, se encontró que el diámetro y el índice de competencia influyeron significativamente en la regeneración de *Dipteryx*. El diámetro del progenitor se relacionó positivamente con la cantidad, pero negativamente con el diámetro y la altura de los propágulos. En tanto el índice de competencia se asoció negativamente con la cantidad, pero de manera positiva con el diámetro, la altura de los propágulos y la distancia a la que se encontraron respecto al árbol parental. Igualmente, la hipótesis de que la pendiente del terreno y el porcentaje de cobertura del dosel del bosque se relacionan con la cantidad y las características de la regeneración fue sustentada parcialmente por los resultados obtenidos. Lo anterior debido a que el porcentaje de

cobertura no se relacionó con la cantidad, el diámetro, ni la altura de la regeneración, en cambio la pendiente del terreno sí explicó las variaciones en los rasgos de los propágulos de *Dipteryx*. La pendiente se asoció positivamente con la cantidad de regeneración, pero negativamente con el diámetro, la altura y la distancia al árbol progenitor de los propágulos.

Por otra parte, las evaluaciones de mamíferos presentan en general una tendencia a que la abundancia de las especies, de los gremios tróficos y de las categorías de peso corporal, sea mayor en el bosque continuo en comparación con los fragmentos de bosque aislados. No obstante, este patrón no se puede sustentar en diferencias estadística de la información recopilada en este estudio. Se podría decir que de los resultados obtenidos se pueden extraer evidencias que apoyan la hipótesis de posibles diferencias entre estos sitios, en cuanto a la abundancia y la composición de la mastofauna. Paralelamente, la composición de especies de mamíferos en los fragmentos de bosque bajo manejo forestal presenta una propensión hacia arreglos de comunidades truncadas o incompletas.

5.1 Capacidad de regeneración de Dipteryx panamensis en bosques fragmentados bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo: Razón juvenil:adulto y número de propágulos

El número de propágulos por árbol y la razón juvenil:adulto de *Dipteryx* en los fragmentos de bosque y la representación de bosque continuo fue similar, según las pruebas estadísticas. Pareciera que estas variables no difieren mayormente según las condiciones presentes en Starke, Rojomaca y La Selva. Este resultado es muy similar al encontrado por Harrington *et al.* (1997), en especies arbóreas de semilla grande en parches de bosque tropical lluvioso de Australia. En estos estudios no se logró demostrar un efecto de la fragmentación sobre la razón juvenil:adulto para diferentes árboles. De manera semejante, en la presente investigación al agrupar los propágulos de *Dipteryx* por categorías de regeneración (plántula con altura < 0,30m; brinzal con 0,30m < altura < 1,50 m; latizal bajo con altura > 1,50m y latizal alto con 5cm < diámetro a 1,30m < 9,9cm), el número de estas clases por árbol reproductivo y la proporción de propágulos per capita, fue similar entre los bosques de estudio. De igual forma, el número de propágulos por parcela de muestreo fue similar entre los sitios. Estas posibles semejanzas en el número de propágulos entre los bosques se pueden deber, en general, a patrones espaciales y temporales en los factores ambientales que determinan los procesos de regeneración. Probablemente, en los tres bosques de estudio se identifiquen patrones similares en la densidad de la luz, la calidad de la luz, la competencia de raíces, la distribución de nutrientes, la textura y la composición del suelo, al igual que la acción de depredadores y patógenos (Clark y Clark 1987a, Chazdon y Fetcher 1984, Lamprecht 1990, Bazzaz 1991, Whitmore 1991 y 1998, Hogan y Machado 2002, Clark 2002).

Los resultados para el número de los propágulos por parcela variaron al comparar las categorías de regeneración. En general, en los muestreos las plántulas fueron más abundantes que el resto de las categorías de mayor tamaño, de manera similar los brinzales fueron más abundantes que las dos categorías de latizales (bajos y altos). Sin embargo, se debe destacar que en el bosque de Starke se encontró que la categoría de plántulas fue menos abundante por árbol que la categoría de brinzales y no presenta latizales altos. Este patrón podría coincidir con una estructura coetánea, en la que la mayor parte de los individuos corresponden a una misma clase de edad o tamaño. Generalmente esta distribución de diámetros es común en bosques secundarios jóvenes, o bien en sitios que no han alcanzado estados de madurez que se reflejen en la estructura del bosque, por el efecto de disturbios o alteraciones frecuentes (Louman *et al.* 2001). Esto concuerda con que en el fragmento de bosque Starke han transcurrido menos años (en comparación con Rojomaca) luego de la última intervención maderera (aproximadamente 11 años, según Arias-Le Claire 2000); además, desde hace unos tres años se aplican tratamientos silviculturales.

El fragmento de bosque Rojomaca presenta una distribución de propágulos en forma de “J” invertida, en la cual los individuos más pequeños son más abundantes por unidad de área que los grandes. Este patrón de distribución de los tamaños de la regeneración y de los individuos en general, es típico de especies tolerantes a la sombra y muy común en las especies maderables de bosques tropicales. Una especie que presenta este tipo de estructura horizontal, indica que los individuos infantiles y jóvenes se encuentran bajo la sombra de árboles de mayor tamaño y edad y que pueden sobrevivir bajo condiciones de menor iluminación (Guariguata 1998, Louman *et al.* 2001). En el caso de La Selva, solamente se encontraron las categorías de plántulas y brinzales; esta estructura podría corresponder a una de tipo disetánea irregular, que se distingue en muchos casos por categorías ausentes o bien por una forma de “J” invertida incompleta. Esta es típica de bosques primarios intervenidos, no intervenidos y bosques secundarios maduros (Louman *et al.* 2001). En el caso de Rojomaca, el bosque sufrió una intervención maderera hace aproximadamente 18 años (Arias-Le Claire 2000), lo que quizás ha permitido el desarrollo de una estructura horizontal muy similar a la de un bosque secundario maduro o bosque primario intervenido. En La Selva, por la heterogeneidad de los ambientes y tipos de cobertura forestal, asociados a la historia de uso de la tierra y el área del bosque, se presenta en los datos un patrón de estructura típico de bosques primarios o secundarios maduros (“J” invertida truncada).

Los patrones de distribución de la regeneración descritos anteriormente, en los que están ausentes las categorías de mayor tamaño como los encontrados en La Selva y Starke, se pueden explicar también debido a que los propágulos en estos bosques no logran establecerse y alcanzar dimensiones previas a estadios adultos. Según

estudios realizados por Clark y Clark (1987b, 1992) para *Dipteryx* en La Selva, las categorías inferiores a los 10 cm de diámetro sufren de altos porcentajes de mortalidad, lo que disminuye la probabilidad de encontrar individuos en estas categorías y superiores. Este patrón es común debido a que las plántulas y los brinzales sufren de mortalidad causada tanto por factores densodependientes como densoindependientes. Probablemente, el patrón observado en Starke (mayor cantidad de brinzales que plántulas), se podría explicar por un cambio en los factores que afectan la supervivencia de los brinzales. En el caso específico del *Dipteryx* se ha documentado que la supervivencia de los propágulos depende en gran medida de la densidad y la distancia al árbol progenitor. De tal modo que las fuentes principales de mortalidad en esta especie, han sido el ataque de patógenos y herbívoros (factores densodependientes) y la caída de grandes hojas, ramas, frondas de palmas y árboles (factores densoindependientes) (Clark y Clark 1987b).

Por otra parte, los árboles adultos de *Dipteryx* evaluados en los dos fragmentos y el bosque continuo fueron similares en diámetro (medido a 1,30 m del suelo), altura e índice de competencia a la que estaban sometidos. Los resultados sugieren que en general el número de regeneración coespecífica bajo los árboles se relaciona positivamente con el diámetro del individuo reproductivo y negativamente con la competencia que sufre el progenitor. Los resultados obtenidos indican que un aumento en el diámetro del adulto reproductivo se asocia con un incremento en la cantidad de regeneración y aumentos en el índice de competencia producen una disminución en el número de propágulos por árbol. Sin embargo, la altura total de los árboles aparentemente no tiene una influencia con la cantidad de regeneración.

Con base en lo anterior, es necesario tomar en cuenta que los árboles con mayores diámetros probablemente tendrían un mayor vigor para la producción de semillas y aumentaría la probabilidad de reclutamiento de la regeneración. En bosques bajo manejo forestal se ha documentado que atributos como tamaño y forma del tronco, al igual que el índice de iluminación de la copa, son predictores de la calidad y cantidad de semillas producidas a nivel individual (Lamprecht 1990, Guariguata 1998, Whitmore 1998). Además, en la mayoría de los casos, el diámetro (medido a 1,30 m del suelo), se correlaciona de manera positiva con la producción de semillas a nivel del individuo (Lamprecht 1990, Guariguata 1998). Por ende, mayores niveles de producción de semillas podrían aumentar la cantidad de regeneración per cápita. En este sentido, la determinación de árboles semilleros justifica la consideración de atributos como el diámetro del árbol. No obstante, es importante notar que el tamaño promedio de las semillas puede variar entre individuos de una misma especie con diámetro similar, lo que determina el tamaño de las plántulas (plántulas grandes provienen de semillas grandes) y consecuentemente su supervivencia. Plántulas más grandes tienen menores tasas de mortalidad y soportan mejor la pérdida de tejido por herbivoría (De Steven 1994, Guariguata 1998). De este modo, se podría sugerir que los criterios para la

selección individual de árboles semilleros consideren un análisis no sólo del diámetro del árbol sino también de las cualidades de sus semillas, para aumentar las probabilidades de éxito de los propágulos.

En el caso de los índices de competencia, se debe considerar que estos son una expresión cuantitativa que explica de manera proporcional los niveles de presión que sufre un árbol, o bien el esfuerzo que debe realizar para crecer en su entorno. De tal modo, el índice de competencia puede describir esa relación por medio de valores numéricos (Esquivel 2004). De acuerdo con los resultados obtenidos en esta investigación, los índices de competencia son una forma de predecir el nivel de regeneración que puede tener un árbol de *Dipteryx*. En general, la competencia determinada para los árboles de los diferentes sitios de estudio, no varió significativamente; sin embargo, explicó de manera correlacional el número de propágulos por árbol. La competencia interpretada como la demanda por un recurso limitado, puede afectar los niveles de reproducción de un individuo, esto debido a que la reducción en la captura de recursos, puede afectar su capacidad de crecimiento y hasta su supervivencia. Igualmente, en bosques húmedos tropicales (Isla Barro Colorado, Panamá), se ha encontrado que la cantidad de regeneración se correlaciona negativamente con la densidad de árboles adultos, es decir con una medida básica de competencia (Asquith 2002). En general los efectos de la competencia se visualizan en una reducción de la fecundidad, la supervivencia y el crecimiento individual. En bosques disetáneos se pueden aumentar los niveles de competencia intraespecífica a nivel de plántulas brinzales y latizales bajos, particularmente en los claros y en las primeras etapas del ciclo de regeneración del bosque. Una vez que los propágulos alcanzan la condición de latizal alto, la densidad de la especie en el sitio disminuye de manera significativa, al punto en que ya no ocurre la competencia intraespecífica (Louman *et al.* 2001).

