INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES DEL HUMEDAL LLANURA COSTERA, REFUGIO NACIONAL DE VIDA SILVESTRE MIXTO GANDOCA – MANZANILLO, LIMÓN, COSTA RICA.

TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL CON EL GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA

GUSTAVO DELGADO MARTÍNEZ

CARTAGO, COSTA RICA, 2020

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES DEL HUMEDAL LLANURA COSTERA, REFUGIO NACIONAL DE VIDA SILVESTRE MIXTO GANDOCA – MANZANILLO, LIMÓN, COSTA RICA.

TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL CON EL GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA

GUSTAVO DELGADO MARTÍNEZ

CARTAGO, COSTA RICA, 2020

RESUMEN

Gustavo Delgado Martínez[1]

El presente trabajo tuvo como objetivo evaluar la estructura, composición florística del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo con dominancia de *Prioria copaifera* (cativo), para la aplicación de estrategias de conservación. Se planteó como hipótesis que factores ambientales propios del sitio influían sobre la estructura y composición de las especies del humedal; y que, los factores ambientales y el síndrome de dispersión de las especies influyen en la diversidad y la riqueza de especies vegetales del humedal. Se establecieron 8 carriles, en los cuales se crearon 16 parcelas de muestreo, al inicio de cada parcela se estableció una subparcela de muestreo. Se eligieron dos puntos por medio de un muestreo por conveniencia dentro de cada parcela, donde se tomó la temperatura, humedad, elevación y apertura de dosel. Se definieron las parcelas como cerca (de la 9 a la 16) y lejos (de la 1 a la 8) de la costa. Con los datos recolectados en el campo de 16 parcelas temporales, se calcularon los índices de diversidad florística, mismos que sugieren una alta diversidad de especies para el bosque en estudio. El análisis de redundancia canónica indicó que un 45,2% de la varianza en el área basal se explica por la posición de la parcela, la temperatura, la humedad, la elevación y la apertura del dosel. Por su parte, los modelos lineales generales para examinar la influencia de variables ambientales sobre la riqueza y la diversidad de especies, sugieren significancia para las variables síndrome de dispersión, humedad y temperatura. Como estrategias de conservación necesarias para el catival, se recomienda realizar monitoreos de fauna y acciones de protección del recurso boscoso. Los índices de diversidad sugieren que el humedal es un ecosistema con alta diversidad de especies. Los modelos lineales generales sugieren que la temperatura, la humedad y los síndromes de dispersión tienen una influencia significativa sobre la diversidad y la riqueza de especies.

Palabras claves: Diversidad florística, Modelos lineales generales, Redundancia canónica, *Prioria copaifera*.

Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional.

ABSTRACT

The goal of this work was to evaluate the forest structure, floristic composition of the Llanura Costera Gandoca – Manzanillo wetland with a dominance of Prioria copaifera known as cativo, for the application of conservation strategies in the context of this protected area. I suggested as hypothesis that environmental factors influence the structure and composition of the wetland species; and together, environmental factors and species dispersal syndrome affect the diversity and richness of plant species in the wetland. 8 lanes were established, in which 16 sampling plots were created, at the beginning of each plot a sampling sub-plot was established. Two points were chosen through convenience sampling within each plot, where the temperature, humidity, elevation and canopy opening were taken. The plots were defined as near (from 9 to 16) and far (from 1 to 8) from the coast. Sixteen plots were established and surveyed, and the data were used to calculate the diversity index, which indicated a high diversity of species for the forest studied. The canonical redundancy analysis indicates that 45, 2% of the variance in the basal area is explained by the position of the plot, temperature, humidity, elevation, and opening of the canopy. Meanwhile, general linear models to examine the influence of environmental variables on species richness and diversity, suggest significance for the variables of dispersal syndrome, humidity, and temperature. As necessary conservation strategies for the cattival, it´s recommended to carry out fauna monitoring programs and actions to protect the forest resource. The diversity indices suggest that the wetland is an ecosystem with high species diversity. General linear models suggest that temperature, humidity, and dispersal syndromes have a significant influence on diversity and species richness.

Keywords: Floristic diversity, General linear models, Canonical redundancy, *Prioria copaifera.*

*Delgado-Martínez, G. (2020). Estructura, composición florística y diversidad de especies del humedal llanura costera, refugio nacional de vida silvestre mixto gandoca – manzanillo, limón, costa rica. (Tesis de Licenciatura). Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

ACREDITACIÓN

CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

Trabajo final de graduación defendido públicamente ante el Tribunal Evaluador, integrado por Dra. Nancy Gamboa Badilla, M.Sc. Luis Acosta Vargas, Ph.D. Ruperto Quesada Monge como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal, del Instituto Tecnológico de Costa Rica.

Firmado digitalmente por NANCY MAGALLY GAMBOA BADILLA (FIRMA)
Motivo: Aprobación
Ubicación: Cartago
Fecha: 2020.08.26 15:19:58 -06'00'

Dra. Nancy Gamboa Badilla

Tutora

LUIS GUILLERMO ACOSTA VARGAS (FIRMA)

Firmado digitalmente por LUIS GUILLERMO ACOSTA VARGAS (FIRMA)
Fecha: 2020.08.27 15:46:55 -06'00'

M.Sc. Luis Acosta Vargas

Lector

RUPERTO QUESADA MONGE (FIRMA)

Firmado digitalmente por RUPERTO QUESADA MONGE (FIRMA)
Fecha: 2020.08.27 13:33:36 -06'00'

Ph.D. Ruperto Quesada Monge

Lector

Firma digital por : DORIAN MAURICIO CARVAJAL VANEGAS (FIRMA)
Fecha: 2020.08.26 15:11:56 -06:00
Razón: No estoy aprobando
Localización: Tecnológico de Costa Rica

M.Sc Dorian Carvajal Vanegas

Coordinador de trabajos finales de graduación

Gustavo Delgado M.

Gustavo Delgado Martínez

Estudiante

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mi familia, principalmente a mis padres, que siempre me apoyaron y me dieron el aliento para lograr esta meta.

A Dios por darme la fortaleza y permitirme cumplir con este sueño.

A Doña Luisa Barquero y su hija Jacqueline Soto, por hacerme sentir parte de su familia y darme hogar durante todo el tiempo de la universidad.

AGRADECIEMIENTOS

Un agradecimiento especial para Leonardo Álvarez, Josué Pacheco y Jean Carlo Calderón, por su valiosa ayuda en el trabajo de campo.

A mi directora de tesis Nancy Gamboa, por guiarme durante el desarrollo de este proceso y brindarme sus valiosos consejos.

A Luis Acosta y Ruperto Quesada por sus valiosos aportes a este trabajo.

Al SINAC por permitirme realizar este trabajo en el área protegida.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN……..i

ABSTRACT……ii

ACREDITACIÓN……iii

DEDICATORIA……iv

AGRADECIMIENTOS……v

ÍNDICE GENERAL……vi

ÍNDICE DE CUADROS……..ix

ÍNDICE DE FIGURAS……xi

ÍNDICE DE ANEXOS……xii

1. INTRODUCCIÓN..……...…….…….....1

2. OBJETIVOS..…….……...……..3

2.1. Objetivo general....…….…..……3

2.2. Objetivos específicos 3

3. HIPÓTESIS.....4

4. REVISIÓN DE LITERATURA 5

4.1 **Las áreas protegidas**.....5

4.1.1 Las áreas silvestres protegidas en Costa Rica.....5

4.1.2 Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo: importancia y políticas de conservación. 6

4.2 **Los humedales**.....7

4.2.1 Amenazas generales.....8

4.2.2 Caracterización de los cativales (*Prioria copaifera*) 9

4.2.3 Convensión internacional RAMSAR 9

4.3 **Síndromes de dispersión**.....10

4.5 **Índices de diversidad**.....11

4.6 Análisis de redundancia canónica (RDA).....12

4.7 Modelos lineales generales (GLM).....13

5. **MATERIALES Y MÉTODOS** 14

5.1 **Sitio de estudio** 14

5.2 **Recolección de datos** 15

5.2.1 Muestreo 15

5.2.2 Variables de medición 17

5.3 **Análisis de datos**.....18

6. RESULTADOS.....21

6.1 Estructura y composición florística del humedal: relación con variables geográficas y ambientales.....21

6.2 Diversidad de especies del humedal según síndrome de dispersión: influencia de variables geográficas y ambientales.....26

6.3 Propuesta de estrategias de conservación del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.....33

7. DISCUSIÓN.....36

8. CONCLUSIONES.....42

9. RECOMENDACIONES……43

10. REFERENCIAS……..……..…44

11. ANEXOS…….....56

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Índice de valor de importancia (IVI) de las 10 especies con mayor dominancia en el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……21

Cuadro 2. Área basal (m^2/ha) del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……23

Cuadro 3. Índices de diversidad de especies para todos los individuvos y aquellos con diámetro de 5 a 15 cm, humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo……27

Cuadro 4. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Shannon-Weaver, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.....28

Cuadro 5. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Shannon-Weaver, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……29

Cuadro 6. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Simpson, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……...30

Cuadro 7. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Simpson, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……30

Cuadro 8. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Margalef, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……..31

Cuadro 9. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Margalef, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……31

Cuadro 10. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente riqueza de especies, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……32

Cuadro 11. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente riqueza de especies, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo…….32

Cuadro 12. Estrategias de conservación del humedal Llanura Costera, Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzaillo, Limón Costa Rica……..33

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo, Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, Limón, Costa Rica…….15

Figura 2. Ubicación de parcelas de inventario del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo, Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, Limón, Costa Rica……16

Figura 3. Número de individuos según categoría diamétrica para el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo……..22

Figura 4. Análisis de redundancia canónica (RDA) para las presencias de especies del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo. Variables Hum: humedad, Posic: posición de la parcela, Temp: temperatura, Elev: elevación, Aper: apertura de dosel. Especies SOCEXO: *Socratea exorrhiza*, OTOVES: *Otoba vespertilio*, RINSCU: *Rinorea squamata*, IRIDEL: Iriartea deltoidea, PENMARC: *Pentaclethra macroloba*, PRICOP: *Prioria copaifera*, ESCPIT: *Eschweilera pittieri*, ASTALA: *Astrocaryum alatum*, GRICAU: *Grias cauliflora*, POUARM: *Poulsenia armata*, CARGUI: *Carapa guianensis*…….25

Figura 5. Análisis de redundancia canónica (RDA) para las áreas basales del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo. Variables Hum: humedad, Posic: posición de la parcela, Temp: temperatura, Elev: elevación, Aper: apertura de dosel. Especies SOCEXO: *Socratea exorrhiza*, OTOVES: *Otoba vespertilio*, RINSCU: *Rinorea squamata*, IRIDEL: Iriartea deltoidea, PENMARC: *Pentaclethra macroloba*, PRICOP: *Prioria copaifera*, ESCPIT: *Eschweilera pittieri*, ASTALA: *Astrocaryum alatum*, GRICAU: *Grias cauliflora*, POUARM: *Poulsenia armata*, CARGUI: *Carapa guianensis*……...26

Figura 6. Número de especies según mecanismo de dispersión para el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo…….....27

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Síndrome de dispersión por especie para el humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo…….56

Anexo 2. Índice de valor de importancia de todas las especies del humedal……58

Anexo 3. Variables ambientales tomadas en el inventario……61

Anexo 4. Índices de diversidad de especies por parcela.……..62

1. INTRODUCCIÓN

Los humedales representan ecosistemas vitales para la supervivencia humana y son indispensables por los innumerables beneficios o servicios ecosistémicos que proveen, tal es el caso del suministro de agua dulce, alimentos y materiales para construcción, así como el control de crecidas, recarga de aguas subterráneas y mitigación del cambio climático (SINAC, 2017). Se han reportado productividades de fijación de Carbono (C) entre 0,4-32,0 Mg C ha-1 año-1 (Hernández, 2010) y los servicios que brindan los humedales se han valorado en 14 billones de dólares anuales (López y Pérez, 2017). Los humedales están catalogados entre los entornos más productivos del planeta (Kandus, Morandeira y Schivo, 2010; Dangles, Meneses y Anthelme, 2014). En el mundo se estima que existen aproximadamente 600 a 900 millones de hectáreas cubiertas por humedales; sin embrago, solo el 10% se encuentra protegido (Mayorga, 2016). En el caso de Costa Rica, existen alrededor de 350 000 hectáreas de humedales a lo largo del territorio (Proyecto Humedales de SINACPNUD-GEF, 2018). En estos ecosistemas existe gran diversidad de especies tanto vegetales como animales; no obstante, a pesar de su importancia ecológica, se encuentran en peligro, siendo el crecimiento poblacional, la deforestación, la sobreexplotación pesquera, los cambios de uso del suelo, el relleno y desvío de cauces y los incendios, las principales amenazas a estos ecosistemas (Zamora et al. 2010). En la mayor parte de países tropicales, los humedales sufren de sobrexplotación, alteración por drenaje y sedimentación, perturbación por especies invasoras y contaminación (Calvo-Gutiérrez, Bonilla y Sasa, 2013). Por lo que se han convertido en unos de los ecosistemas naturales más amenazados del planeta (Figueroa et al. 2009).

El Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo fue creado el 16 de mayo de 2005 mediante el decreto ejecutivo DE-32753-MINAE (García y Grant, 2012) y es catalogado uno de los sitios de importancia internacional Ramsar desde el año 1995 (SINAC, 2017). Dentro de esta área silvestre protegida se ubican diferentes humedales, uno de ellos el humedal Llanura Costera, dominado por la especie *Prioria copaifera* (cativo). Este ecosistema se torna importante de monitorear, para conocer su estado de conservación y el posible grado de amenaza ante actividades humanas y ambientales, tal es el caso del aumento en los niveles del mar, el cambio climático, entre otras. Lo anterior, con el fin de tomar decisiones de conservación

fundamentadas en conocimiento científico, considerando que dentro del Plan de Gestión del refugio se menciona como uno de los principales compromisos la rehabilitación de los ecosistemas de humedal degradados, para recuperar la integridad ecológica y los servicios ecosistémicos que ofrecen (SINAC, 2017).

Gandoca-Manzanillo es un área protegida que cuenta con una amplia diversidad de especies en los diferentes ecosistemas que la conforman (Ledezma, 2018). Sin embargo, el humedal Llanura Costera es un sitio poco estudiado, principalmente por contar con un presupuesto disminuido, según lo mencionado por personal del refugio, lo que limita la posibilidad de hacer investigación en el sitio y tener un monitoreo constante en el bosque. Además, aproximadamente el 90% del ecosistema protegido es de propiedad privada, convirtiéndolo en un sitio frágil (INBio, 2012). La importancia de este estudio surge principalmente por la necesidad de conocer la estructura y composición florística, así como la diversidad de especies del humedal Llanura Costera, con el fin de establecer una línea base en el monitoreo del ecosistema de catival, al ser un sitio de importancia internacional que requiere estrategias de conservación.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Evaluar la estructura, composición florística y diversidad de especies del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo con predominancia de cativo para la aplicación de estrategias de conservación en el contexto del Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo.

2.2 Objetivos específicos

- Analizar la estructura y composición florística del humedal y su relación con variables geográficas y ambientales.

- Analizar la diversidad de especies del humedal según síndrome de dispersión y la influencia de variables geográficas y ambientales.

- Proponer estrategias de conservación del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo, de acuerdo con las modelaciones de la diversidad y la riqueza de especies en relación con las condiciones ambientales del ecosistema.

3. HIPÓTESIS

Diversos estudios sugieren que, los ecosistemas de humedal pueden verse afectados por las variables ambientales que lo componen. En el establecimiento de las especies y la composición florística de un humedal, influyen variables como la temperatura, la humedad y la disponibilidad de agua; así como los mecanismos de dispersión que presenten las especies (Cuasquer, Salvatierra, Romeroy Tortajada, 2016; Méndez y López, 2015; Moreno et al. 2010; Yepes, 2015).

En este estudio se espera encontrar una influencia de los factores ambientales en la estructura y composición de las especies del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo. Además, que tanto los factores ambientales como el síndrome de dispersión de las especies tengan un efecto sobre la diversidad y la riqueza de especies vegetales del humedal.

4. Revisión de literatura

4.1 Las áreas protegidas

El crecimiento masivo y disperso de asentamientos humanos con construcciones levantadas y trazado de calles, es lo que caracteriza la expansión urbana o urbanización (Hernández y Torres, 2015). Ante las secuelas de la demanda de múltiples recursos naturales y su uso en cierta medida irracional e insostenible, ha surgido la necesidad de que la humanidad comience a considerar y establecer diferentes clasificaciones de áreas protegidas (Palacio, 2010).

Las áreas protegidas albergan biodiversidad, hábitats y ecosistemas, así como un componente crítico del bienestar humano y un generador de ingresos relacionados con el ocio (López y Rosado, 2017). Sierralta, Serrano, Rovira y Cortés (2011), plantean que las áreas protegidas contienen ecosistemas terrestres o marinos en donde se conserva por tiempo indefinido la diversidad biológica y otros recursos naturales, al igual que las características culturales asociadas a ellos; además la conservación de los ecosistemas en áreas protegidas comprende la protección de la composición, estructura y funcionamiento de los elementos que constituyen la biodiversidad (Campo y Duval, 2014).

Las zonas protegidas sirven de refugio a especies de la flora y la fauna, a hongos y a una gran cantidad de microorganismos (Vázquez, Carvajal y Aquino, 2010). Estas áreas además brindan la oportunidad de disfrutar de espacios para la educación, la investigación y la recreación, lo que aumenta su importancia. Actualmente existen más de 120 000 áreas protegidas a nivel global, cubriendo una extensión cercana a los 21.000.000 Km² de tierra y mar. Solamente en América Latina y el Caribe se contabilizan casi 2000 áreas protegidas, reuniendo alrededor de 2.400.000 km² (SINAC, 2010).

4.1.1. Las áreas silvestres protegidas en Costa Rica

Costa Rica inició en el tema de las áreas silvestres protegidas desde la creación del Sistema de Parques Nacionales en los años 70 (Kohl y Herrera, 2008) y ha sido reconocida mundialmente por sus acciones de conservación (Vargas, 2009; Alvarado, Cortés, Esquivel y Salas, 2012). El

país ha desarrollado un sistema nacional de áreas protegidas, que cubren alrededor del 27% del territorio continental (Jiménez, Rojas y Castro, 2016). Las áreas silvestres protegidas son consideradas como la estrategia de conservación por excelencia; por eso, velar por su adecuada y exitosa gestión es un interés permanente del Sistema Nacional de Áreas de Conservación de Costa Rica (SINAC, 2012).

Las áreas silvestres protegidas son necesarias para la conservación de la biodiversidad y están destinadas a mantener ecosistemas naturales. Además, cumplen un papel como proveedores esenciales de servicios ecosistémicos (Soler, 2014). Hoy más que nada, en vista de la degradación de los recursos biológicos (por ejemplo el agua, recursos marinos, madera, entre otros), presentando niveles de amenaza alarmantes por razones de contaminación, cambio climático y sobreexplotación de tierras (SINAC, 2017). Consecuentemente, la reducción en el tamaño del hábitat y la fragmentación del paisaje, han sido consideradas las principales causas de extinción de las especies. Por lo cual, una de las estrategias para disminuir el efecto de los procesos de fragmentación en Costa Rica, fue la creación de las áreas protegidas (SINAC, 2018).

4.1.2 Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo: importancia y políticas de conservación.

En el año 1985 se crea el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo estableciendo los límites continental y marino en un área de aproximadamente 9449 ha (Araya y Rodríguez, 2012). Esta área protegida cumple un rol de gran importancia para la conservación de la naturaleza del Caribe Sur de Costa Rica, debido a que forma parte del núcleo de conectividad con el Corredor Biológico Talamanca Caribe (García y Grant, 2012). En el sitio es posible encontrar especies amenazadas de fauna como *Crocodilus acutus* (cocodrilo), *Caiman crocodilus* (caimán), *Lontra longicaudis* (nutria), *Pecari tajacu* (saíno), *Cuniculus paca* (tepezcuintle), *Ateles geoffroyi* (mono colorado), *Ramphastos sulfuratus* (tucán pico de arcoiris) y *Ramphastus ambiguos* (tucán amarillo), *Spizaetus ornatus* (aguilucho), así como especies amenazadas de flora como *Raphia taedigera* (yolillo), *Campnosperma panamensis* (orey), *Prioria copaifera* (cativo), *Pterocarpus officinalis* (sangrillo), *Carapa guianensis* (caobilla) y varias especies de mangle (INBio, 2012).

Los ejes principales para la gestión local del área protegida y buen manejo de los recursos naturales, establecen en primera instancia la rehabilitación del estero de Gandoca y Arrecifes de coral, así como tener una gestión sostenible del ecoturismo, educación ambiental y crear estrategias para la adaptación al cambio climático (SINAC, 2017).

4.2 Los humedales

Los humedales representan importantes recursos naturales, que brindan servicios ecosistémicos a nivel mundial, tal es el caso de la purificación del agua, la regulación de inundaciones, la protección contra tormentas, regulación del clima (secuestro de carbono), actividades recreativas, observación de la naturaleza y educación ambiental (Li et al. 2019). Boada (2009) define los humedales como: "extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros". Por su parte, la Secretaría de la Convención RAMSAR (2013), define los humedales como: "las extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de aguas, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros", donde reconocen cinco tipos de humedal principales:

- Marinos: humedales costeros, inclusive lagunas costeras, costas rocosas y arrecifes de coral).
- Estuarinos: incluidos deltas, marismas de marea y manglares.
- Lacustres: humedales asociados con lagos.
- Ribereños: humedales adyacentes a ríos y arroyos.
- Palustres (es decir, "pantanosos"): marismas, pantanos y ciénagas.

Son ambientes fundamentales en el mantenimiento de regímenes hídricos y a la vez constituyen verdaderos "almacenes ecológicos" necesarios para el adecuado desarrollo y sobrevivencia de la vida silvestre y las comunidades humanas asociadas directa o indirectamente con ellos (Calvo, Bonilla y Sasa, 2013).

Los humedales son ecosistemas importantes para la conservación de la biodiversidad y debido a procesos naturales o humanos a menudo se encuentran afectados por el exceso de vegetación invasora (zacates, herbáceas y arbustos), la cual satura el paisaje y limita las funciones ecológicas de dicho ecosistema. Por lo anterior, resulta necesario rehabilitarlos como parte de las estrategias para la gestión de adaptación y mitigación del cambio climático (Barboza, 2016).

En 1992 la Ley N° 7317 de Conservación de la Vida Silvestre de Costa Rica, introduce el término de "humedal" a nivel legal en el país. De esta manera, asigna dentro de las funciones de la Dirección General de Vida Silvestre (ahora Sistema Nacional de Áreas de Conservación al unificarse en la Ley N° 7788 de Biodiversidad en el artículo 22), la responsabilidad de administrar, supervisar y proteger los humedales (MINAE, 2017).

4.2.1 Amenazas generales

La alta vulnerabilidad al cambio climático y las presiones humanas como la ganadería y agricultura sobre los humedales costeros, son las amenazas más importantes a las que se enfrentan estos ecosistemas (Dirzo et al. 2014; Aponte y Ramírez, 2011). A pesar de la importancia que se le asigna a estos ecosistemas por su gran biodiversidad, la mayor parte de ellos está sometida a numerosos impactos, siendo considerados uno de los ecosistemas más susceptibles ante perturbaciones a escala de cuenca (Correa Urrutia, y Figueroa, 2011).

Dentro de las principales causas de intervención de los humedales, sobresale la obtención de suelos aptos para la agricultura (Correa y Figueroa, 2011), creando drenajes para este objetivo (Ramirez, Aponte, Lertora y Gil, 2018), así como el uso inadecuado e inneficiente de las fuentes de agua (Paredes, 2010). Una de las amenazas más notable de estos ecosistemas es la susceptibilidad a la invasión de especies, donde el hombre es uno de los mediadores centrales para la dispersión de estas especies (Schiavini, Carranza, Deferrari, Malmierca y Pietrek, 2016). En diversas áreas protegidas se ha confirmado la invasión de especies, la cual crea vulnerabilidad y reducción en la diversidad, llegando a causar la extinción de especies debido a su rápido establecimiento en el medio, así como la reducción y desplazamiento de las especies nativas (Castillo y Rodriguez, 2009).

4.2.2 Caracterización de los cativales (*Prioria copaifera*)

Prioria copaifera (cativo) es una especie que forma rodales naturales, donde la edad promedio ronda los 614 años, alcanzando en 90 años hasta 40 cm de diámetro y un incremento corriente anual máximo en volumen de 0,033 m^3/año. La tasa media de crecimiento absoluta es 0,021m^3/año (Jiménez y del Valle, 2011).

El cativo parece tener mecanismos muy eficientes para superar la hipoxia sin problemas, quizás transportando el oxígeno requerido por las raíces a través de sus lenticelos hipertrofiados y eliminando sustancias fitotóxicas volátiles a través de los estomas y lenticelas o bien liberándolos de las raíces hacia el agua circundante (López, Del Valle y Giraldo, 2014). La especie soporta alternativamente períodos de inundación y de estiaje (Ramírez y Del Valle, 2011). Una de las consideraciones más importantes en los ecosistemas de catival, es el tamaño en la apertura del dosel, ya que, si las aperturas son demasiado grandes, el sitio se secará y esto conllevaría a que otras especies proliferen en el sitio por encima del cativo (Lara y Giraldo, 2011).