Adicionalmente, se puede decir que el proceso de renovación de los bosques no se desarrolla de manera uniforme y simultánea, sino que ocurre a manera de parches o grupos y en diferentes partes del ecosistema. Por este motivo, es probable que ocurran variaciones en el número de propágulos de *Dipteryx*, lo cual puede responder a cambios en las condiciones microclimáticas, a los efectos producto de la competencia interespecífica y a factores de sitio a escala local y de paisaje. Lo anterior, posiblemente se visualiza en las diferencias encontradas entre las categorías de regeneración en los bosques de estudio. Probablemente, diferencias en la humedad, los nutrientes en el suelo y la temperatura en rangos propicios, entre otros factores, pueden determinar el establecimiento de la regeneración a escala de micrositio y según las demandas acordes con el estado de crecimiento. Otros factores que influyen en la regeneración de una especie, tales como la herbivoría y la dispersión de semillas, podrían alterarse en respuesta a variaciones en el paisaje como son el efecto de borde o la defaunación. No obstante, el mismo proceso de fragmentación, la incidencia de deslizamientos de tierra, los huracanes y la caída de árboles modifican las condiciones a escala de microclima y por ende son determinantes

en la dinámica de los bosques (Clark y Clark 1987a, Lamprecht 1990, Clark y Clark 1992, Bazzaz 1991, Murcia 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Kapos *et al.* 1997, Laurance 1997, Turton y Freiburger 1997, Whitmore 1998, Ramírez 2000, Forero 2001, Brokaw 2002, Kattan 2002, Bennett 2004).

*5.2 Patrones en la estructura vertical y horizontal de la regeneración de *Dipteryx panamensis*: diámetro, altura y distancia de los propágulos al árbol reproductivo*

Los resultados asociados a las dimensiones de la regeneración de *Dipteryx* en los bosques bajo estudio muestran magnitudes diamétricas similares, aunque levemente superiores en los fragmentos en contraste con La Selva. En cuanto a la altura se encontraron propágulos de mayor longitud en el fragmento Starke, al comparar con la regeneración de Rojomaca y La Selva. Estos patrones en el diámetro y la altura podrían sugerir un mayor crecimiento, especialmente vertical, en los propágulos presentes en los fragmentos en comparación con La Selva.

En general, el tamaño de los propágulos en las especies arbóreas está determinado por su filogenia y las exigencias ambientales presentes en el bosque (Dalling 2002). De esta manera, las variaciones observadas en el tamaño y posiblemente en el crecimiento de la regeneración se podrían explicar según diferencias en factores ecológicos asociados con la historia y las técnicas de manejo forestal aplicadas en el momento de la explotación en cada uno de los fragmentos de bosque. Cabe destacar que el bosque Starke fue intervenido mediante un aprovechamiento planificado, en contraste con Rojomaca, que fue explotado mediante técnicas selectivas no planificadas. Paralelamente, Starke en la actualidad sufre de tratamientos silviculturales que propician la apertura de claros en el dosel. Adicionalmente, y como se mencionó en el apartado anterior, el tiempo transcurrido posteriormente a la intervención forestal en estos bosques podría influir en las diferencias de tamaño observadas. El fragmento de bosque Starke fue aprovechado hace poco más de 10 años, mientras que Rojomaca fue intervenido hace casi 20 años atrás (Arias-Le Claire 2000). De esta forma las variaciones en el periodo post-aprovechamiento en los fragmentos de bosques estudiados podrían resultar patrones divergentes en la estructura vertical y horizontal, al igual que en la composición de clases de edad. En el caso de Starke, es probable que el efecto combinado del aislamiento del fragmento y del aprovechamiento forestal, ha producido en la regeneración una estructura etárea de tipo coetánea, dimensiones relativamente uniformes y por ende una tendencia a que los propágulos se concentren en la categoría de brinzales. En el caso de Rojomaca, un mayor lapso de tiempo post-disturbio podría influir en que la regeneración presente una estructura disetánea, dimensiones heterogéneas de los propágulos en concomitancia con una distribución de los tamaños en forma de “J” invertida. Finalmente y de

manera concordante, La Selva presenta una distribución vertical y horizontal truncada, típica de bosques maduros, caracterizados por una baja frecuencia en disturbios fuertes y generalizados en la masa forestal.

En este sentido, se puede mencionar de forma general que en los bosques húmedos tropicales los disturbios fuertes (deslizamientos de terrenos, erupciones volcánicas, efecto de los huracanes, entre otros) son relativamente menos frecuentes que los de carácter intermedio (desplome de árboles y ramas). De este modo, el normal desprendimiento de ramas y caída de árboles, produce una dinámica constante de fases de claro, crecimiento y etapas de madurez de la cobertura vegetal, la cual determina la diversidad de ambientes y microclimas en el bosque. En estos y de manera constante, los árboles adultos, las plántulas, los brinzales y los latizales compiten por los recursos disponibles. En este escenario, en los bosques neotropicales la dinámica poblacional de las especies arbóreas se explica por intrincadas redes de interacción de factores bióticos y abióticos, así como la incidencia de perturbaciones ambientales. Es así como, los patrones de regeneración de las especies son el resultado de un constante cambio en las condiciones del ecosistema tales como la humedad, la temperatura, la radiación solar, los nutrientes, la elevación, los tipos de suelo, la densidad y abundancia de dispersores, la influencia de los depredadores de semillas y herbívoros, así como la frecuencia en la caída de árboles y ramas, entre otros factores (Whitmore 1998, Asquith 2002).

Específicamente, en los bosques bajo manejo forestal, la extracción de árboles causa aperturas de dosel de mayor extensión que las de origen natural, esta condición produce limitaciones a la regeneración de los árboles por competencia con lianas, vegetación pionera, ramas de otros árboles en los linderos del claro que alcanzan la luz y especies de rápido crecimiento que coloniza aceleradamente los ambientes saturados de luminosidad. Asimismo, se reducen las tasas de crecimiento de las especies tolerantes a la sombra debido al fenómeno de fotoinhibición. Paralelamente, la creación de caminos de extracción, vías de arrastre y patios de acopio generan también diferentes hábitats y microclimas asociados con altos niveles de luz, pero estos en contraste con los claros, habitualmente limitan el establecimiento de las especies arbóreas debido a la compactación del suelo, altas temperaturas superficiales y sustratos pobres en nutrientes. Esto en general limita los procesos de regeneración y reduce el crecimiento de los árboles a largo plazo. De este modo queda en evidencia que los disturbios causados por la tala no imitan los disturbios naturales, además se debe considerar que los requerimientos para el éxito de la regeneración en bosques húmedos y lluviosos del neotrópico comprenden un continuo basado en la dependencia de luz para la germinación, establecimiento y crecimiento (Uhl y Vieira 1989, Lamprecht 1990, Bazzaz 1991, Guariguata 1998, Whitmore 1998).

De este modo, es probable que la diversidad y la disponibilidad de ambientes con diversas condiciones para la regeneración permitan que las plántulas y brinzales de muchas especies de estratos superiores del bosque, como *Dipteryx*, crezcan en micrositios bajo el dosel, en ambientes con una alta incidencia de luz lateral. En general, las plántulas no logran sobrevivir en sitios demasiado oscuros; sin embargo, persisten por períodos prolongados con poca luz, aunque su crecimiento es suprimido o retardado hasta que no se presenten condiciones de alta radiación. En algunos casos, si la supresión es extremadamente prolongada, las plántulas y brinzales logran sobrevivir sin crecer, pero después de estar suprimidas no son capaces de desarrollarse aún cuando se presenten condiciones de alta luminosidad. Estas plántulas están fisiológicamente activas pero no ecológicamente, debido a que requirieron de un claro en alguna etapa anterior en su desarrollo (Clark y Clark 1985, 1987 a y b, Fetcher et al. 1987, Clark y Clark 1992, Guariguata 1998, Whitmore 1998, Hogan y Machado 2002). En este sentido se debe considerar que *Dipteryx* es capaz de germinar, establecerse y sobrevivir bajo dosel de bosque maduro; no obstante, las condiciones que requiere la semilla para germinar difieren de las que necesita la plántula para crecer. En el sotobosque, la regeneración de esta especie presenta un incremento en crecimiento como respuesta a los aumentos de luz lateral, mientras que en bosque primario con luz directa (en claros por ejemplo) el crecimiento es mucho mayor. Se menciona que si las condiciones lumínicas no son adecuadas, la misma entra en un estado de latencia que puede durar 2 ó 3 años si la luz no es apropiada (Flores 1992). Estas características podrían influir de manera importante en los patrones de crecimiento de la regeneración en bosques bajo manejo forestal y explicar las diferencias en dimensiones observadas en esta investigación.

Por otra parte, las distancias a las cuales se encontraron los propágulos en La Selva fueron mayores que en Starke y Rojomaca, lo cual posiblemente se debe a la presencia de fauna que transporta las semillas lejos del árbol parental. En el caso de los bosques fragmentados, los propágulos se ubicaron cerca del árbol progenitor, lo que sugiere que la actividad de fauna es menor. En este contexto, se debe considerar que en las inmediaciones del árbol progenitor se presentan altas tasas de mortalidad de semillas y plántulas, por efecto de patógenos y algunos herbívoros invertebrados. Derivado de lo anterior se desprende la hipótesis de que la limitada supervivencia bajo el árbol adulto propicia la regeneración de otras especies. Adicionalmente, la acción de vertebrados depredadores de semillas y herbívoros de plántulas, podría aumentar la incidencia de mortalidad cerca del árbol progenitor; aunque esta acción no se ha relacionado directamente con los patrones de espaciamiento de los propágulos. Sin embargo, el accionar de los dispersores aumenta, indiscutiblemente, la probabilidad de éxito de los propágulos al transportarlos lejos del adulto parental. Este patrón de espaciamiento producido por los dispersores es esencial para el reclutamiento de muchas especies del bosque tropical (Howe 1984, Asquith et al 1997, 1999, Guariguata et al. 1998, 2002, Asquith 2002).