Prioria copaifera es una espcie que a lo largo del tiempo ha sido explotada, principalmente por la calidad de la madera, esto para la fabricación de playwood y enchapes, por esta condición está catalogada como una especie amenazada (SINAC, 2017).

4.2.3 Convenio internacional RAMSAR

El 2 de febrero de 1971 en la ciudad de Ramsar-Irán, se firmó el convenio internacional entre 18 gobiernos, dentro de los cuales se encuentra Costa Rica. Es uno de los convenios más antiguos en temas ambientales y lleva por nombre “Convención relativa a los humedales de importancia internacional especialmente como hábitat de aves acuáticas”, conocido como “Convención Ramsar” (SINAC, 2017). Los sitios RAMSAR han sido declarados así a partir de la convención internacional, donde se reconoció la necesidad de dar una protección efectiva a los hábitats de aves acuáticas migratorias y no migratorias. Considerando que estos hábitats presentan todo un conjunto de características particulares y únicas para la conservación de la biodiversidad en el mundo (Boada, 2009).

El Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo, fue declarado sitio de importancia internacional RAMSAR en el año 1995 (SINAC, 2017). El valor ecológico excepcional de este humedal se complementa con la protección del reducto de manglar más importante del Caribe costarricense (Lezama, 2018). Cabe recalcar que los manglares del Refugio de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, son los únicos donde se encuentra preservada la relación entre manglar y bosque tropical lluvioso en Costa Rica, junto con los manglares del Parque Nacional Corcovado ubicados en el Pacífico Sur costarricense (Fonseca, 2007). El humedal Gandoca – Manzanillo además de brindar servicios ecosistémicos al ser humano y protección al bosque, es uno de los principales sitios para la anidación, alimentación, reproducción y desove de algunas de las especies de tortugas marinas (Piedra y Morales, 2015).

4.3 Síndromes de dispersión

Los síndromes de dispersión se definen como la salida o entrada de la diáspora de la planta madre y que presenta como ventaja el evitar la mortalidad de semillas y plántulas cercanas a la planta madre (da Conceição, Ruggieri, Silva, Gomes y Roche, 2011; Méndez y López, 2015). Mediante el fenómeno de la dispersión, la planta busca cómo alejar sus semillas de ella misma, para con esto ampliar su área de distribución. De esta manera, genera mayor éxito en la regeneración y colonización de nuevos sitios (Medina, Ritter, Campanello y Arturi, 2019).

Las especies vegetales han desarrollado estrategias para minimizar el traslape entre diferentes especies, esto se ha interpretado como una manera de reducir la competencia por dispersores (Cortés, Cornejo e Ibarra, 2011). Se ha observado que la forma de la semilla influye en las posibilidades de colonización de un sitio determinado (Sosa, Espinosa y Roblejo, 2017). Por su parte, los mecanismos de dispersión de semillas difieren entre los bosques húmedos y secos, de igual manera entre especies arbóreas perennes y decíduas (Aguilar, 2018). Además Tevera, Ramírez, González y Navarrete (2019) mencionan que las especies llamadas “raras” o menos comunes son más específicas en sus requerimientos ecológicos, incluyendo los mecanismos de dispersión, por lo que podrían disminuir los porcentajes de germinación.

Los frutos se clasifican por su mecanismo de dispersión (Aguilar, 2018), de la siguiente manera:

Anemócoro: Cuando es dispersado por viento.

Zoocoro: Dispersión por animales.

Autócoro: Cae por su propio peso (gravedad).

Hidrócoro: Dispersión por corrientes de agua.

4.4 Índices de diversidad

Los índices de diversidad se entienden como un atributo de la composición de la comunidad de especies en relación a la riqueza (Leyva, Velázquez y Ángeles, 2010). La diversidad se considera una propiedad medible intrínseca de una comunidad, con la ejecución del promedio de la rareza de especies (Solano, Barbotó y Dueñas, 2017). García y Sánchez (2005) mencionan que para evaluar la diversidad de un sitio, los indicadores mejor conocidos son los índices relativos de la diversidad de especies, estos son algoritmos matemáticos, que usualmente se utilizan para un conjunto de especies o para diferentes estratos de un sistema forestal. Estos indicadores se desarrollaron con el fin de responder a las necesidades de estudios para la toma de desiciones a corto y largo plazo (Solano, Barbotó y Dueñas, 2017). A pesar de que los índices de diversidad tienen un potencial elevado para aplicarlo para otros fines, se han restringido a ser utilizados en la botánica para la aplicación en inventarios vegetales (Lumbreras y Gallego, 2015).

Índice de Shannon-Weaver

El índice de diversidad de Shannon – Weaver toma en cuenta la riqueza de especies y la abundancia, relaciona el número de especies con la proporción de individuos que pertenecen a cada una de ellas y que están presentes en una muestra. Además, mide la uniformidad de la distribución de los individuos entre espeies (Campo y Duval, 2014).

El índice de determina de la siguiente manera:

$$H' = \frac{n\,logn - \sum(fi \log fi)}{n}$$

Índice de Simpson

El índice de diversidad de Simpson toma en consideración la probabilidad de que dos individuos de la misma población seleccionados al azar, sean de la misma especie, así como la abundancia o número de individuos por especie (Campo y Duval, 2014).

Se determina con la siguiente fórmula:

$$D = \sum \frac{[ni(ni-1)]}{[N(N-1)]}$$

Índice de Margalef

El índice de diversidad de Margalef proporciona datos de riqueza de especies de la comunidad vegetal, también mide el número de especies por número de individuos y la cantidad de especies por área en una muestra (Campo y Duval, 2014).

Se calcula con la siguiente fórmula:

$$DMg = \frac{S-1}{\ln N}$$

4.5 Análisis de redundancia canónica (RDA)

Los análisis de redundancia son utilizados frecuentemente cuando se tienen resultados de correlaciones canónicas (Badii y Castillo, 2017). Se utilizan para establecer el porcentaje de varianza de la correlación canónica, que se explica en el conjunto de varibles dependientes, por parte de las variables independientes (Días y Villegas, 2015); o bien, para medir la capacidad predictiva de un conjunto de variables respecto a otro (Urrutia, Trejos y Palomino, 2011).

El índice de redundancia se lleva a cabo en tres pasos (Quiñones, Varela y Azuaje, 2014):

Cantidad de varianza compartida: se calcula el promedio de las cargas al caudrado.

Cantidad de varianza explicada: se calcula tomando la correlación canónica al cuadrado entre el valor predictor.

Índice de redundancia: se calcula multiplicando la varianza compartida del valor teórico por la varianza explicada.

Para lograr un índice de redundancia alto, la correlación canónica debe ser alta, así como también un grado alto de varianza compartida explicada por la variable canónica (Mejía, Artunduaga y Flores, 2009). El principal objetivo del método de redundancia canónica es detectar los patrones de variación de una comunidad que pueden ser explicados por variables ambientales (Ezequiel, 2008).

4.6 Modelo lineal general (GLM)

Los modelos lineales generales se utilizaron por primera vez en los trabajos de Nelder y Wedderburn (1972) y McCullagh y Nelder (1989) (O'sullivan, Yandell & Raynor, 1986). Estos modelos pueden ser adoptados de tres diferentes formas, dependiendo de la estructura métrica de las variables explicativas. La primera es como un modelo de regresión, la segunda como un modelo de análisis de varianza - ANOVA y la tercera como un modelo de análisis de covarianza - ANCOVA (López y Ruiz, 2011). Los modelos toman en consideración una distribución de la familia exponencial (Gamma, Poisson, Binomial, entre otras); sin embargo, a pesar de ser muy útiles y de ofrecer una gran versatilidad, suelen ser desaprovechados (Puig, Ginebra y Gispert, 2005; Bandera y Pérez, 2018).

Estos modelos se basan en tres supuestos, primero que los errores se distribuyen normalmente, segundo que la varianza es constante y por último que la variable respuesta se relaciona linealmente con las variables independientes; sin embargo, a veces sucede que uno o varios supuestos no se cumplen (Cayuela, 2009). Los GLM se utilizan cuando la variable respuesta toma una distribución normal, ya que permite hacer una modelación de su variabilidad y la presencia de observaciones correlacionadas (Di Rienzo, Machiavelli y Casanoves, 2017). Mangeaud y Videla (2005), sugieren que cuando la distribución es normal, la varianza es la medida que conduce a una mayor credibilidad de los análisis.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Sitio de estudio

Este trabajo de investigación se realizó en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo. El área protegida cuenta con una extensión de 9449 ha, donde 4436 ha pertenecen a ambientes marinos y 5013 ha terrestres, con 5 km de línea costera. Los ecosistemas terrestres que lo componen son vegetación costera, manglares, yolillales, cativales pantanos herbáceos, lagunas y bosques sobre colinas (Proyecto Humedales de SINACPNUD-GEF, 2018). El estudio se efectuó específicamente en la Zona 3, con coordenadas X: 650839, Y: 1063088, denominada Llanura Costera, bosque dominado por la especie arbórea cativo (*P. capaifera*), en el cantón de Sixaola, distritos de Sixaola y Cahuita, en la provincia de Limón, Costa Rica (Figura 1).

De acuerdo con el sistema de zonas de vida propuesto por Holdrige (1967), el área se sitúa en la zona de vida Bosque Húmedo Tropical, con precipitación de 2000 a 3000 mm al año y temperaturas entre 22 y 27º C. El área de bosque objeto a esta investigación, correspondió a 200 ha, donde se tomó un sector contiguo al sendero principal del área protegida, correspondiente a 20 hectáreas.

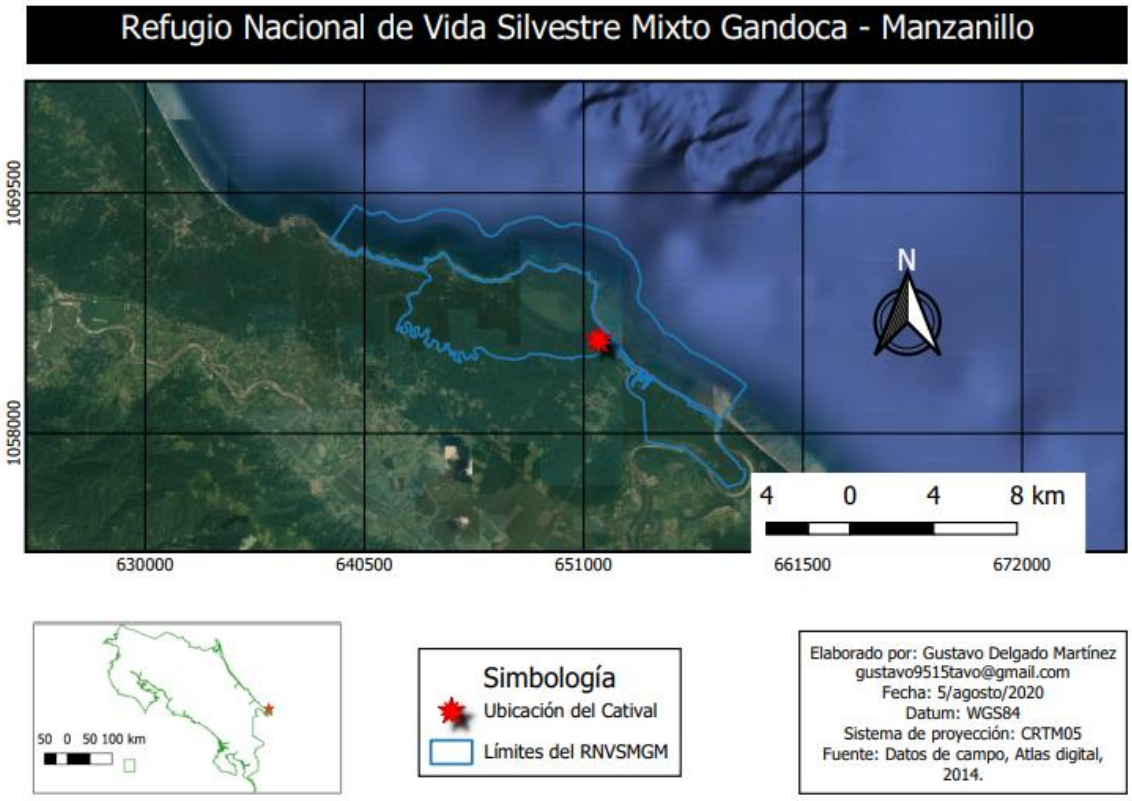

Figura 1. Ubicación del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo, Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, Limón, Costa Rica.