De este modo, las diferencias observadas en las distancias a las que se encontraron los propágulos de *Dipteryx* respecto al árbol progenitor, se podrían explicar con posibles variaciones en las poblaciones de los dispersores y los depredadores de semillas y plántulas en estos sitios. La guatusa (*Dasyprocta punctata*) es un depredador y dispersor muy importante de *Dipteryx*, este roedor puede movilizar los frutos hasta una distancia de 50 m, contribuyendo con las posibilidades de sobrevivencia de los propágulos, pues uno de sus comportamientos es enterrar las semillas. Este fenómeno puede reducir la incidencia de la herbivoría y el daño al ápice, lo cual se asocia con la densidad de plántulas y proximidad al árbol progenitor. De esta manera, la acción de los dispersores y depredadores de semillas, especialmente *D. punctata*, en conjunto con los herbívoros pueden determinar los patrones de reclutamiento de *Dipteryx* (Janzen 1971, Bonaccorso *et al.* 1980, Howe y Smallwood 1982, De Steven y Putz 1984, Clark y Clark 1985, 1987 a y b, Dirzo y Miranda 1990, Flores 1992, Coley y Barone 1996, Hammond *et al.* 1996, Arias-Le Claire 2000, Guariguata *et al.* 2002).

Los resultados obtenidos para diámetro, altura y distancia de los propágulos al árbol progenitor se relacionaron de manera significativa con el diámetro del árbol adulto y la competencia interespecífica que sufre. Este patrón, en general, podría sugerir que la regeneración de *Dipteryx* es influenciada por los rasgos del árbol parental. En los resultados obtenidos se refleja la relación que existe entre árboles adultos de mayor tamaño (en especial el diámetro) y propágulos de menores dimensiones (diámetro y altura). Esto probablemente se podría explicar porque árboles adultos con mayores dimensiones producen una mayor cantidad de semillas (Lamprecht 1990, Whitmore 1998, Guariguata 1998, Louman *et al.* 2001). De tal modo, los propágulos se fraccionan a lo largo del tiempo y el espacio, de forma normal en una distribución de clases de edad (clases diamétricas) que posee una mayor cantidad de plántulas que brinzales y más brinzales que latizales. Por tanto árboles de gran tamaño tienen bajo su copa una mayor cantidad de regeneración, que presenta una mayor proporción de plantas pequeñas.

En el caso del índice de competencia, se encontró un patrón de correlación positivo entre esta variable y las dimensiones de la regeneración, al igual que con la distancia de los propágulos respecto al árbol progenitor. Inicialmente se puede explicar como un efecto de la competencia el comportamiento de mayores índices asociados con propágulos más altos y de mayor diámetro. En condiciones de mayor densidad de fustes que producen competencia al árbol progenitor, es posible que la regeneración tienda a aumentar su crecimiento, en especial de tipo vertical, para captar mayores cantidades de luz. Es decir, una mayor cantidad de fustes alrededor del árbol progenitor reduciría la luz que ingresa al sotobosque, de tal modo que los propágulos tenderían a crecer verticalmente para alcanzar niveles de mayor luminosidad. En general, las especies de semilla grande (en este caso *Dipteryx*), producen plántulas capaces de emerger a través de las gruesas capas de la hojarasca, propicia

un crecimiento mucho más rápido hacia los estratos más luminosos del bosque y concede defensas estructurales, morfológicas y químicas contra los patógenos y herbívoros (Dalling 2002).

En el caso de la asociación positiva entre la competencia y la distancia de los propágulos respecto al progenitor, se podría deber a que una mayor densidad de árboles (competencia), aumenta la mortalidad de los propágulos en las áreas más cercanas al árbol parental. Adicionalmente, este fenómeno se puede relacionar con el efecto densodependiente de la mortalidad debido a la acción de patógenos y herbívoros, así como con la competencia natural de los propágulos con el adulto progenitor. Lo anterior resulta en una mayor supervivencia de la regeneración en las zonas más alejadas del árbol progenitor y genera un patrón de distribución espacial que se podría apoyar también en el efecto positivo que generan los dispersores animales (Bonaccorso *et al.* 1980, Howe y Smallwood 1982, De Steven y Putz 1984, Terborgh y Wrigh 1994, Asquith *et al.* 1997, 1999, Asquith 2002).

5.3 La asociación entre la cobertura del dosel y la pendiente del terreno con el proceso de regeneración de *Dipteryx panamensis*

Los resultados obtenidos en las evaluaciones de regeneración de *Dipteryx* sugieren que los porcentajes de cobertura de las parcelas triangulares de muestreo, variaron significativamente entre los sitios (tanto a 20 m como a 40 m). Sin embargo, esta variable no muestra ninguna asociación ni con el número ni con las dimensiones de los propágulos. Se puede decir entonces que las diferencias en la cobertura de los sitios, aún cuando se evidenciaron estadísticamente, no fueron determinantes para el número, el diámetro y la altura de la regeneración de la especie en estudio. Al analizar la asociación entre el porcentaje de cobertura y la distancia a la que se encuentran los propágulos del árbol progenitor, se encuentra una correlación negativa entre estas dos variables, lo que indica que a mayores coberturas de dosel menores distancias de aproximación al adulto reproductivo y viceversa.

En los bosques húmedos tropicales el dosel naturalmente mantiene una estructura discontinua en el tiempo y el espacio, debido a la ocurrencia crónica de claros producidos por la caída natural de árboles. Los claros mantienen al menos el 10% del área del bosque bajo condiciones de dosel abierto. Estas circunstancias producen cambios constantes en la composición y estructura tanto vertical como horizontal del bosque. De este modo, la incidencia frecuente de claros y en especial la ausencia de intervenciones o disturbios fuertes, genera una estructura disetánea del ecosistema (Guariguata 1998, Whitmore 1998, Louman *et al.* 2001).

Paralelamente, la estructura vertical del bosque está determinada por la distribución de organismos a lo alto de su perfil. Esta estructura responde a las características de las especies que lo componen y a las condiciones microambientales presenten en las diferentes alturas. Las variaciones en el microambiente permiten que especies con distintos requerimientos ecológicos (por ejemplo, exigencias de luminosidad o humedad), se ubiquen en los niveles que satisfacen sus necesidades y se genere de este modo, una compleja estructura de múltiples capas verticales en los bosques maduros (Whitmore 1998, Louman *et al.* 2001).

En contraste, en los bosques bajo cualquier tipo de extracción o manejo forestal se presenta una tendencia hacia homogenización de la biodiversidad y la simplificación de la estructura del ecosistema (Uhl y Vieira 1989, Johns *et al.* 1996, Bawa y Seidler 1997). En general, en estos bosques bajo manejo forestal se presenta una estructura horizontal y vertical que tiende a ser mucho más coetánea, por tanto con una mayor proporción de individuos, de una o varias especies, en una misma clase de edad o tamaño. Lo anterior a pesar de que las técnicas de extracción intentan simular la frecuencia y tamaño de los claros del bosque, al mismo tiempo que propician una dinámica en el ecosistema. Los bosque aprovechados en comparación con sitios sin intervención, presentan una mayor cantidad de individuos de diámetros pequeños, en edades similares, con características de altura muy semejantes y por ende se podría presentar un dosel mucho más uniforme y cerrado (Louman *et al.* 2001). Estas diferencias estructurales podrían ser la explicación de los contrastes observados en la cobertura del dosel del bosque de La Selva y los fragmentos bajo manejo forestal, resultante de esta investigación. Los fragmentos de bosque Starke y Rojomaca presentaron coberturas mayores que La Selva. Probablemente esta diferencia asociada a que los propágulos de La Selva fueron desplazados a mayores distancias del árbol progenitor que en los fragmentos, explica, en general, la relación entre la cobertura y esta variable asociada a la distribución espacial de la regeneración.

Por otra parte, en los bosques húmedos y lluviosos neotropicales se ha estudiado cómo la cantidad de luz disponible en los diferentes microambientes en el bosque propician la existencia de una gran diversidad de especies. Se plantea la idea de que la coexistencia de muchos de los árboles del bosque neotropical se debe, en parte, a que estos han dosificado sus requerimientos fisiológicos de acuerdo con la distribución de la luminosidad en el espacio y el tiempo (Asquith 2002). En este contexto, Clark *et al.* (1993), evaluaron en la Estación Biológica La Selva, el ambiente lumínico del sotobosque en el que crecían plántulas y brinzales de nueve especies de árboles (incluyendo *Dipteryx*). Observaron que cada especie ocupaba un rango de luminosidad diferente y propusieron que los árboles de bosques neotropicales se ordenan a lo largo de un continuo según sus requerimientos lumínicos. En otro estudio realizado en La Estación Biológica La Selva con 104 especies de árboles (individuos con diámetro ≥ 10 cm, a 1,30 m del suelo), se encontró que los individuos evaluados se

distribuían aleatoriamente en un amplio espectro de condiciones lumínicas. En esa investigación, los autores señalaron que no existía una especificidad aparente en los requerimientos de luz de los árboles, más bien, prevalecía un comportamiento de amplitud ecológica (Lieberman *et al.* 1995). En contraste, Clark y Clark (1992) señalan que existe una relación entre el tamaño del individuo (plántula, brinzal, latizal, adulto) y el ambiente en el que se desenvuelve. Las plántulas en general no pueden sobrevivir en ambientes muy oscuros, permanecen períodos prolongados con muy bajas tasas de crecimiento en ambientes de muy poca luz, pero después de un largo período bajo estas condiciones son incapaces de crecer aún cuando incida sobre ellas muy alta luminosidad (fotoinhibición). Por su parte, los brinzales de muchas especies emergentes crecen bien en micrositios bajo el dosel del bosque maduro, siempre y cuando exista una alta incidencia de luz lateral (Clark y Clark 1987).

En este sentido, el hecho de que la cobertura no se relacionó con el número ni con las dimensiones de la regeneración de *Dipteryx*, probablemente se debió a que las condiciones lumínicas presentes en los tres sitios de estudio, cubren los requerimientos necesarios para los propágulos de esta especie. Igualmente, los microambientes generados en estos bosques quizás no difieran de manera drástica o presentan la heterogeneidad suficiente para abarcar el espectro lumínico necesario para la regeneración de *Dipteryx*. Por otra parte, pareciera probable que las plántulas y brinzales presenten requerimientos ecológicos (especialmente lumínicos), diversos y esta condición explique las diferencias en las abundancias de estas categorías entre los sitios evaluados.

Finalmente, con los resultados obtenidos en esta investigación se comprueba que la pendiente sobre el terreno puede ser un factor importante en los proceso de regeneración. En diversos estudios en bosque tropicales se ha encontrado que el establecimiento de los propágulos es mucho más exitoso en condiciones de terrenos planos. Inclusive se ha señalado que un incremento entre 45° y 65° en la pendiente puede limitar la regeneración hasta el punto de impedir su supervivencia en estas condiciones (Whitmore 1998). En general se ha comprobado que la pendiente del terreno influye en aspectos del suelo, como la profundidad (menor en pendientes fuertes) y el drenaje (mejor generalmente en pendientes pronunciadas). Estas condiciones requieren de adaptaciones de la vegetación para su establecimiento y supervivencia, pero de forma muy amplia se puede decir que zonas donde el terreno tiene pendientes de 30° son aptas para el crecimiento del bosque (Louman *et al.* 2001). En un estudio realizado en la Estación Biológica La Selva, en un área de 216 ha de bosque primario, con el mismo tipo de suelo, se encontró que *Dipteryx* no presentó diferencias estadísticas entre cuatro tipos de posiciones topográficas (áreas planas, parte superior de la pendiente, parte media de la pendiente y base de la pendiente). Sin embargo, en este mismo estudio los porcentajes de ocurrencia de esta especie se distribuyeron de manera significativa al

realizar una categorización del porcentaje de pendiente. La presencia de *Dipteryx* fue mucho mayor en pendientes menores a 12°. Igualmente, se sugiere que el establecimiento y crecimiento de los propágulos puede variar de manera importante entre las posiciones de la pendiente y los tipos de suelo. Según los resultados de este estudio, pareciera evidente que gradientes edáficas relativamente pequeñas tienen un papel muy importante dentro de los factores que moldean la estructura de los bosques húmedos tropicales a escala de paisaje (Clark et.al. 1998). Todo lo anterior sustenta los resultados obtenidos en el presente estudio en relación con la pendiente del terreno y su asociación con el número y los rasgos de los propágulos, así como con la distancia a la que se encontraron respecto al árbol progenitor.

*5.4 El fenómeno de defaunación en las comunidades de mamíferos y su posible influencia en el proceso de regeneración de *Dipteryx panamensis* en el paisaje fragmentado de Sarapiquí*

De acuerdo con Timm (1994), en la Estación Biológica La Selva se reportan 51 especies de mamíferos no voladores y en esta investigación se recopilaron indicios y avistamientos del 45% de ellas en los tres sitios de estudio. La cantidad de especies por sitio varió, resultando la representación de bosque continuo protegido de La Selva, el sitio con mayor número especies y el bosque bajo manejo forestal de Rojomaca con el menor. En general, las especies con mayores observaciones e indicios fueron las mismas en los tres sitios evaluados, *P. tajacu* (saino), *D. punctata* (guatusa), *A. palliata* (Mono congo o aullador) y *A. paca* (tepezcuittle).

Los resultados de la presente investigación coinciden con los obtenidos por Arias-Le Claire (2000) y Guariguata et al. (2002), en los mismos sitios de estudio. En esas investigaciones, en un período de siete meses de evaluaciones se encontraron números muy similares de especies a los obtenidos en el presente estudio. No obstante, la composición de la mastofauna en los fragmentos varió. En estos estudios se evidenció el proceso de defaunación en los fragmentos Starke y Rojomaca, en los cuales se observó un menor número de especies que en La Selva, patrón que se denota igualmente en la presente evaluación. Paralelamente, Arias-Le Claire (2002), señala mediante el análisis de encuestas a pobladores de la zona, que estos fragmentos de bosque son sitios activos de cacería. Los presentes resultados, comprobaron que en Starke y Rojomaca aún se da la caza, debido a que se observaron huellas de perro doméstico, lo cual se considera un indicador de esta actividad.

Las evidencias encontradas sugieren que la composición de la mastofauna es diferente entre el bosque de La Selva y los fragmentos, aún cuando los resultados estadísticos no fueron significativos. La riqueza de especies fue mayor en La Selva que en los bosques bajo manejo forestal. Igualmente la composición de especies varió entre los fragmentos de bosque y el sitio protegido. Esto en conjunto con los resultados obtenidos por Arias-Le

Claire (2000) y Guariguata *et al.* (2002), sustentan la hipótesis de que la composición y la abundancia de mastofauna es diferente entre el bosque continuo y los fragmentos.

Al analizar los resultados obtenidos no se encontraron diferencias estadísticas para la distribución de especies de mamíferos entre los gremios tróficos y los sitios. De la misma manera, no se encontraron diferencias en el número de especies entre gremios ni entre sitios. No obstante, en La Selva se observaron especies pertenecientes a todas las categorías alimenticias, caso contrario en los fragmentos, que no presentaron todos los gremios. En Starke y Rojomaca no se observaron evidencias de la presencia de mastofauna carnívora y en el caso de Rojomaca tampoco se presentaron especies insectívoras. Los resultados de los avistamientos de mamíferos sugieren que los fragmentos posiblemente tienen una menor capacidad para albergar poblaciones de especies de gran tamaño (peso corporal mayor a 10 kg) en contraste con La Selva. Destaca el hecho de que se encontraron mamíferos de gran tamaño en los tres sitios; sin embargo, se observó una tendencia a que el número de especies de esta categoría fue mayor en La Selva que en los fragmentos. En general, los resultados demuestran que en La Selva las cadenas tróficas de la comunidad de mamíferos medianos y grandes están completas y las poblaciones probablemente reguladas. En el caso de los bosques bajo manejo forestal, la distribución de los mamíferos por gremios tróficos, mostró que estos sitios presentan cadenas tróficas truncadas en Starke e incompletas en Rojomaca. Específicamente en Starke, se encontró un número alto de mamíferos omnívoros. Estas especies, en las comunidades con cadena trófica truncada, podrían estar cumpliendo el papel del gremio de carnívoros, por efecto de liberación de los mesodepredadores (Courchamp *et al.* 1999, Prange y Gehrt 2004). Igualmente, este fenómeno se podría relacionar con el hecho de que los mamíferos con hábitos omnívoros se adaptan fácilmente a condiciones de hábitat alterados (Medellín y Equihua 1998).

Los resultados señalan que los fragmentos de bosque son posibles refugios o áreas de hábitat para poblaciones o sub-poblaciones de mamíferos de pequeño y mediano tamaño (entre 1 y 10 kg). En especial de las especies *A. paca* y *D. punctata*, lo cual podría ser una consecuencia de la ausencia de depredadores en estos bosques. Lo anterior, podría resultar en un aumento significativo de las poblaciones de mamíferos pequeños y medianos (ver evidencias similares en Arias-Le Claire 2000 y Guariguata *et al.* 2002). Además en el presente estudio se encontraron indicios que sugieren una menor abundancia de mamíferos en los fragmentos en comparación con el bosque continuo. Esto debido a que en general el índice de huellas por kilómetro fue menor en los fragmentos (con excepción de insectívoros y omnívoros en Starke). Igualmente, al comparar el número de indicios por kilómetro, para las especies más frecuentes, la mayoría presentó menor abundancia relativa en los fragmentos. Se observó una alta cantidad de mamíferos herbívoros en La Selva, una proporción alta de granívoros tanto en Starke como en La Selva y una distribución muy similar de frugívoros en los tres sitios. Estas abundancias

relativas en los gremios tróficos por sitio, podría intervenir de manera significativa en el reclutamiento de los propágulos de *Dipteryx*, por medio de la dispersión y depredación de semillas, al mismo tiempo que por la depredación y herbivoría de plántulas y brinzales.

Las posibles reducciones en la abundancia de las especies (usando como indicador la relación indicios/km) se pueden explicar debido a que la disminución significativa en el área del hábitat (producto de la fragmentación) tiene como consecuencia inmediata la reducción drástica de los tamaños efectivos de población de las especies presentes. Este efecto hace en especial sensible a especies con requerimientos de hábitat, ámbito de hogar o territorios grandes, al igual que especies con menor capacidad de moverse en áreas carentes de bosque (Dale *et al.* 1994, Crooks 2002). Comúnmente estas especies con la necesidad de ámbito de hogar o territorios grandes son las de mayor tamaño, lo que podría explicar su baja abundancia en bosques fragmentados. En los presentes resultados, se puede observar cómo el tamaño de los sitios evaluados se asocia con el número de especies, la complejidad de las cadenas tróficas y al comparar especies individuales también varía la abundancia relativa. La Selva (aproximadamente 1500 ha) posee el mayor número de especies, cadenas tróficas completas y mayores abundancias relativas de las especies. Starke (344 ha) presenta un menor número de especies, cadenas tróficas truncadas (con mamíferos omnívoros que cumplen la función del gremio carnívoro) y abundancias relativas menores para las especies presentes. Por último, Rojomaca (117 ha), presenta el menor número de especies de los tres bosques evaluados, cadenas tróficas incompletas y las abundancias relativas más bajas. De forma similar en estudios de Chiarello (1999) en bosques fragmentados de la zona Atlántica del Brasil, se encontró que el número de especies de mamíferos estuvo relacionado con el área de los bosques. En áreas de bosque mayores a 2000 ha las comunidades de mamíferos eran estructuralmente complejas con la presencia de depredadores. En cambio fragmentos de bosque de aproximadamente 200 ha albergaban comunidades más simples de mamíferos. Sin embargo, se debe considerar que para mantener poblaciones viables (alrededor de 500 individuos/especie) de mamíferos medianos, por ejemplo guatusas, es necesario un área mínima de bosque de 1500 ha (Robinson 1996). Lo que podría sugerir que en paisajes fragmentados, caracterizados por parches de bosque no mayores a 300 ó 400 ha, la conectividad del hábitat es un aspecto clave para la conservación de poblaciones de mamíferos medianos.

En forma integral los patrones observados de composición y de abundancia relativa de especies de mamíferos se podrían asociar a los efectos de un proceso de defaunación paulatino en el paisaje fragmentado. En forma conjunta a los efectos derivados de la reducción del hábitat y el aislamiento, la defaunación también puede ser provocada de manera directa por actividades del ser humano, como es la cacería. Esta actividad es propiciada en muchos casos por los caminos y vías de acceso que se generan en el manejo forestal (Bennett y Dahaban 1995).