5.2 Recolección de datos

A continuación, se detallan los métodos seguidos para la recolección de los datos en el Humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

5.2.1 Muestreo

Se establecieron 16 parcelas de muestreo de 20 m de ancho por 50 m de largo (1000 m^2), conformando así un muestreo sistemático en transeptos, con una intensidad de 8% (Figura 2). Dentro de cada parcela, al inicio, se estableció una subparcela de 20 m por 10 m (200 m^2). Las parcelas se establecieron a una distancia de separación de 25 metros una de otra sobre cada carril.

Se definió un total de ocho carriles en sentido noroeste, a partir del sendero principal del humedal Llanura costera. Los carriles se establecieron con una distancia de separación de 50 metros uno del otro. En el levantamiento topográfico de los transeptos se colocaron balizas cada 25 m, donde se indicó la distancia recorrida con cinta topográfica. Con el uso de cinta topográfica y balizas, se marcó el inicio y el fin de cada parcela. De igual manera, se colocaron balizas de madera en los vértices de las parcelas. En los puntos georreferenciados se registraron las coordenadas con GPSMAP 64s. La pendiente y el rumbo se midió con clinómetro y brújula Suunto respectivamente y la distancia se midió con cinta métrica Keson.

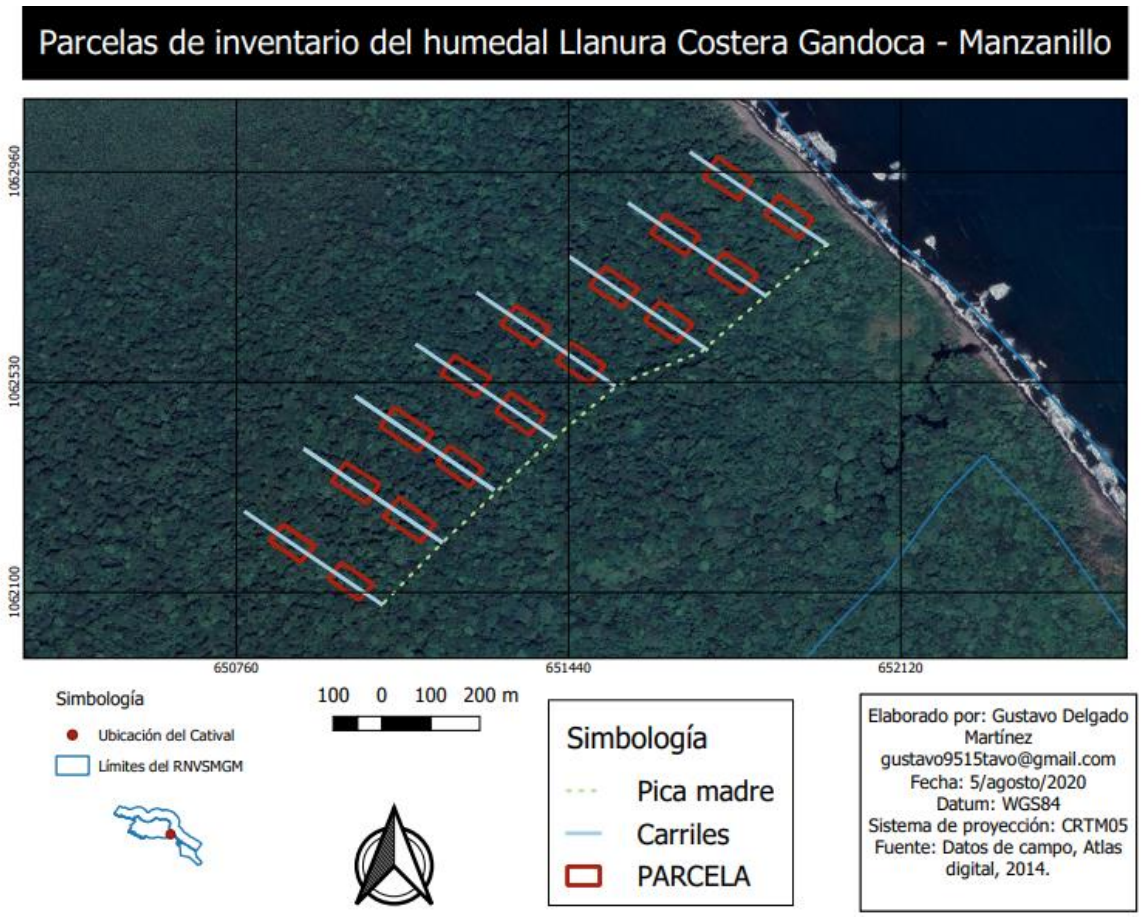

Figura 2. Ubicación de parcelas de inventario del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo, Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, Limón, Costa Rica.

5.2.2 Variables de medición

Tomando en consideración la metodología propuesta por Alder & Synnott (1992), a cada individuo encontrado dentro de las parcelas se le midió el diámetro a 1,30 metros de altura desde la base del árbol. En las parcelas (20 m x 50 m) se midieron todos los individuos con diámetro igual o mayor a 10 cm y en las subparcelas iniciales (20 m x 10 m) se midieron todos los individuos con diámetro igual o mayor a 5 cm. Cada parcela fue categorizada según la ubicación en el carril (cerca o lejos de la costa). Las parcelas categorizadas como cerca, se definieron de la parcela 9 a la 16 y son aquellas ubicadas más cerca de la costa y pertenecían a los carriles 5, 6, 7 y 8. En el caso de las parcelas categorizadas como lejos, son las definidas de la parcela 1 a la 8, ubicadas lejos de la costa, más adentradas en el ecosistema boscoso y aquellas que pertenecían a los carriles 1, 2, 3 y 4. Se utilizó esta categorización ya que en campo se apreció una variabilidad en la estructura del bosque, cuanto más se adentraba al bosque (alejándose de la costa), se logró observar cómo se cerraba cada vez más el dosel.

La especie de cada individuo fue identificada y se anotó el nombre científico. Los árboles que no se lograron identificar en campo fueron identificados con muestras de herbarios, por medio del uso de manuales de identificación y con la ayuda de expertos, a través de muestras recolectadas en el campo.

En cada parcela se cuantificó la temperatura y la humedad con un termohigrómetro y la apertura de dosel con un lente de pescado (tomando fotos con la aplicación de celular fisheye). Todos estos datos se tomaron con un muestreo por conveniencia, en dos puntos dentro de cada parcela, para luego obtener un valor promedio por parcela.

A cada especie muestreada se le asignó un síndrome de dispersión. A pesar de que algunas de las especies podrían presentar una combinación de síndromes, se eligió un único síndrome de dispersión, considerando que fuese el que mostrara mayor dominancia.

5.3 Análisis de datos

Se creó y depuró una base de datos utilizando Microsoft Excel 2016. Se utilizó el programa QGIS 3.2.0 para procesar la información geográfica.

Para analizar la estructura y composición florística del humedal en estudio, se utilizó estadística descriptiva de diámetros, áreas basales, riqueza de especies, índices de diversidad e índice de valor de importancia. Las dos mediciones de las variables ambientales tomadas en las parcelas fueron promediadas para obtener un valor por parcela. En el caso de las fotografías tomadas en campo y capturadas para determinar la apertura del dosel, se analizaron con el programa Gap Light Analyzer.

Para establecer la relación entre la composición florística (presencia de especies) y las variables ambientales, se ejecutaron análisis de correspondencia canónica. Específicamente se desarrolló un análisis de redundancia (RDA), que relacionó la presencia de especies (variable respuesta) con variables ambientales (variables predictoras). De igual forma, para establecer la relación entre la estructura horizontal de las especies (área basal) y las variables geográficas y ambientales, se ejecutaron análisis de correspondencia canónica. Se desarrolló un análisis de redundancia (RDA), que relacionó el área basal de las especies (variable respuesta) con variables ambientales y geográficas (variables predictoras). Las especies incluidas en ambos análisis canónicos fueron 11, aquellas que se encontraron al menos una vez en las 8 parcelas, con la finalidad de obtener correspondencias significativas. Estos análisis se ejecutaron con el programa CANOCO 4.5.

Para analizar la ocurrencia de especies según los síndromes de dispersión y la posible influencia de variables ambientales y geográficas, se efectuaron análisis mediante modelos lineales generales (GLM). Lo anterior para evaluar la influencia relativa del ambiente, las variables geográficas y el síndrome de dispersión, sobre la riqueza y la diversidad de las especies. Para cada variable respuesta (riqueza y diversidad) se construyó un modelo saturado, seleccionado con base en el aumento del AICc (delta). Luego, se obtuvo un modelo ajustado que incluyó los predictores significativos presentes en más del 50% de los modelos seleccionados. Así mismo, a cada modelo saturado y al modelo seleccionado se les aplicó un Análisis de Varianza

(ANOVA) para corroborar la significancia de las variables predictoras. Estos análisis se realizaron utilizando el software estadístico R, versión 3.6.0.

A continuación, se describen los índices de diversidad y el índice de valor de importancia utilizados en la investigación.

Índice de Simpson

Se utilizó el Índice de Simpson para poblaciones finitas (D) y el cálculo se realizó con la fórmula (1):

$$D = \sum \frac{[ni(ni-1)]}{[N(N-1)]} \quad (1)$$

Donde,

N: número total de individuos

n_i: número de individuos de cada especie

Índice de Shannon-Weaver

El índice de Shannon-Weaver se calculó utilizando la fórmula (2), que corresponde con Shannon-Weaver modificada (H´)

$$H' = \frac{n\ logn - \sum(fi \log fi)}{n} \quad (2)$$

Donde,

n: número de individuos

$f_{i:}$ abundancia de cada especie

*Índice de M*argalef (D_{Mg})

El índice de Margalef se calculó para determinar la diversidad de especies, utilizando la fórmula (3):

$$\text{DMg} = \frac{S-1}{\ln N} \quad (3)$$

Donde,

S: número de especies.

N: número total de individuos.

*Índice de v*alor de importancia (IVI)

Con el índice de valor de importancia se definieron las especies que más contribuyeron en la estructura del ecosistema. Para obtener el valor del IVI se realizó una sumatoria que contempló la abundancia relativa (4), frecuencia relativa (5) y dominancia relativa (6) de la siguiente manera:

$$\text{Abundancia relativa} = \frac{\textit{Número de individuos de la especie}}{\textit{Número total de individuos}} x\ 100 \quad (4)$$

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\textit{Frecuencia de la sp}}{\textit{Frecuencia de todas las spp}} x\ 100 \quad (5)$$

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\textit{Dominancia de la sp}}{\textit{Dominancia de todas las spp}} x\ 100 \quad (6)$$

Una vez analizada la estructura, composición florística y diversidad del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo, se procedió a crear un cuadro en el cual se indica las estrategias de conservación necesarias, con su respectivo objetivo y las acciones a tomar para cumplir con la estrategia.

6. RESULTADOS

A continuación, se describen los resultados obtenidos del inventario florístico realizado en un bosque con predominancia de *Prioria copaifera* (cativo), dentro del humedal Llanura Costera del Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo.

6.1 Estructura y composición florística del humedal: relación con variables geográficas y ambientales

En el bosque del humedal Llanura costera en estudio, se encontró un total de 92 especies, distribuidas en 647 individuos evaluados. El Cuadro 1, muestra el índice de valor de importancia (IVI) para las 10 especies con mayor dominancia en el bosque de humedal. La especie *Prioria copaifera* presentó el IVI más alto, con un 64,64%, seguido por *Carapa guianensis* y *Pentaclethra macroloba* con 26,70% y 22,05% respectivamente. Es importante resaltar que, las 10 especies con mayor dominancia en el bosque representan más de la tercera parte (191,26%) del total de especies encontradas en el inventario.

Cuadro 1. Índice de valor de importancia (IVI) de las 10 especies con mayor dominancia en el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Especie	Abundancia		Frecuencia		Dominancia		IVI
	Abs	%	Abs	%	Abs	%	(300%)
Prioria copaifera	61	9,43	15	4,72	23,38	50,49	64,64
Carapa guianensis	65	10,05	15	4,72	5,53	11,94	26,70
Pentaclethra macroloba	49	7,57	16	5,03	4,37	9,44	22,05
Eschweilera pittieri	44	6,80	14	4,40	2,58	5,57	16,78
Iriartea deltoidea	60	9,27	15	4,72	0,64	1,39	15,38
Socratea exorrhiza	47	7,26	15	4,72	0,54	1,16	13,14
Otoba vespertilio	36	5,56	11	3,46	0,67	1,44	10,47
Rinorea squamata	26	4,02	15	4,72	0,18	0,38	9,12
Virola fosteri	8	1,24	7	2,20	1,52	3,28	6,71
Astrocaryum alatum	21	3,25	8	2,52	0,24	0,52	6,28
10 especies	417	64,45	131	41,19	39,65	85,62	191,26
82 especies	230	35,55	187	58,81	6,66	14,38	108,74
92 especies	**647**	**100**	**318**	**100**	**46**	**100**	**300**

Se encontró que el total de individuos del bosque evaluado presenta una distribución de "J" invertida. Lo anterior, considerando que la categoría mayor (dap > 100 cm) presenta un incremento en el número de individuos con respecto al comportamiento decreciente que se muestra conforme aumenta la categoría diamétrica. La primera categoría diamétrica representa el 50,7% de los individuos y la última un 4,3% (ver Figura 3).