Diversos estudios han señalado la magnitud y los posibles efectos de la cacería y su relación directa con la defaunación de los bosques (ver Robinson y Redford 1991, Redford 1992, Fa *et al.* 1995, Fitzgibbon *et al.* 1995, Bodmer *et al.* 1997, Wright *et al.* 2000). Las evidencias de presencia de perros domésticos, como se mencionó anteriormente, en los bosques bajo manejo forestal y estudios previos en la zona (ver Arias-Le Claire 2000 y Guariguata *et al.* 2002) sugieren que la cacería no es ajena a los sitios evaluados. En la investigación realizada en fragmentos del Atlántico de Brasil, Chiarello (1999) mencionó además, que las especies cazadas presentaron indicios de una menor abundancia en parches de bosque con una mayor presión de cacería. Adicionalmente, los resultados de la presente investigación señalan que especies de gran tamaño podrían estar amenazadas no sólo por la pérdida del hábitat, sino también por la presión de cacería. Por tanto, parece probable que en un escenario fragmentado, los parches de bosque bajo manejo forestal con incidencia de cacería estarían propensos a presentar arreglos de especies de mamíferos truncados o incompletos en su cadena trófica, como se observó en las evaluaciones realizadas. Estas serían evidencias de defaunación, de homogenización y reducción de la biodiversidad y posibles efectos perniciosos en los procesos de regeneración del bosque (Bawa y Seidler 1998, Arias-Le Claire 2000, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Wright *et al.* 2000).

Los resultados sugieren que el proceso de fragmentación, en general, podría haber provocado la pérdida paulatina de especies de mamíferos especialmente en los sitios bajo manejo forestal. Este fenómeno ya ha sido documentado en ésta y otras localidades neotropicales (ver Chiarello 1999, Guariguata *et al.* 2000). Los dos bosques fragmentados bajo estudio sufren del fenómeno de defaunación, aún cuando no se ha dado una pérdida por completo de las comunidades de mamíferos. Estos indicios destacan el papel ecológico que podrían cumplir este tipo de fragmentos al nivel de paisaje, principalmente si se hacen los esfuerzos necesarios para mantener o aumentar la conectividad entre parches de bosque. Por otro lado, diversas cualidades y procesos ecológicos de los bosques, clave en muchos casos para la sostenibilidad del manejo forestal en estos escenarios, podrían ser afectados significativamente si no se planifican estrategias que propicien la conservación de parches de bosque, que aumenten la conectividad (para reducir el efecto de la pérdida del hábitat) y limiten de manera significativa la caza ilegal de fauna.

Finalmente, las evaluaciones realizadas en las comunidades de mamíferos en el paisaje fragmentado de Sarapiquí, muestran cómo éstas responden de diversas maneras al fenómeno de fragmentación y al efecto simultáneo de actividades humanas como el manejo forestal y la cacería furtiva. Este patrón de respuestas divergentes ha sido documentado en diferentes localidades del neotrópico (Kattan 2002, Laurance y Bierregaard 1997). En este contexto los indicios de un proceso paulatino de defaunación en los bosques fragmentados bajo estudio permiten predecir efectos significativos sobre los procesos de regeneración de *Dipteryx*. Estas evidencias

podrían servir para dirigir inicialmente esfuerzos de conservación de las comunidades de estos vertebrados en los paisajes fragmentados y al mismo tiempo convertirse en herramientas para asegurar la sostenibilidad del manejo forestal de las poblaciones de *Dipteryx*.

*5.5 Implicaciones para la conservación y el manejo sostenible de *Dipteryx panamensis* en fragmentos de bosque de Sarapiquí*

Los resultados de la presente investigación y sus posibles aplicaciones e implicaciones para la conservación y el manejo forestal de *Dipteryx*, se deben interpretar considerando las condiciones de los sitios evaluados. En este sentido el diseño de la investigación incluyó árboles de dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal en condición de aislamiento sin un régimen de protección contra la cacería furtiva y una representación de bosque continuo protegido de la cacería en ausencia de actividades de manejo forestal en la actualidad.

En este contexto, el presente estudio sugiere que la regeneración exitosa de *Dipteryx* en bosques húmedos tropicales de tierras bajas sometidos a acciones de manejo forestal, es el resultado de la interacción de múltiples factores inherentes a la especie y al ambiente en que se encuentra. Aspectos como la acción de los dispersores y el efecto de los herbívoros podrían determinar en gran medida los niveles de reclutamiento de esta especie de interés ecológico y económico. Simultáneamente, la composición de especies de las comunidades faunísticas, en especial de mamíferos, podría afectar el balance entre propágulos dispersados, depredados y aquellos que logran establecerse exitosamente en el bosque. Igualmente, la regeneración puede ser influenciada por las condiciones de relieve del terreno, los aspectos de distribución lumínica, la competencia individual de los árboles parentales, la historia de uso de la tierra del parche boscoso, las condiciones de los fragmentos de bosque como su forma y tamaño, además del contexto de paisaje en el que se encuentran. Pareciera prudente incluir como parte de las decisiones de manejo, el desarrollo del aprovechamiento de esta especie forestal en sitios donde las comunidades de mamíferos presenten un mejor estado de conservación. A la vez, se deben establecer medidas necesarias para evitar la desaparición de esta fauna por reducción en el hábitat, cacería y erosión genética por aislamiento. De forma concomitante y para asegurar el éxito del reclutamiento de *Dipteryx*, los criterios de manejo forestal sostenible podrían contemplar aspectos como la pendiente del terreno para la selección de árboles semilleros, los niveles de competencia a la que están sometidos los árboles portadores, así como posibles diferencias en los requerimientos ecológicos de las categorías de regeneración.

Los resultados obtenidos en conjunto con diversos estudios realizados con esta especie en la misma zona y en otros paisajes de bosques neotropicales, indican que el proceso de regeneración de *Dipteryx* a escala de paisaje

fragmentado, depende en gran medida de la composición y la complejidad de las comunidades de fauna. Especies de mamíferos como la guatusa, el tepezcuintle, los saínos, algunos murciélagos y hasta ciertas especies de aves, en un efecto conjunto pueden cambiar las tasas de dispersión y depredación de semillas, germinación y establecimiento de propágulos y a largo plazo el reclutamiento y éxito de los individuos juveniles de *Dipteryx* (Bonaccorso *et al.* 1981, De Steven y Putz 1984, Clark y Clark 1985 y 1987b, Flores 1992, Forget 1993, Chapman y Chapman 1995, Coley y Barone 1996, Asquith *et al.* 1997, Cintra y Horna 1997, Reid 1997, Wunderle 1997, Guariguata y Pinard 1998, Guariguata 1998, Arias-Le Claire 2000 y Guariguata *et al.* 2000 y 2002).

Los indicios acumulados en las presentes evaluaciones de la mastofauna, al igual que los obtenidos por Arias-Le Claire (2000) y Guariguata *et al.* (2000 y 2002) destacan en el paisaje fragmentado de Sarapiquí, la importancia de la conectividad del hábitat para mantener especies de mamíferos. Este grupo posiblemente juega papeles ecológicos de importancia para la regeneración de los bosques de la zona Norte de Costa Rica. Las evidencias sugieren que en este contexto fragmentado posiblemente parches de bosque de 100 a 300 hectáreas mantienen poblaciones de mamíferos de pequeño y mediano tamaño. Esto sugiere que el fenómeno de defaunación (por pérdida de hábitat y cacería) ha provocado la extinción local de especies, en especial las de gran tamaño o con grandes ámbitos de hogar o territorio y particularmente las del gremio trófico carnívoro. Por otra parte, los resultados destacan el potencial de dichos fragmentos y señalan la necesidad de realizar acciones que fomenten la conectividad entre parches para conservar comunidades de fauna a nivel del paisaje. Los esfuerzos de conservación de fauna en ambientes fragmentados podrían tener una importancia particular para la regeneración de los bosques de la zona y de *Dipteryx* en especial. Más aún si se considera que posibles alteraciones en las comunidades de mamíferos podrían afectar significativamente los patrones de regeneración del bosque (Dirzo y Miranda 1990, 1991, Asquith *et al.* 1997, 1999, Guariguata *et al.* 2000). En este sentido conviene establecer estrategias de manejo en los bosques que busquen la sostenibilidad de las comunidades de mamíferos, como un requisito paralelo a la sostenibilidad del recurso forestal.

En general, se ha documentado en diversos estudios que el fenómeno de fragmentación tiene efectos perniciosos sobre el proceso de regeneración del bosque y en especies particulares. Se han encontrado fragmentos de bosque con reducciones en la producción y la lluvia de semillas, dispersión de propágulos restringida, aumentos en la depredación tanto de las semillas como de las plántulas y brinzales, así como patrones limitados de desempeño y crecimiento de las plántulas; todo esto asociado a bajos niveles en el número de plántulas, brinzales y juveniles (Benitez-Malvido 1998, Laurance *et al.* 1998, Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Estos procesos y evidencias acumuladas en paisajes fragmentados de usos múltiples de la tierra,

representan condiciones adversas para la sostenibilidad del manejo forestal en los parches de bosque de estos escenarios. Guariguata *et al.* (2000) plantearon que la producción forestal en bosques del noreste de Costa Rica adyacente a parques y áreas protegidas podría ser una estrategia para mitigar los efectos de la fragmentación. Esto debido a que los remanentes de bosque en estas zonas probablemente mantienen poblaciones de plantas y animales con mayor viabilidad ecológica, en comparación con parches de bosque aislados en el paisaje. Además presentan condiciones mucho más favorables para el desarrollo de acciones que aumenten de la conectividad. Igualmente, estas medidas podrían tener un efecto positivo si realmente en las áreas protegidas y las zonas de amortiguamiento se logra contrarrestar el efecto de la cacería y la extracción ilegal del recurso forestal. Por otra parte, los parches más alejados de las áreas protegidas mayores a 100 hectáreas podrían convertirse en una opción alternativa para el manejo forestal sostenible, siempre y cuando se realicen esfuerzos efectivos para lograr la conectividad entre los remanentes cercanos. De esta manera, la actividad forestal, y en especial la que incluye especies como *Dipteryx*, tendría posibilidades de ser efectivamente sostenible. Adicionalmente, con esta última opción se podría liberar paulatinamente la presión de una mayor actividad humana y extracción de madera en las zonas de amortiguamiento de las áreas protegidas.

Finalmente, se debe considerar de forma imprescindible la puesta en marcha de estrategias de conservación que desaceleren la defaunación y minimicen el efecto de la fragmentación, tanto en las comunidades de mamíferos como en los procesos ecológicos asociados a la regeneración del bosque. De manera conjunta, las técnicas y los criterios del manejo forestal deben asegurar de forma efectiva la regeneración particularmente de las especies que se aprovechan y que poseen cualidades que las hacen vulnerables a los procesos de fragmentación, como es el caso de *Dipteryx*. En este sentido, es fundamental la utilización generalizada de técnicas de aprovechamiento de bajo impacto, que además incorporen con una mayor especificidad consideraciones ecológicas para el manejo y silvicultura de las especies arbóreas. De otra manera en los bosques neotropicales el manejo forestal de las especies maderables dispersadas bióticamente, fundamentado en criterios para la simulación de claros naturales y la generación de cambios en la luminosidad que favorece la regeneración a partir de semillas, tendrá pocas opciones de ser potencialmente sostenible en los actuales paisajes fragmentados de usos múltiples de la tierra.

6. Conclusiones

- El proceso de regeneración de *Dipteryx* no presenta diferencias en el número de propágulos al comparar dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal y una representación de bosque continuo protegido.
- La razón juvenil:adulto para *Dipteryx* no varió estadísticamente en los fragmentos de bosque y en el bosque continuo. Esta semejanza se puede fundamentar en patrones homogéneos de la distribución espacial y temporal de los factores ambientales que determinan los procesos de regeneración en estos sitios.
- El número de propágulos de *Dipteryx* por categoría de regeneración varió entre los sitios evaluados. Las plántulas fueron más abundantes que las clases de mayor tamaño y de la misma manera los brinzales fueron más abundantes que los latizales bajos y altos.
- El fragmento de bosque Starke presentó una distribución de la regeneración semejante a una estructura coetánea, generalmente asociada a bosques secundarios jóvenes o sitios bajo el efecto de disturbios o alteraciones frecuentes. Lo cual se puede asociar con el tiempo transcurrido después de la última intervención maderera y a la actual aplicación de tratamientos silviculturales.
- El fragmento de bosque Rojomaca presentó una distribución de propágulos semejante a una “J” invertida, asociada a comunidades disetáneas. Este patrón se podría relacionar con que este sitio sufrió la extracción selectiva de madera hace casi 18 años, permitiendo el desarrollo de la vegetación muy similar a la de un bosque secundario maduro o primario intervenido.
- El bosque continuo protegido de La Selva presentó una distribución de la regeneración, según su tamaño, en una estructura de “J” invertida truncada. Este patrón se asocia a bosques primarios, primarios intervenidos y secundarios maduros.
- Los resultados obtenidos indican que el diámetro de los árboles reproductivos de *Dipteryx* se correlaciona positivamente con la cantidad de regeneración coespecífica encontrada en las parcelas triangulares de muestreo. De esta manera, incrementos en el diámetro del árbol parental se asocian con aumentos en la cantidad de propágulos.

- El índice de competencia, como un indicador de la presión a la que están sometidos los árboles adultos de *Dipteryx*, se correlacionó negativamente con la cantidad de regeneración coespecífica ubicada en las parcelas triangulares de muestreo. En este sentido, un incremento en la competencia se relaciona con una disminución en el número de propágulos.
- La altura total de los árboles adultos de *Dipteryx* no mostró una influencia sobre la cantidad de regeneración coespecífica en las parcelas triangulares de muestreo.
- Las dimensiones de la regeneración de *Dipteryx* encontradas en los tres bosques de estudio, muestran diámetros similares, con una leve tendencia a que esta variable sea mayor en los fragmentos en comparación con el bosque continuo. Por su parte la altura de los propágulos fue mayor en el fragmento de Starke en comparación con Rojomaca y La Selva. Las tendencias en el tamaño de los propágulos sugieren un mayor crecimiento de la regeneración en Starke y Rojomaca que en La Selva.
- Las distancias respecto al árbol progenitor a las que se encontraron los propágulos de *Dipteryx* en las parcelas triangulares de muestreo, fueron mayores en La Selva que en los fragmentos bajo manejo forestal. Este patrón se puede relacionar con la acción de la fauna dispersora en el bosque protegido.
- Las dimensiones en diámetro y altura de la regeneración de *Dipteryx*, así como la distancia a la que se encontraron los propágulos respecto al progenitor, se correlacionan con el diámetro del árbol adulto y la competencia que éste sufre (evaluada mediante el índice de competencia). Los árboles adultos con mayores dimensiones diamétricas se asociaron con un mayor número de propágulos de diámetros y alturas menores, esto debido a una alta producción de propágulos que naturalmente presenta una mayor proporción plántulas (individuos de menor tamaño).
- El índice de competencia se correlacionó positivamente con las dimensiones de la regeneración y la distancia de los propágulos respecto al árbol progenitor. Esto se puede explicar debido a que los sitios con mayor densidad de fustes y por ende un mayor efecto de la competencia, propician que los propágulos sean más altos y de mayor diámetro, en especial para captar mayores cantidades de luz. Igualmente, el aumento de los niveles de competencia podría incrementar la mortalidad de propágulos en las cercanías del árbol parental, que también resultaría por un efecto densodependiente. En conjunto esto explica la relación entre el índice de competencia y la distancia a la que se encontraron los propágulos respecto al árbol parental.

- El porcentaje de cobertura de dosel en las parcelas triangulares de muestreo de los propágulos de *Dipteryx*, aún cuando varió entre los sitios, no fue determinante para explicar las variaciones en el número, el diámetro y la altura de la regeneración. En este sentido, pareciera probable que las condiciones de luminosidad en los bosques estudiados cubren los requerimientos de luz de los propágulos de *Dipteryx*. No obstante, los requerimientos lumínicos particulares de las plántulas y los brinzales podrían explicar las diferencias de abundancia de estas categorías en los sitios de estudio.
- Los porcentajes de pendiente del terreno en las parcelas triangulares de muestreo de la regeneración de *Dipteryx* se asociaron con el número, el diámetro, la altura y la distancia a la que se encontraron los propágulos en relación con el árbol progenitor. La pendiente del terreno pareciera ser un factor importante en el proceso de regeneración de esta especie.
- Los resultados obtenidos en las evaluaciones de mamíferos en los tres sitios de estudio indican que los fragmentos de bosque evaluados sufren de un proceso paulatino de defaunación, aunque la diversidad de mamíferos a escala de paisaje se mantiene. En este sentido las evidencias recopiladas en esta investigación sugieren que los fragmentos de bosque cumplen ecológicamente un papel importante en la conservación de la biodiversidad.
- Los resultados obtenidos en las evaluaciones de mamíferos en este paisaje fragmentado, evidencian la relación que existe entre el número de especies, la complejidad de las comunidades y el tamaño del hábitat. Los sitios de mayor área presentaron un mayor número de especies de mamíferos, al igual que una mayor complejidad en su composición.
- La composición de la mastofauna en los sitios de estudio, podría sugerir que los fragmentos de bosque bajo el efecto del manejo forestal, no son capaces de albergar poblaciones de mamíferos de gran tamaño, pero sí un arreglo de especies de pequeño a mediano tamaño. De igual manera, los fragmentos bajo manejo no poseen cadenas tróficas completas de mamíferos, lo que sí se encontró en el bosque protegido de La Selva.
- En las evaluaciones de mamíferos realizadas en ambos fragmentos de bosque se encontraron evidencias de cacería furtiva. Esto coincide con estudios previos realizados en la zona y confirman la necesidad de establecer acciones que prevengan o disminuyan esta actividad.

- Pareciera probable que las cualidades y los procesos ecológicos de los bosques, en estos escenarios fragmentados, se podrían alterar significativamente debido a los desequilibrios en las comunidades de mamíferos de los parches bajo manejo forestal. Esto determina la importancia de posibles estrategias de conservación de fragmentos que aumenten la conectividad y limiten los efectos perniciosos de las actividades humanas.
- Las evidencias de este estudio sugieren que la regeneración de *Dipteryx* es influenciada por el diámetro del árbol progenitor y la competencia interespecífica que este sufre. Igualmente, pareciera que la dinámica de reclutamiento de esta especie es determinada por factores como la pendiente del terreno y aspectos de micrositio y microclima (como luz, temperatura, humedad, nutrientes del suelo, entre otros), que actúan simultáneamente con procesos a escala de paisaje y variaciones en las comunidades de mamíferos.
- La información recopilada podría servir de base para establecer herramientas efectivas en la toma de decisiones para el manejo forestal en fragmentos de bosque. De este modo, las técnicas de manejo de *Dipteryx* en estos remanentes deben considerar aspectos como la competencia interespecífica y hábitats aptos para la regeneración. Igualmente, se deben mejorar los criterios de selección de los individuos portadores o remanentes.
- En el manejo forestal de remanentes de bosque en paisajes de usos múltiples de la tierra, es necesario asegurar la regeneración particularmente de las especies que se aprovechan y que poseen cualidades que las hacen vulnerables a los procesos de fragmentación. Para esto es particularmente importante el uso de técnicas de aprovechamiento de bajo impacto con una mayor especificidad en las consideraciones ecológicas para el manejo y silvicultura de las especies arbóreas. Sin estas condiciones el manejo forestal de especies como *Dipteryx* tendrá pocas opciones de ser potencialmente sostenible. Paralelamente, estas estrategias de manejo forestal deberían incluir acciones efectivas para la conservación de las poblaciones de mamíferos tanto en el ámbito de los fragmentos de bosque como a escala de paisaje.

7. Referencias bibliográficas

- Arias-Le Claire, H. 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. Tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 69 p.
- Arias-Le Claire, H. 2004. Aspectos ecológicos de la fragmentación y el aislamiento en el noreste de Costa Rica. Propuesta de investigación para presentación oficial ante el Consejo Institucional de investigación, Universidad Estatal a Distancia. Mimeografía de documento sin publicar. San José, Costa Rica. 44 p.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) Ecología y conservación de bosques neotropicales. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 377-406 pp.
- Asquith, N.M.; Terborgh, J.; Arnold, A.E.; Riveros, M. 1999. The fruits the agoutilate: *Hymenea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15:229-235.
- Asquith, N.M.; Wright, S.J.; Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical Forests?. Evidence from Panama. *Ecology* 78 (3): 941-946.
- Augsburger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distances, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65 (6): 1705-1712.
- Bawa, K.; Krugman, S. 1991. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M. (Eds) Rain forest regeneration and management. Volumen 6. Unesco. New Jersey, USA. 119-136.
- Bawa, K.S; Seidler, R. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology* 12(1): 46-55.
- Bazzaz, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M. (Eds) Rain forest regeneration and management. Volumen 6. Unesco. New Jersey, USA. 91-118.
- Begon, M.; Harper, J.; Townsend, C. 1999. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3rd Ed. Oxford. Blackwell. UK. 1068 p.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 380-389.
- Benitez-Malvido, J; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of Forest Fragmentation on Understorey Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17(2): 389-400.
- Bennett, A. 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, SZ. IUCN. 254 p.
- Bennett, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. Blanch, J.M. IUCN. San José. 276 p.
- Bennett, E.L; Dahaban, Z. 1995. Wildlife responses to disturbances in Sarawak and their implications for forest management. In: Primack, R.B; Lovejoy, T.E. eds. *Ecology, Conservation and Management of Southeast Asian Rainforests*. US. Yale. p. 66-86.
- Bodmer R.E., Eisenberg J.F., Redford K.H. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian Mammals. *Conservation Biology* 11: 460-466.
- Bonaccorso, F.J.; Glanz, W.E.; Sanford, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Revista de Biología Tropical* 28 (1): 61-72.
- Brokaw, N. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett, S.; White, P. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc. London, U.K. 472p.
- Brokaw, N. 2002. Recuadro 22.1 : La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical. In Guariguata, M.; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 564-565 pp.