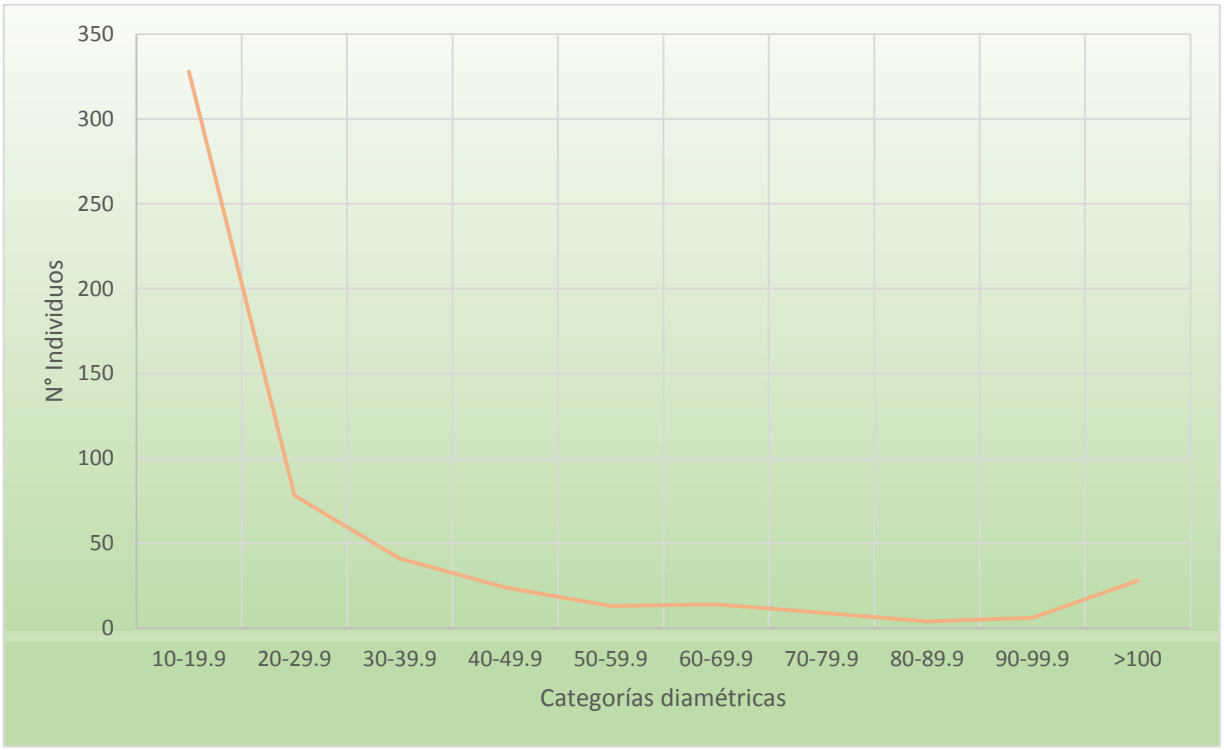

Figura 3. Número de individuos según categoría diamétrica para el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

El área basal promedio por parcela para el bosque, obtenida del inventario realizado en el bosque de humedal con predominancia de *Prioria copaifera* (cativo) fue de 28,95 ± 5,58 m^2/ha (S=12,89; n=16; α=0,05). Utilizando una probabilidad del 95%, se logró un error de muestreo del 19,28% y un coeficiente de variación de 0,44.

A continuación, se muestran las variables ambientales utilizadas en la investigación para evaluar la estructura, composición florística y diversidad del catival, las cuales fueron elevación, temperatura, humedad y apertura de dosel (Cuadro 2).

Cuadro 2. Variables ambientales tomadas en el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Estadístico	Variable de medición			
	Elevación	Temperatura	Humedad	Apertura de dosel
Promedio	11,06 (±3,14)	27,89 (±0,47)	95,47 (±1,86)	12,35 (±3,49)
Desviación	6,41	0,95	3,79	7,12
Error	2,766	6,973	23,867	3,087

Al analizar la relación entre las especies del inventario florístico del bosque de humedal y las variables ambientales, el análisis de redundancia canónica (RDA) sugiere que el 26,8% de la varianza en la presencia de las especies se explica por la posición de la parcela, la temperatura, la humedad, la elevación y la apertura del dosel. Sin embargo, esta correspondencia no es significativa. La Figura 4 muestra el gráfico generado por el RDA, donde se observa en el primer cuadrante que la presencia de las especies *Otoba vespertilio*, *Carapa guianensis*, *Prioria copaifera* y *Pentaclethra macroloba* se agrupan en torno a la variable elevación. Por su parte, en ese mismo cuadrante, las especies *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza* se agrupan por influencia de la variable humedad. En el caso del tercer cuadrante, las especies *Astrocaryum alatum*, *Eschweilera pittieri* y *Grias cauliflora* se relacionan con la temperatura. Finalmente, el cuarto cuadrante sugiere que la presencia de las especies *Rinorea squamata* y *Poulsenia armata* se asocia a la variable apertura de dosel.

Al analizar la relación entre el área basal de las especies del inventario florístico del bosque de humedal y las variables ambientales, el análisis de redundancia canónica (RDA) sugiere que el 45,2% de la varianza en el área basal de las especies se explica por la posición de la parcela, la temperatura, la humedad, la elevación y la apertura del dosel. Esta correspondencia es estadísticamente significativa ($p<0,05$). La Figura 5 muestra el gráfico generado por el RDA, donde se observa en el primer cuadrante que el área basal de las especies *Socratea exorrhiza*,

Otoba vespertilio y *Rinorea squamata* se asocia a la variable ambiental elevación. En el segundo cuadrante, las especies *Iriartea deltoidea, Pentaclethra macroloba* y *Prioria copaifera* se agrupan en torno a la variable humedad. En el tercer cuadrante, las especies *Eschweilera pittieri*, *Astrocaryum alatum* y *Grias cauliflora* se agrupan entorno a la posición de la parcela. Por su parte, en el cuarto cuadrante se observa una relación del área basal de las especies *Poulsenia armata* y *Carapa guianensis* con las variables temperatura y apertura de dosel.

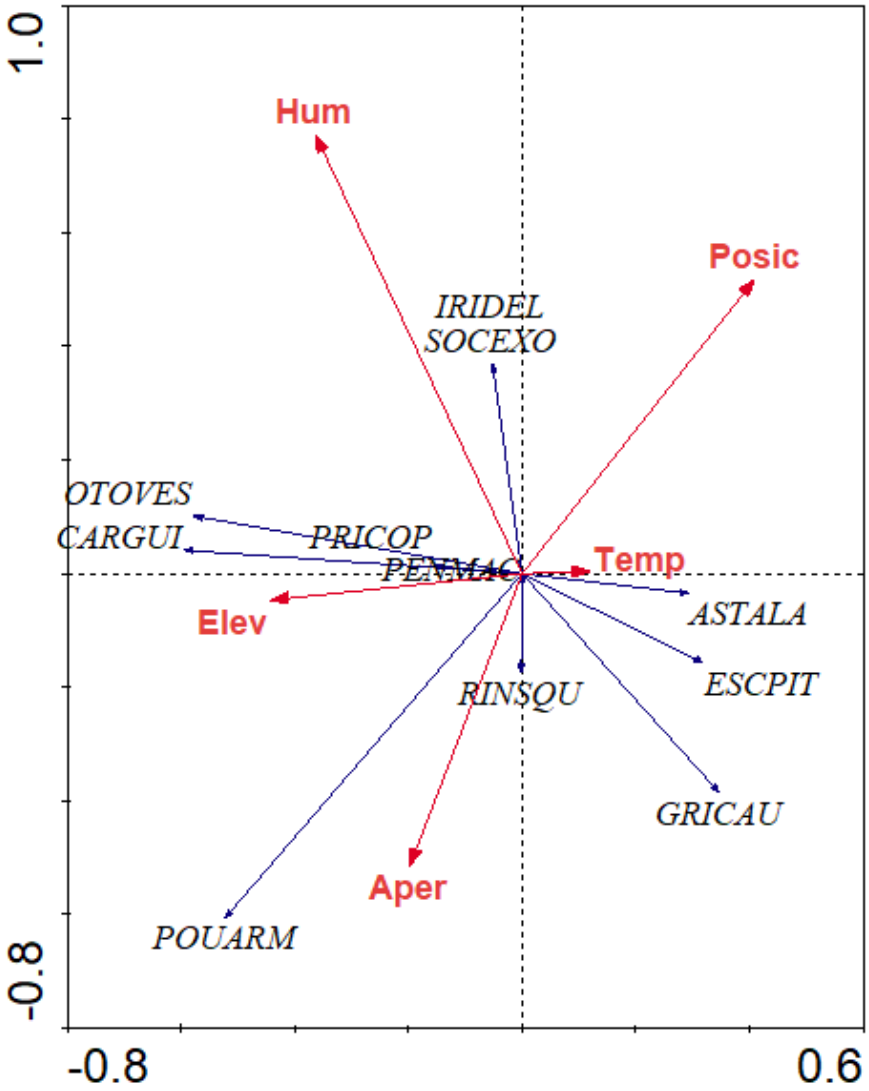

Figura 4. Análisis de redundancia canónica (RDA) para las presencias de especies del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo. Variables Hum: humedad, Posic: posición de la parcela, Temp: temperatura, Elev: elevación, Aper: apertura de dosel. Especies SOCEXO: *Socratea exorrhiza*, OTOVES: *Otoba vespertilio*, RINSCU: *Rinorea squamata*, IRIDEL: Iriartea deltoidea, PENMARC: *Pentaclethra macroloba*, PRICOP: *Prioria copaifera*, ESCPIT: *Eschweilera pittieri*, ASTALA: *Astrocaryum alatum*, GRICAU: *Grias cauliflora*, POUARM: *Poulsenia armata*, CARGUI: *Carapa guianensis*.

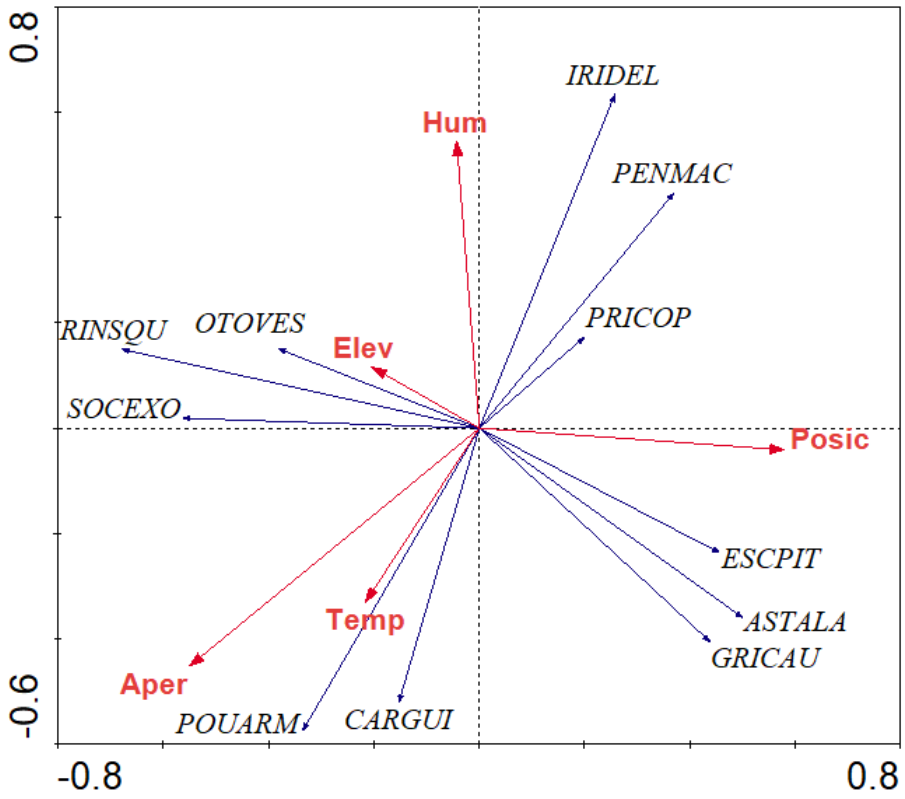

Figura 5. Análisis de redundancia canónica (RDA) para las áreas basales del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo. Variables Hum: humedad, Posic: posición de la parcela, Temp: temperatura, Elev: elevación, Aper: apertura de dosel. Especies SOCEXO: *Socratea exorrhiza*, OTOVES: *Otoba vespertilio*, RINSCU: *Rinorea squamata*, IRIDEL: Iriartea deltoidea, PENMARC: *Pentaclethra macroloba*, PRICOP: *Prioria copaifera*, ESCPIT: *Eschweilera pittieri*, ASTALA: *Astrocaryum alatum*, GRICAU: *Grias cauliflora*, POUARM: *Poulsenia armata*, CARGUI: *Carapa guianensis*.

6.2 Diversidad de especies del humedal según síndrome de dispersión: influencia de variables geográficas y ambientales

En el Cuadro 3 se aprecian los índices de diversidad de especies Simpson, Shannon-Weaver y Margalef, calculados para la población en estudio. Inicialmente cada índice se calculó para todos los individuos muestreados y luego únicamente utilizando los individuos con diámetros menores (5 – 15 cm), esto con el fin de predecir el comportamiento del bosque en años posteriores.

Cuadro 3. Índices de diversidad de especies para todos los individuvos y aquellos con diámetro de 5 a 15 cm, humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo.

Índice	Todos	5 - 15
Simpson_1-D	0,95 (±0,01)	0,96 (±0,02)
Shannon_H	3,48 (±0,1)	3,58 (±0,11)
Margalef	14,06 (±0,44)	11,73 (±0,45)

La distribución del número de especies según síndrome de dispersión para todas las especies muestreadas en el humedal se observa en la Figura 6. Se aprecia que 76 especies del bosque estudiado en el humedal Llanura Costera se dispersa por zoocoria (animales), 11 especies por autocoria y en menor proporción tres y dos especies se dispersan por anemocoria e hidrocoria respectivamente.

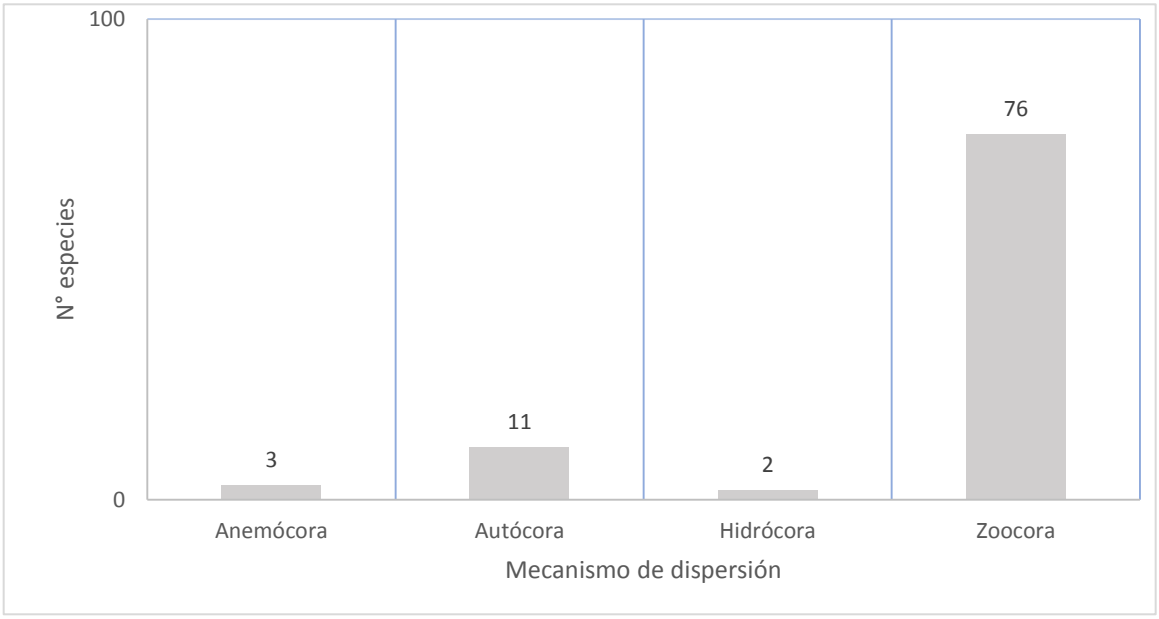

Figura 6. Número de especies según mecanismo de dispersión para el humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

De acuerdo con los resultados del modelo lineal general, se encontró que las variables independientes temperatura, humedad y número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, autócora, hidrócora y zoócora, presentaron efectos significativos sobre la diversidad de especies utilizando el índice de Shannon-Weaver. En contraste, las variables independientes elevación, posición de la parcela, apertura de dosel y área basal de la parcela, no mostraron tener un efecto sobre ese índice (Cuadro 4). El análisis de varianza del modelo lineal general para el índice de diversidad Shannon-Weaver, mostró significancia para las variables temperatura, humedad y número de especies según los síndromes de dispersión (Cuadro 5).

Cuadro 4. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Shannon-Weaver, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	**Coeficiente**				
	Estimado	Error estándar	valor t	valor de P	
Intercepto	1,2235	0,5947	2,0570	0,0698	·
Temperatura	0,0542	0,0166	3,2670	0,0097	**
Humedad	-0,0120	0,0034	-3,5180	0,0065	**
Anemócora	0,1334	0,0284	4,703	0,00112	**
Autócora	0,0574	0,0135	4,256	0,00212	**
Hidrócora	0,1225	0,0266	4,611	0,00127	**
Zoocora	0,0487	0,0040	12,068	7,34E-07	***
AICc	-44,322				

Significancia: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Cuadro 5. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Shannon-Weaver, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	Chi cuadrado	Grados de libertad	P (>Chi cuadrado)	
Temperatura	10,676	1	0,0010852	**
Humedad	12,378	1	0,0004343	***
Anemócora	22,120	1	2,56E-03	***
Autócora	18,116	1	2,08E-02	***
Hidrócora	21,259	1	4,01E-03	***
Zoocora	145,627	1	<2,2e-16	***

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

De acuerdo con los resultados del modelo lineal general, se encontró que las variables independientes temperatura, humedad y número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, hidrócora y zoócora, presentaron efectos significativos sobre la diversidad de especies utilizando el índice de Simpson. En contraste, las variables independientes elevación, posición de la parcela, apertura de dosel, área basal de la parcela y el número de especies con el síndrome de dispersión autócora, no mostraron tener un efecto sobre la diversidad de especies expresada según el índice de Simpson (Cuadro 6). El análisis de varianza del modelo lineal general para el índice de diversidad Simpson, mostró significancia para las variables temperatura, humedad y número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, hidrócora y zoócora (Cuadro 7).

Cuadro 6. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Simpson, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	Coeficiente				
	Estimado	Desviación	Valor t	P value	
Intercepto	0,7603	0,1236	6,151	0,0001	***
Temperatura	0,0103	0,0034	2,996	0,0134	*
Humedad	-0,0022	0,0007	-3,117	0,0109	*
Anemócora	0,0160	0,0059	2,73	0,0212	*
Hidrócora	0,0180	0,0054	3,329	0,0076	**
Zoocora	0,0031	0,0008	3,782	0,0036	**
AICc	-94,874				

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Cuadro 7. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Simpson, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	Chi Cuadrado	Grados de libertad	P(>Chi Cuadrado)	
Temperatura	8,9785	1	0,0027	**
Humedad	9,7174	1	0,0018	**
Anemócora	7,4553	1	0,0063	**
Hidrócora	11,0851	1	0,0009	***
Zoocora	14,2999	1	0,0002	***

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

De acuerdo con los resultados del modelo lineal general, se encontró que la variable independiente número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, autócora y zoócora, presentaron efectos significativos sobre la diversidad de especies utilizando el índice de Margalef. En contraste, las variables independientes temperatura, humedad, elevación,

posición de la parcela, apertura de dosel, área basal de la parcela con el síndrome de dispersión hidrócora, no mostraron tener un efecto sobre la diversidad de especies expresada según el índice de Margalef (Cuadro 8). El análisis de varianza del modelo lineal general para el índice de diversidad Margalef, mostró significancia para la variable número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, hidrócora y zoócora (Cuadro 9).

Cuadro 8. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Margalef, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	**Coeficiente**				
	Estimado	Desviación	Valor t	P value	
Intercepto	0,433	0,4084	1,059	0,3103	
Anemócora	0,584	0,1348	4,332	0,0010	***
Autócora	0,318	0,0703	4,52	0,0007	***
Zoocora	0,229	0,0191	11,982	4,92E-08	***
AICc	7,8091				

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Cuadro 9. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente diversidad de especies según el índice de Margalef, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	**Chi Cuadrado**	**Grados de libertad**	**P(>Chi Cuadrado)**	
Anemócora	18,768	1	1,48E-02	***
Autócora	20,433	1	6,18E-03	***
Zoocora	143,573	1	<2,2e-16	***

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

De acuerdo con los resultados del modelo lineal general, se encontró que la variable independiente número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, autócora, hidrócora y zoócora, presentaron efectos significativos sobre la riqueza de especies. En contraste, las variables independientes temperatura, humedad, elevación, posición de la parcela, apertura de dosel, área basal de la parcela no mostraron tener un efecto sobre la diversidad de especies expresada según la riqueza de especies (Cuadro 10). El análisis de varianza del modelo lineal general para la riqueza de especies, mostró significancia para la variable número de especies según los síndromes de dispersión anemócora, hidrócora y zoócora (Cuadro 11).

Cuadro 10. Modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente riqueza de especies, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	**Coeficiente**				
	Estimado	Desviación	Valor t	P value	
Intercepto	4,89E-15	2,44E-15	2,01E+00	0,0702	.
Anemócora	1,00E+00	8,36E-16	1,20E+15	<2e-16	***
Autócora	1,00E+00	4,13E-16	2,42E+15	<2e-16	***
Hidrócora	1,00E+00	7,32E-16	1,37E+15	<2e-16	***
Zoocora	1,00E+00	1,11E-16	9,01E+15	<2e-16	***
AICc	-1040,5				

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Cuadro 11. Análisis de varianza del modelo lineal general (GLM) para la variable dependiente riqueza de especies, humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo.

Variable	**Chi Cuadrado**	**Grados de libertad**	**P(>Chi Cuadrado)**	
Anemócora	1.43E+38	1	<2.2e-16	***
Autócora	5.85E+34	1	<2.2e-16	***
Hidrócora	1.87E+30	1	<2.2e-16	***
Zoocora	8.11E+31	1	<2.2e-16	***

Significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

6.3 Propuesta de estrategias de conservación del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo

De acuerdo con las variables evaluadas y los resultados obtenidos en este estudio, se determinaron dos estrategias que se deben aplicar para la conservación del ecosistema de catival. La primera recae en un permanente monitoreo de la fauna silvestre del área protegida y la segunda en la protección del recurso boscoso existente. Lo anterior considerando la línea base que se estableció en el refugio a partir del presente estudio. El Cuadro 12 detalla las dos estrategias de conservación propuestas, donde se indica la estrategia, el objetivo y las acciones concretas sugeridas.

Cuadro 12. Estrategias de conservación del humedal Llanura Costera, Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzaillo, Limón Costa Rica.

ESTRATEGIA	OBJETIVO	ACCIONES
Monitoreo de fauna	Analizar de manera permanente la fauna silvestre presente en el humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo.	1. Instalar cámaras trampa en sitios estratégicos dentro del bosque. 2. Realizar muestreos de fauna terrestre en transectos no lineales (indicios directos e indirectos) durante la época seca y la época lluviosa. 3. Realizar anualmente un conteo de aves. 4. Fomentar estudios de investigación de fauna silvestre y de las interacciones planta-animal en ecosistemas de humedal. 5. Promover charlas dirigidas a la comunidad aledaña al área protegida, con el fin de hacer conciencia en la población sobre la

		importancia de proteger la fauna silvestre. 6. Dar un mayor seguimiento a las actividades ilegales de extracción o sobreexplotación de la fauna del ecosistema.
Protección del recurso boscoso	Proteger la vegetación nativa del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo.	1. Promover estudios de investigación con el fin de conocer mejor el ecosistema de catival. 2. Establecer parcelas permanentes de muestreo (PPM) en diferentes sectores del humedal. 3. Medir las PPM al menos cada cinco años para dar seguimiento al crecimiento de los individuos, ingresos, muertes, regeneración, etc. 4. Analizar la necesidad y pertinencia de aplicar tratamientos silvicuturales como el enriquecimiento, para la conservación del bosque de humedal. 5. Promover charlas dirigidas a la comunidad aledaña al área protegida, con el fin de hacer conciencia en la población sobre la importancia de proteger los bosques de humedal.