- Butterfield, R. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. In: McDade, L.; Bawa, K.; Hespenheide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 317-328.
- Cabrelli, D. 1992. Efecto de la radiación solar bajo dosel sobre el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables en el bosque húmedo tropical y su respuesta a la intervención silvicultural. Tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 113 p.
- Cavelier, J.; Vargas, G. 2002. Procesos hidrológicos. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 145-165 pp.
- CCT. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Según clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Escala 1:200 000, Proyección Lambert Norte. IGN, MOPT, San José, Costa Rica.
- Chapman, C. A.; Chapman, L. J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology*. 9 (3): 675-678.
- Chapman, C. A.; Chapman, L. J. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six african tree species. *Journal of Ecology* 12:491-504.
- Chazdon, R.; Careaga, S.; Webb, C.; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological monographs* 73: 331-347.
- Chazdon, R.J.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon, R. ; Montgomery, R. 2002. La adquisición de carbono en las plantas. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 225-250 pp.
- Chiarrello, A. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71-82.
- Cintra, R.; Horna, V. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 257-277.
- Clark, D. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 193-221 pp.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3): 315-344.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66(6): 1884-1892.
- Clark, D. ; Clark, D. 1987a. Análisis de regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos técnicos y prácticos. *Revista Biotrópica* 35: 41-54.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1987b. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19(3): 236-244.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 2008. Lluvia de semillas y regeneración de *Dipteryx panamensis* (entrevista). Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica, Estación Biológica La Selva, Organización de Estudios Tropicales. Comunicaciones personales.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rainforest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Rich, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25 :397-407.
- Coley, P.D.; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annuals Reviews in Ecological Systematics* 27: 305-335.
- Courchamp, F.; Langlais, M.; Sugihara, G. 1999. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68: 282-292.

- Crooks, K.R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16: 488-502
- Dale, V.H.; Pearson, S.; Offerman, H.L.; O'Neill, R.V. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in Central Amazon. *Conservation Biology* 8(4): 1027-1036.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. In Guariguata, M.; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 344-375 pp.
- Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. CATIE. Serie técnica. Informe técnico nº 298. 38 p.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 10: 369-383.
- De Steven, D.; Putz F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dirzo, R. 2002. Una selva es más que sus plantas: la defaunación contemporánea como evidencia. In: Guariguata, M.; Kattan, G. eds. *Ecología de bosques lluviosos neotropicales*. CR. IICA (Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura).
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4 (4): 444-447.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a cause of possible consequences of contemporary defaunation. In: Price, P.W.; Lewinshon, T.M.; Fernandes, G.W.; Benson, W.W. eds. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical Temperate Regions*. New York. WILEY. p. 273-287.
- Esquivel, E. 2004. Aplicación de un índice de competencia según la tolerancia de especies arbóreas de bosque húmedo tropical de Costa Rica y su relación con el incremento diamétrico. Tesis de licenciatura, UNED, San José, Costa Rica. 80 p.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R.; Vasquez-Yanes, C. 1984. Observation on fruiting and dispersal of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16: 315-318.
- Estrada, A.; Rodríguez, A.; Sánchez, J. 2005. Evaluación y categorización del estado de la conservación de plantas en Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica. INBio. SINAC. 228 pp.
- Fa J.E., Juste J., Peres del Val J., Castroviejo J. 1995. Impact of marketing on mammal species in Equatorial Guinea. *Conservation Biology* 9: 1107-1115.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S.; Rojas, G.; Strain, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl. 1): 97-110.
- Finegan, B. 1997. Comunidades de bosques tropicales: historia, perturbación y el efecto del ambiente físico. Borrador del curso Bases ecológicas para el manejo de bosques tropicales. CATIE.
- Fitzgibbon C.D., Mogaka H., Fanshawe J.H. 1995. Subsistence hunting in Arabuko-Sukoke forest, Kenya, and its effects on Mammal populations. *Conservation Biology*, 9: 1116-1126.
- Fleming, T.; Breitwisch, R.; Whitesides, G. 1987. Patterns of Tropical vertebrates frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 91-109.
- Fleming, T.; Heithaus, R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and structure of tropical forest. *Biotropica* 13 (suppl: Reproductive Botany): 45-53.
- Flores, E.M. 1992. *Dipteryx panamensis*. Árboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 1 (1): 1-22.
- Flores-Vindas, E.; Obando-Vargas, G. 2003. *Dipteryx panamensis*. Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago. 324-331 p.

- Forero, A. 2001. Efectos de borde en la vegetación de remanentes de bosque muy húmedo tropical. Tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Forget, P. M. 1990. Seed-dispersal of *Voucapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459-468.
- Forget, P. M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 24 (3): 408-414.
- Forget, P.M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panamá. *Oecologia* 94: 255-261
- Forget, P. M. 1994. Recruitment pattern of *Voucapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* 26 (4): 408-419.
- Forget, P.; Milleron, T. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panamá. *Oecologia* 87: 596-599.
- Forget, P. M.; Muñoz, E.; Giles, E. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26(4): 420-426.
- Forget, P.M. Sabatier, D. 1997. Dynamics of seedling shadow of frugivore-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 13: 767-773
- Forman, R. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge, UK. 632 p.
- Gorchov, D. L.; Cornejo, F.; Ascorra, C.; Jaramillo, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108: 339-349.
- Guariguata, M. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Serie Técnica. Informe Técnico/CATIE n° 304. Turrialba, CR. CATIE. 27 p.
- Guariguata, M.; Arias-Le Claire, H.; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34(3): 405-415.
- Guariguata, M.; Kattan, G. (edit) 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Edit. Libro Universitario Regional-LUR, EULAC-GTZ. San José, Costa Rica.
- Guariguata, M.; Rosales, A.; Finegan, B. 2000. Seed removal and seed fate in two selectively logged forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4): 1046-1054.
- Guariguata, M.; Dupuy, J.M. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29:15-28.
- Guariguata, M; Pinard, M. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.
- Guariguata, M. ; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 193-221 pp.
- 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.
- Hammond, D. S.; Gourlet-Fleury, S.; van der Hout, P.; ter Steege, H.; Brown, V.K. 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significant of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-116.
- Groom, M.J. 2006. Treats to biodiversity. In Groom, M. J. ; Meffe, G.; Carroll, C. *Principles of Conservation Biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 63-110 pp.
- Groom, M. J. ; Meffe, G.; Carroll, C. 2006. *Principles of Conservation Biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 793 p.

- Hammoud, D.; Gourlet-Fleury, S.; Van der Hout, P.; ter Steege, H.; Brown, V. 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal modes, seeds size and taxonomic affinity to tropical rainforest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-116.
- Harrinton, G. N. ; Irvine, A. K. ; Crome, F. H. ; Moore, L. A. 1997. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments : A study of higher-order interactions In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. 292-303 pp.
- Hartshorn, G. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 59-81 pp.
- Hartshorn, G. S. ; Hammel, B. E. 1994. vegetation types and floristic patterns. In: McDade, L., Bawa, K., Hespenehede, H. & Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. 73-89 pp.
- Hernández, R.; Fernández-Collado, C.; Baptista, P. 2006. *Metodología de la investigación*. Cuarta edición. McGraw Hill. Mexico DF. Mexico. 850 p.
- Hobbs, R. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem process in the Western Australian Wheatbelt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Hogan, K. ; Machado, J. 2002. La luz solar : consecuencias biológicas y medición. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 119-143 pp.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L. R., Poveda, L., Jimenez, Q. 1997. *Árboles de Costa Rica*. Volumen 1. 2 ed. CCT, San José, Costa Rica. 522 p.
- Howe, F. H. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist* 114: 925-931.
- Howe, F. H.; Westley, L.C. 1986. Ecology of pollination and seed dispersal. In: Crawley, M. J. *Plant Ecology*. US.Blackwell. p. 185-215.
- Howe, F. H.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Howe, F. H. ; Schupp, E. W. ; Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 62 : 781-791.
- Iida, S.; Nakashizuka, T. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management* 73: 197-210.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104 (940): 501-527.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Johns, J.S.; Barreto, P. ; Uhl, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89 : 59-77.
- Jiménez, Q. 1999. *Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica*. 2ed. InBio. Heredia, Costa Rica. 187 p.
- Kapos, V.; Wandelli, E.; Camargo, J.; Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. p. 33-44.
- Kattan, G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 561-590 pp.
- Kattan, G. ; Alvarez-Lopez, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. In Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). 1996. *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. 3-18 pp.