		6. Dar un mayor seguimiento a las actividades ilegales de extracción de recursos vegetales del ecosistema.

7. DISCUSIÓN

Los bosques que se desarrollan en sitios que presentan periodos de inundación, deben adaptarse a las difíciles condiciones que ocurren en este (Rueda, Jarquín, Mungía, Reyes y Coronado, 2013), como es el caso del humedal Llanura Costera del Refugio Nacional de Vida silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, el cual es un bosque anegado con dominancia de la especie *Prioria copaifera* o cativo (SINAC, 2017). La cativera, es un sitio que tiene un grado de perturbación considerable. La tala "hormiga" o socala y la extracción de especies maderables, afectan la estructura y composición de este ecosistema (SINAC, 2017). A pesar de que el área protegida sea 90% de propiedad privada (INBio, 2012), se tiene un bosque sano según los resultados del estudio. Sin embargo, no solo las acciones antropogénicas afectan este humedal, los efectos ambientales también influyen de manera directa (Ballestero, 2017).

Diferentes factores influyen en que una especie cuente con una alta representatividad en los bosques tropicales. *Prioria copaifera* forma bosques donde es dominante, a los cuales se les llama cativales (Giraldo y del Valle, 2011). Para efectos de esta investigación, se puede apreciar que el cativo obtuvo un valor de IVI de 64, 64% (Cuadro 1), valor que supera en alta proporción a las demás especies encontradas en el inventario forestal realizado. Esto se explica debido a que la asociación de catival tiende a presentar una relativa homogeneidad, así como potencial de regeneración. Además, la especie cuenta con una tasa de crecimiento volumétrico alta (Lara y Giraldo, 2011) y con un promedio de crecimiento diamétrico de 0,41cm/año (Giraldo y del Valle, 2011) lo cual favorece la dominancia de esta especie.

En un estudio realizado en un bosque dominado por *Prioria copaifera* en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca – Manzanillo, se registró un valor para el área basal de 45,9 m^2/ha (Álvarez, Piedra y Cordero, 2017), el cual es semejante al encontrado en el presente estudio, donde se alcanzaron 46 m^2/ha. Esto permite visualizar que el bosque es saludable, en este tipo de ecosistemas de humedal, donde domina una especie, esta dominancia se vería afectada si la apertura de dosel fuese alta, debido a que el sitio se secará y dará paso a que otras especies proliferen en el sitio, desplazando al cativo (Lara y Giraldo, 2011).

El bosque muestra distribución diamétrica típica de "J" invertida (Figura 3) para bosques tropicales, ya que conforme aumenta el diámetro disminuye la cantidad de individuos (Amarilla, 2018). En este sentido, se tiene un bosque discetáneo, conformado por un conjunto de individuos en varias clases diamétricas (Méndez y Picado, 2006). Sin embargo, en este humedal ocurre que en las categorías mayores (>100 cm) la curva tiende a subir, lo cual se debe a que hay alta abundancia de individuos con diámetros grandes. Posiblemente, esto principalmente se debe a *P. copaifera* puede alcanzar diámetros de hasta 180 cm (Lara y Giraldo, 2011). Cuando la forma de jota invertida presenta alguna irregularidad o corte, es señal de que el bosque está o ha sido intervenido por acciones humanas (López y Lenin, 2019).

Mediante los análisis de redundancia canónica (RDA) se determinó que las variables tomadas en este estudio explican un porcentaje relativamente bajo de los patrones de presencia y ordenación de la composición de especies, las variables independientes no explicaron completamente la presencia de las especies analizadas (Rodríguez, 2018). Por otra parte, los resultados sugieren que las especies de palma *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza* se agrupan por motivo de la humedad, lo cual podría explicarse dado que las palmas son uno de los grupos de plantas que cuentan con una mayor capacidad de adaptación a sitios con periodos prolongados de inundación (Myers, 2013). Por su parte, las variables posición de la parcela y apertura de dosel no tuvieron ningún efecto sobre la presencia de las especies en el humedal, lo cual podría deberse a que el sector del bosque donde se realizó el inventario cuenta con un paisaje homogéneo en lo que respecta a claros. En el caso del RDA que analizó el área basal de las especies y su relación con variables predictoras, mostró una correspondencia significativa y un porcentaje considerable, explicando en mejor medida la relación. Este hallazgo sugiere una influencia de las variables ambientales analizadas en este estudio sobre la composición de las especies en cuanto a su estructura horizontal, al existir una correlación entre los grupos de variables (Badii y Castillo, 2017).

En cuanto a la diversidad de especies, el catival muestró valores altos, indicando alta heterogeneidad (López et al. 2017) y variabilidad en el bosque (Solano, Barbotó y Dueñas, 2017). El índice de Shannon – Weaver fue de 3,48, lo cual supera al mostrado en un estudio realizado en el Caribe sur costarricense en un bosque dominado por *Prioria copaifera*, que fue

de 2,786 (Valverde y Rocha, 2014). Adekunle, Olangoke y Ogundare (2013) reportaron un índice de Shannon para bosques primarios poco intervenidos de 3,16, valor que se asemeja al obtenido en el humedal Llanura Costera. Por su parte, el valor de índice de Simpson obtenido en el estudio fue de 0,96, indicando que el bosque presenta una dominancia alta (Delgado, 2018). Esto sugiere que en el bosque existe una especie que es dominante en gran proporción con respecto a las demás, ya que de 100 individuos muestreados al azar, 96 serán de la misma especie (Ovando, 2018). El índice de Margalef permite medir el número de especies en una unidad de muestreo (Pastrana, Lezcano y Muskus, 2017), el valor obtenido en este humedal fue de 14,06, que expresa una consistencia con respecto a los índices de diversidad Shannon – Weaver y Simpson, indicando una alta riqueza. Esto debido a que valores superiores a 5 reflejan una riqueza de especies alta (Demera, Salabarria y Boza, 2018). Resultados de este tipo permiten predecir que el humedal Llanura Costera es un bosque sano (Mendoza, 2013) y al conocer la composición florística es posible entender el estado del ecosistema (Morales, 2010).

Los resultados señalaron a la zoocoría como el mecanismo más utilizado por las especies del bosque para llevar a cabo la dispersión de sus semillas. De las 92 especies encontradas en el inventario, 76 (que representa el 82,61%) se dispersan por este medio (Figura 6). En este sentido, diversos autores apuntan que la zoocoria es el síndrome de dispersión dominante en los bosques tropicales, donde puede alcanzar porcentajes de hasta un 90% (Arias, 2019; Stevenson y Guzmán, 2013). Por el contrario, los resultados mostraron 11 especies del total (11,96%) con el síndrome autocoria y en menor cantidad hidrocoría y anemocoría. El hecho de que el síndrome de dispersión en la cativera sea principalmente la zoocoría, podría deberse a las condiciones del paisaje local (Hernández, 2014). Al ser un bosque protegido y ubicarse adyacente a otro perturbado, podría estar juegando un papel importante en la restauración global del área (Cole et al. 2010). Sin embargo, la zoocoría podría ser un síndrome de dispersión variable y susceptible a los procesos de fragmentación (Tabarelli y Péres, 2002), dado que cerca del sector del humedal de la cativera existen potreros y otros sitios abiertos, donde existen evidencias de que la dispersión de semillas por animales depende principalmente del tamaño del fragmento (Elvia, 2013).

Los síndromes de dispersión son las variables principales para generar las modelaciones que explican la variabilidad para los índices de diversidad Shannon – Weaver, Simpson y Margalef, así como para el modelo de la riqueza de especies. Este hallazgo nuevamente refuerza la hipótesis del estudio, donde se encontró una influencia del síndrome de dispersión sobre la diversidad y la riqueza de las especies del humedal. A nivel general, el mecanismo de dispersión zoocora es el más representativo en el ecosistema. Las interacciones planta – animal generan efectos directos en la regeneración y estabilidad de un ecosistema boscoso (Laffitte y Suárez, 2015; Mora y Soto, 2011). Tal es el caso de las aves, que pueden depositar en el bosque semillas de especies pioneras y primarias nativas (Hernández et al. 2012). No obstante, Sirombra (2019), apunta que esta relación no siempre es beneficiosa, por ejemplo, en la dispersión de especies exóticas hacia el bosque nativo. El grupo de los mamíferos también permiten que exista estabilidad en los procesos de reclutamiento y así mantener en equilibrio los bosques (Martínez y Ortega, 2014). Por otra parte, cuando un bosque sufre de deforestación, los animales disminuyen sus poblaciones, lo que genera que bajen los porcentajes de dispersión de un ecosistema (Casallas, 2016). Por esta razón, se debe proteger en primera línea los animales dentro y fuera de los bosques (Novoa, Cadenillas y Pacheco, 2011), lo que hace necesario afrontar en tiempo presente las afectaciones por degradación del ecosistema (Bedoya, Estévez y Castaño, 2010). En este trabajo se evidencia la importancia de la fauna para la dispersión de las especies vegetales del catival, relacionado principalmente con la estabilidad de la estructura y composición del humedal.

En relación con la riqueza de especies, en este estudio queda en evidencia que está directamente relacionada con el síndrome de dispersión de las especies del bosque (Cuadro 10). Es importante analizar la riqueza de este tipo de ecosistemas, ya que se pueden evaluar los patrones de diversidad de especies vegetales (Campos, Gonzales, Ramírez, Navarrete y Pérez, 2017). Al identificar los factores que influyen en la riqueza dentro de un ecosistema, es posible reconocer los patrones de diversidad y estado del bosque (Cabrero y Lobo, 2003).

De acuerdo con los análisis de la presente investigación, se determinó que el catival es un ecosistema con alto grado de conservación, a pesar de haber encontrado factores que podrían estar efectando el ecosistema, tal es el caso de factores antropogénicos y ambientales. Por esta

razón, se proponen dos estrategias de conservación como métodos de primera línea para proteger el recurso natural dentro del humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo. En primera instancia, se propone realizar un monitoreo de fauna, esto con el fin de conocer el tipo de fauna silvestre presente en el ecosistema y generar posibles relaciones con las especies vegetales. Para lograr esta estrategia es importante instalar cámaras trampa en el bosque, ya que se pueden identificar animales que son difíciles de observar y que son importantes en estos estudios (Maffei, Cuellar y Noss, 2002). Además, se deben realizar conteos de aves, los cuales permitirían visualizar los cambios en abundancia de especies relacionado a cambios en la vegetación y su fenología (Codesidio y Bilenca, 2000). Así mismo, se considera relevante que el personal del área protegida realice charlas a la comunidad aledaña, que permitan generar conciencia para la protección de la fauna silvestre. Sumado a esto, fomentar estudios de investigación donde el enfoque vaya dirigido a fauna silvestre del humedal y dar mayor seguimiento a las actividades ilegales, donde se extrae o sobreexplota la fauna del área protegida.

Exiten países donde se han realizado estrategias de conservación estrictas y que han resultado exitosas. En zonas protegidas de Colombia se obtuvo resultados exitosos gracias a subsidios gubernamentales, donde se realizaba la captura de especies de fauna invasoras (Vélez, Zárate y Palacio, 2016). Borsdorf (2013) menciona que las acciones colectivas a nivel regional dentro de las áreas protegidas permiten resguardar el recurso natural a largo plazo. Se ha encontrado que realizar una evaluación del estado poblacional de las especies, conlleva a obtener estrategias de conservación con el mayor grado de éxito, lo cual conduce a una adecuada gestión de las áreas silvestres protegidas (Buitrago, 2019).

La segunda estrategia que se recomienda realizar dentro del ecosistema es proteger los recursos vegetales del catival. Para llevar a cabo esta estrategia se debe en primera instancia aplicar estrictamente la legislación nacional para evitar las actividades ilegales dentro del área protegida. De forma complementaria, se deben establecer parcelas permanentes de muestreo (PPM) en diferentes sectores del humedal Llanura Costera y medir estas parcelas al menos cada cinco años. Adicionalmente, se propone realizar otros estudios de investigación donde se tomen en cuenta nuevas variables predictorias que podría complementar la explicación de la dinámica

del ecosistema. Al reconocer sitios aledaños al catival, donde ha habido mayor impacto por acciones antropogénicas, se debe analizar la necesidad y la pertinencia de aplicar tratamientos silviculturales en esos fragmentos. Esto debido a que fue posible observar en campo que existen sitios con potencial de recuperación en lo que respecta al componente vegetal, donde se podría por ejemplo promover enriquecimiento en diversas zonas.

Paralelamente, es indispensable que exista un permanente monitoreo del catival, principalmente por las amenazas que podrían llegar a afectar de forma directa el ecosistema. En el campo, una de las amenazas observadas fue la cercanía del bosque a actividades agrícolas, específicamente plantaciones extensivas de banano, que podrían llevar a que el humedal pierda los niveles freáticos naturales. Otro posible factor que estaría afectando el humedal es la pérdida de terreno por motivo de que la pleamar se adentra cada vez más hacia el bosque, según lo mencionado por el personal del área protegida. Resulta importante recalcar que las estrategias propuestas producto de los resultados obtenidos de la investigación realizada, complementan la línea base que se genera a partir del presente trabajo. Con la intención de aportar a la gestión del área protegida y conducir una estrategia efectiva de conservación de los recursos resguardados en el refugio.