- Kellman, M. ; Tackaberry, R. ; Meave, J. 1996. The consequences of prolonged fragmentation : lessons from Tropical Gallery Forests. In Schelhas, J. ; Greenberg, R. (Eds) Forest patches in tropical landscapes. Island press. Washington , DC. 37-58 p.
- Kress, W.; Beach, J. 1994. Flowering plant reproductive systems. In McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. US. Chicago. 161-182 p.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas- posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Trad por Carrillo, A. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Rossdorf, Alemania. 335 p.
- Laurance, W. 1997. Introduction. Section II. Physical processes and edge effects. In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. 29-31 pp.
- Laurance, W. 2002. Recuadro 22.1 Nuevas perspectivas sobre la fragmentación de los bosques amazónicos. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) Ecología y conservación de bosques neotropicales. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 566-567 pp.
- Laurance, W; Bierregaard, R. eds. 1997. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. 616 p.
- Laurance, W.; Ferreira, L.; Rankin-de Merona, J.; Laurance, S.; Hutchings, R.; Lovejoy, T. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. Conservation Biology 12(2): 460-464.
- Leigh, E.G. Jr; Wright, S.J.; Herre, E.A. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. Evolutionary Ecology 7: 76-102.
- Levey, D. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology: 1076-1089.
- Lezcano, H. 2001. Influencia de la fragmentación en la estructura y composición del bosque natural, zona del Canal de Panamá. Tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 54 p.
- Lezcano, H. ; Finegan, B. ; Condit, R. ; Delgado, D. 2002. Variación de las características de la comunidad vegetal en relación con el efecto de borde en fragmentos de bosque. Las pavas, Cuenca del Canal de Panamá. Revista Forestal Centroamericana, comunicación técnica. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 38 p.
- Lieberman, M.; Lieberman, D.; Peralta, R.; Hartshorn, G.S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 11: 161-178.
- Loiselle, B.; Ribbens, E.; Vargas, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. Biotropica 28: 82-95.
- Lott, R.H.; Harrington, G.N.; Irvine, A.K.; McIntyre, S. 1995. Density-dependent seed predation and plant dispersion of the tropical palm *Normanbya normanbyi*. Biotropica 27(1): 87-95.
- Louman, B. ; Quirós, D. ; Nilsson, M. Eds. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Serie Técnica. Manual Técnico/CATIE n° 46. Turrialba, CR. CATIE. 265 p.
- Malcolm, J. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. 207-221 p.
- Matthews, E.; Payne, R.; Rohweder, M.; Murray, S. 2000. Pilot analysis of global ecosystems. Forest ecosystems. World Resources Institute. Washington DC. USA. 74 p.
- McClanahan, T. R.; Wolfe, R. W. 1987. Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. Vegetatio 71: 102-112.
- 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.
- McDade, L.; Hartshorn, G. 1994. La Selva Biological Station. In: McDade, L., Bawa, K., Hespeneide, H. & Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. US. Chicago. 6-18 p.

- Medellin, R.A. 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of Opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 26 (4): 400-407.
- Medellin, R.A.; Equihua, M. 1998. Mammal species richness and habitat use and rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*. 35: 13-23.
- Meffe, G.; Carroll, C. 1997. *Principles of Conservation Biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 729 p.
- Middleton, B.A.; Mason, D.H. 1992. Seed herbivory by nilgai feral cattle, and wildboar in the Keoladeo National Park, India. *Biotropica* 24(4): 538-543.
- Montagnini, F. 1994. Agricultural systems in the La Selva region. In: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US Chicago. p. 307-316.
- Montagnini, F.; Jordan, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In: Guariguata, M.; Kattan, G. (Eds). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. 1ª Edic. Libro Universitario Regional-LUR, EULAC-GTZ. San José, Costa Rica. 167-191 p.
- Municipalidad de Sarapiquí. S.f. Plan operacional del cantón de Sarapiquí. Heredia, Costa Rica.
- Murawshy, D.A.; Hamrick, J.L. 1991. The effect of the density of flowering individuals and the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas, J.; Greenberg, R. eds. *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. p. 19-36
- Myers, N. 1997. Global Biodiversity II: Losses and threats. In Meffe, G.; Carroll, C. *Principles of Conservation Biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 123-158 p.
- Nason, J. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. Capítulo 13. 299-327. In: Guariguata, M.; Kattan, G. (edit). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Edit. Libro Universitario Regional-LUR, EULAC-GTZ. San José, Costa Rica.
- Nason, J.D.; Aldridge, P.R.; Hamrick, J.L. 1997. Dispersal and the dynamics of the generic structure in fragmented tropical tree populations. In: Laurance, W.; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. p. 29-31.
- Nepstad, D.; Uhl, C.; Serrão, E. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.; Baker, H.; Colwell, R. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn (Eds) *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Hicago, USA. 142-160 p.
- Nicotra, A.; Chazdon, R.; Iriarte, S. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80 : 1908-1926.
- Noss, R.; Csuti, B. 1997. Habitat fragmentation. In Meffe, G.; Carroll, C. *Principles of Conservation Biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 269-304 p.
- Noss, R.; Csuti, B.; Groom, M. J. 2006. Habitat fragmentation. In Groom, M. J.; Meffe, G.; Carroll, C. *Principles of Conservation Biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 213-252 pp.
- Organización de Estudios Tropicales (OET). 2006. Base de datos: Laboratorio de sistemas de información geográfica de la Estación Biológica La Selva (en línea). San José, Costa Rica. Consultada 6 de enero, 2006. Disponible en: www.oet.ac.cr/en/laselva/gis.shtml
- Pannell, C. M. 1989. The role of animals in natural regeneration and the management of Equatorial rain forest for conservation and timber production. *Commonwealth Forestry Review* 68 (4): 309-313.
- Peres, C.; Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.

- Peres, C.; Schiesari, L.; Dias-Leme, C. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 13: 69-79.
- Pickett, S.; White, P. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc. London, U.K. 472p.
- Prange, S.; Gehrt, S. 2004. Changes in mesopredator-community structure in response to urbanization. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1804-1817
- Programa Estado de la Nación. 2002. *Estado de la Nación en Desarrollo Humano Sostenible: Octavo informe*. San José, Costa Rica. 366p.
- Programa Estado de la Nación. 2004. *Estado de la Nación en Desarrollo Humano Sostenible: Décimo informe*. San José, Costa Rica. 448p.
- Programa Estado de la Nación. 2005. *Estado de la Nación en Desarrollo Humano Sostenible: Undécimo informe*. San José, Costa Rica. 432 p.
- Quesada, R. 2007. Tamaño del diámetro de copa de *Dipteryx panamensis*. Cartago, Costa Rica, Centro de Investigación Integración Bosque Industria, Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Comunicaciones personales.
- Ramírez, E. 2000. Estudio de la regeneración natural en bosques intervenidos, la Vigen, Sarapiquí, sector Boca Tapada, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. ITCR. Cartago, Costa Rica. 118 p.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42 (6): 412-422.
- Ridley, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout world*. Ashford, Kent, England: L. Reeve.
- Robinson, J.G. 1996 Hunting wildlife in forest patches: An ephemeral resource. In: Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. 426 p.
- Robinson, G., Handel, S. 1993. Forest restoration on a closed landfill: Rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 2: 271-278.
- Robinson, J.G.; Redford, K.H. 1991. Sustainable harvest of neotropical forest animals. In: *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago. p. 415-429.
- Sánchez, P. 2002. Estudio del efecto de los factores ambientales precipitación, luz y topografía sobre la abundancia, distribución y dinámica de la regeneración en estado de latizal, en cuatro bosques secundarios de la región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. ITCR, Cartago, Costa Rica. 113 p.
- Sánchez-Azofeifa, Quesada-Mateo C.; Gonzales-Quesada, P.; Dayanandan, S.; Bawa, K. 1999. Protected areas and conservation of biodiversity in the tropics. *Conservation Biology* 13: 407-411.
- Saunders, D.; Hobbs, R.; Arnold, G. 1993. The Kellerberrin Project on fragmented landscapes: a review of current information. *Biological Conservation* 64: 185-192.
- Saunders, D.; Hobbs, R.; Margules, C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Schelhas, J.; Sánchez-Azofeifa, A. 2006. Post-frontier forest change adjacent to Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Human Ecology*.
- Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). 1996. *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. 426 p.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71(2): 504-515.
- Schupp, E.W.; Frost, E.J. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21(3): 200-203.
- Shugart, H. 1984. *A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag. New York. U.S.A. 278p.

- Smythe, N. 1978. The natural history of Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*). Smithsonian Contribution to Zoology. 257: 1-52.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21: 50-56.
- Smythe, N. 1991. *Dasyprocta punctata* y Agouti paca (Guatusas, cherenga, agouti, tepezcuinte, paca). In: Janzen, D.H. ed. Historia natural de Costa Rica. 2 ed. Trad. M. Chavarría. San José, CR. Editorial Universidad de Costa Rica. p. 477-479
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24(2b): 283-292.
- Terborgh, J.; Wright, S. J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75(6): 1829-1833.
- Turton, S. M. ; Freiburger, H.J. 1997. Edge and aspects effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, Northeast Australia. In Laurance, W.; Bierregaard, R. (Eds) *Tropical Forest Remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. USA. 45-54 pp.
- Uhl, C. 1988. Restoration of degraded lands in the Amazonian basin. In: Wilson, E.O. ed. *Biodiversity*. Washington D.C. National Academy Press. p. 326-332
- Uhl, C. ; Vieira, I.C.G. 1989. ecological impacts of selective logging in the brazilian amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Pará. *Biotropica* 21 (2) : 98-106
- Viana, V. ; Tabañez, A. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlanticmoist forest. In Schelhas, J. ; Greenberg, R. (Eds) *Forest Patches in tropical landscapes*. Island press. Washington, DC. USA. 151-167 p.
- Vitousek, P.M; Mooney, H.A; Lubchenco, J; Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wadsworth, F. 2000. Producción forestal para América tropical. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Servicio Forestal. Washington, D.C., USA. 563 p.
- Watson, V.; Cervantes, S.; Castro, C.; Mora, L.; Solís, M.; Porras, I.; Comejo, B. 1998. Abriendo espacio para una mejor actividad forestal. San Jose, CR.CCT (Centro Científico Tropical). 110 p.
- West, D.; Shugart, H.; Botkin, D. 1981. *Forest sucesion: concepts and apliccation*. Springer-Verlag. New York. U.S.A. 517p.
- West, R.J. 1989. Cone depredations by the red squirrel in black spruce stands in Newfoundland: implications for commercial cone collection. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 1207-1210.
- Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to Tropical rain forest*. Oxford University press. E. U. 226 p.
- Whitmore, T. C. 1991. *An introduction toTropical rain forest*. US. Oxford. 226 p.
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. In Laurance, W.; Bierregaard, R. (Eds) *Tropical Forest Remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. USA. 3-12 pp.
- Whitmore, T. C. 1998. *An introduction to Tropical rain forest*. 2 ed. Oxford. US. 282 p.
- World Resource Institute. 1994. *World Resources 1994-95: A guide to the global environment*. Oxford University Press. USA.
- Wright, S.J.; Gompper, M.E.; De León, B. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71(2): 279-294
- Wright, S.J.; Zeballos, H.; Domínguez, I.; Gallardo, M.M.; Moreno, M.; Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal an seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology* 14(1): 227-239
- Wunderle, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in acelerating of native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235
- Zamora, J.; Quirós, D. (compil). 2000. Terminología forestal de uso común en Centroamérica. Manejo Forestal Tropical N° 14. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 8 p.