8. CONCLUSIONES

Los factores ambientales y la posición de la parcela en el bosque, presentaron una influencia sobre la estructura y composición florística del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo. Generando mejor explicación y una influencia significativa en el análisis de redundancia canónica para el área basal de las especies.

De acuerdo con los índices de diversidad analizados, el bosque de cativa es un ecosistema con alta diversidad de especies. Por lo cual, los resultados sugieren que el cativa presenta un buen estado de conservación.

Los modelos lineales generales sugieren que la temperatura, la humedad y los síndromes de dispersión de las especies que conforman el ecosistema del humedal Llanura Costera Gandoca-Manzanillo, tienen una influencia significativa sobre la diversidad y la riqueza de especies, principalmente la dispersión por fauna.

Se determinó que es necesario promover estrategias de conservación como método de protección del recurso natural existente en el ecosistema. Fue posible observar que se debe identificar la fauna silvestre del sitio, dado que en la mayoría de los casos la presencia de las especies está altamente relacionada con la dispersión por animales. Por su parte, se debe realizar un monitoreo constante del bosque, para proteger el recurso boscoso del humedal.

9. RECOMENDACIONES

En futuros estudios en el ecosistema de catival, se sugiere aumentar el número de parcelas, para tener una mayor representación de la estructura y composición del bosque.

Realizar el estudio de la estructura vertical, donde se evalúe por estratos de altura la diversidad de especies, los síndromes de dispersión y la influencia de las variables estudiadas.

Realizar estudios de fauna silvestre, con el fin de conocer los principales dispersores de las especies vegetales del humedal.

Evaluar otras variables ambientales no consideradas en este estudio, así como incluir variables geográficas y de paisaje, con el fin de obtener resultados adicionales que complementen el estudio del ecosistema.

Incluir en el inventario otros sectores del bosque y otros sectores del área protegida, para establecer comparaciones que puedan generar mayor información sobre el ecosistema

Estudiar la regeneración natural del ecosistema, para evaluar el futuro del bosque.

10. REFERENCIAS

Alder, D., & Synnott, T. (1992). Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford: Univ. of Oxford. (pp. 1-88).

Alvarado, J. J., Cortés, J., Esquivel, M. F., & Salas, E. (2012). Costa Rica's marine protected areas: Status and perspectives. Revista de Biología Tropical. p. 6.

Álvarez, L., Piedra, L y Cordero, R. (2017). DIVERSIDAD DE PLANTAS HERBÁCEAS Y LEÑOSAS EN UN BOSQUE. MIEMBROS ACTIVOS INVAWET, 95.

Amarilla, L. R. M. (2018). Análisis de la estructura vegetal Humedal-Bosque Ripario en el humedal del Río Negro, Chaco húmedo, Paraguay.

Aponte, H., y Ramírez Huaroto, D. W. (2011). Humedales de la costa central del Perú: Estructura y amenazas de sus comunidades vegetales. Ecología aplicada, 10(1), 31-39.

Arias, H. M. (2018). Evaluación de la interacción-competencia entre Chloris berroi y Distichlis spp., en ausencia de estrés hídrico, en una estepa de halófitas del norte de la Pampa Deprimida (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).

Araya, R y Rodríguez, G. (2012). Proyecto de Ley de reconocimiento de los derechos de los habitantes del Caribe Sur. Asamblea Legislativa de la República de Costa Rica. EXPEDIENTE Nº 18.207 Recuperado de: http://www.asamblea.go.cr/sd/SiteAssets/Lists/Consultas%20Biblioteca/EditForm/Informe%20servicios%20%20tecnicos%20proyectio%2018207.pdf. p. 9

Arias, Y. (2019). Caracterización de la lluvia de semillas en unidades de manejo priorizadas para la restauración ecológica del bosque seco tropical.

Badii, M y Castillo, J. (2017). Análisis de correlación canónica (ACC) e investigación científica. Innovaciones de negocios, 4(8).

Ballestero, F. (2017). Identificación y caracterización de los tipos de bosques dentro del gradiente altitudinal (10-1270 msnm) en el Área de Conservación Tortuguero (ACTo): una propuesta para la definición de umbrales de manejo forestal sostenible.

Bandera, E y Pérez, L. (2018). Los modelos lineales generalizados mixtos. Su aplicación en el mejoramiento de plantas. Cultivos tropicales, 39(1), 127-133.

Barboza, G. (2016). El búfalo en la rehabilitación de humedales: Finca las delicias en Guanacaste, Pacífico norte de Costa Rica. CES Medicina Veterinaria & Zootecnia, 11(3), 124p. Recuperado de: http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=fua&AN=125229098&lang=es&site=ehost-live.

Bedoya, J., Estévez, J y Castaño, G. (2010). Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural, 14(2), 77-91.

Boada, M. (2009). Diagnóstico del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro, Arenal-Huetar Norte, Costa Rica. 194p.

Borsdorf, F. F. (2013). El capital social como recurso de innovación para la gestión regional en grandes áreas protegidas: La Reserva de la Biósfera Groβes Walsertal. Revista de geografía Norte Grande, (55), 55-66.

Buitrago Valenzuela, D. C. (2019). Estrategia para la Conservación de Primates Diurnos en el Área Urbana Consolidada de Villavicencio con Base en su Distribución y Conflictos.

Cabrero, F y Lobo, J. (2003). Reconocimiento de los factores determinantes de la riqueza de especies: el caso de los aphodiinae (coleóptera, scarabaeoidea, aphoniidae) en la Península Ibérica. (59)155-177.

Campo, A., y Duval, V. S. (2014). Diversidad y valor de importancia para la conservación de la vegetación natural. Parque Nacional Lihué Calel (Argentina). In *Anales de Geografía* (Vol. 34, No. 2, pp. 25-42).

Campos, E., González, M., Ramíre, N., Navarrete, D. A y Pérez-Farrera, M. Á. (2017). Riqueza de especies arbóreas en bosques de montaña de Chiapas: estimaciones a partir de datos de herbarios e inventarios florísticos. Revista mexicana de biodiversidad, 88(4), 832-844.

Calvo, C. M., Bonilla, F y Sasa, M. (2013). Uso y conservación de humedales de yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en el Área de Conservación Tortuguero, Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 163-178.

Casallas-Pabón, D. (2016). Estrategias para la restauración ecológica de bosques tropicales mediante la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros. Departamento de Biología.

Castillo-Cruz, S., y Rodriguez-Arrieta, A. (2009). Potencial invasor de *Megaskepasma erythrochlamys* (acanthaceae) en un fragmento boscoso de la universidad de costa rica. Métodos En Ecología Y Sistemática, 4(1), 1-9. Recuperado de: http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=fua&AN=44960331&lang=es&site=ehost-live.

Cayuela, L. (2009). Modelos lineales generalizados (GLM). Materiales de un curso del R del IREC. 64p.

Codesido, M., & Bilenca, D. (2004). Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentine. *Biotropica*, *36*(4), 544-554.

Cole, R.J., K.D. Holl & R. A. (2010). Seed rain under tree island planted to restore degraded lands in a tropical agricultura landscape. Ecological Applications. (20)1255-1269.

Correa, F., Urrutia, J., y Figueroa, R. (2011). Estado del conocimiento y principales amenazas de los humedales boscosos de agua dulce de Chile. Revista chilena de historia natural, 84(3), 325-340.

Cortés, J., Cornejo, G., e Ibarra, G. (2011). Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque Neotropical. *Interciencia,* 36(8), 608-613.

Cuasquer, E., Salvatierra, D., Romero, E. J., & Tortajada, H. B. (2016). La vegetación del humedal "Abras de mantequilla". Composición florística. Bases para su restauración. Revista Ciencia y Tecnología, 9(1), 17-30.

da Conceição, G., Ruggieri, A., Silva, E., Gomes, E y Roche, H. (2011). Especies vegetales y síndromes de dispersión del área de protección ambiental municipal de Inhamum, Caxias, Maranhão, Brasil. Ambiente & Água-An Interdisciplinary Journal of Applied Science, 6(2), 129-142.

Dangles, O., Meneses, R. I., y Anthelme, F. (2014). BIOTHAW: Un proyecto multidisciplinario que propone un marco metodológico para el estudio de los bofedales altoandinos en un contexto de cambio climático. Ecología en Bolivia, 49(3), 6-13.

Demera, M., Salabarria, J y Boza, F. (2018). EVALUACIÓN DE DIVERSIDAD ARBÓREA PARA SELECCIÓN DE ESPECIES SUCEDÁNEAS DE REFORESTACIÓN SUB-CUENCA DEL CARRIZAL. Mikarimin. Revista Científica Multidisciplinaria. e-ISSN 2528-7842, 4(1), 123-136.

Di Rienzo, J., Macchiavelli, R y Casanoves, F. (2017). Modelos lineales generalizados mixtos aplicaciones en InfoStat.

Díaz, D y Villegas, N. (2015). Ciencias exactas y naturales-artículo científico correlación canónica entre índices macroclimáticos y variables meteorológicas de superficie en Colombia. 18(2): 543-552.

Ecosistemas terrestres de la región de Osa y Golfito, Costa Rica. Informe Final. Proyecto INOGO. 310p.

Elvia, M. (2013). Lluvia de semillas en un paisaje tropical fragmentado: implicaciones para la regeneración natural de los bosques en Chiriquí, Panamá. Recuperado de:

http://www.iies.unam.mx/laboratorios/ecologia-paisajes-fragmentados/wp-content/uploads/2018/02/Tesis_Elvia.pdf

Ezequiel, E. (2008). Análisis multivariado en ecología microbiana. Guadalajara, México. 72p.

Figueroa, R., Suarez, M. L., Andreu, A., Ruiz, V. H., & Vidal-Abarca, M. R. (2009). Caracterización ecológica de humedales de la zona semiárida en Chile Central. Gayana (Concepción), 73(1), 76-94.

Fonseca, A., Cortés, J y Zamora, P. (2007). Monitoreo del manglar de Gandoca, Costa Rica (sitio CARICOMP). Revista de biología tropical, 55(1), 23-31.

García, T y Grant, I. (2012), Guía interpretativa un recorrido por el refugio nacional de vida silvestre Gandoca-Manzanillo. Instituto Nacional de Biodiversidad. San José, Costa Rica. 33p.

García, R y Sánchez, A. (2005). ¿ Pueden los índices de diversidad biológica ser aplicados como parámetros técnicos de la gestión forestal?. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, (20), 93-98.

Giraldo, J y del Valle Arango, I. (2011). Estudio del crecimiento de Prioria copaifera (Caesalpinaceae) mediante técnicas dendrocronológicas. Revista de Biología Tropical, 59(4), 1813-1831.

Hernández, T. (2014). La importancia de la dispersión de semillas en la recuperación del bosque mesófilo de montaña del centro de veracruz, méxico.

Hernández, M. G., y Torres, L. (2015). Análisis de dos áreas naturales protegidas en relación con el crecimiento del área metropolitana de xalapa, Veracruz. doi:2878/10.14350/rig.39077. p. 2.

Hernández, M. E. (2010). Suelos de humedales como sumideros de carbono y fuentes de metano. Terra Latinoamericana, 28(2), 139-147.

HERNÁNDEZ, I., ROJAS, O., LÓPEZ, F., PUEBLA, F y DÍAZ, C. (2012). Dispersión de semillas por aves en un paisaje de bosque mesófilo en el centro de Veracruz, México: su papel en la restauración pasiva. Revista chilena de historia natural, 85(1), 89-100.

INBio. (2012). Diseño del Proyecto Específico de Senderización y Aprovechamiento Turístico, REGAMA. 141p.

Jiménez, K. R., Rojas, N. R., y Castro, L. P. (2016). Atractivos turísticos naturales en el sector Gandoca, Refugio Nacional Mixto de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, Costa Rica. Tecnología en Marcha, 29(3), 159-168.

Jiménez, J. A. G., y Del Valle Arango, J. I. (2011). Estudio del crecimiento de *Prioria copaifera* (Caesalpinaceae) mediante técnicas dendrocronológicas. Revista de Biología Tropical, 1813-1831.

Kandus, P., Morandeira, N., y Schivo, F. (2010). Bienes y servicios ecosistémicos de los humedales del Delta del Paraná. Wetlands International: Fundación Humedales.

Kohl, J., y Herrera, B. (2008). Barreras para la implementación de los planes de manejo de las áreas silvestres protegidas en Costa Rica. p. 11.

Laffitte, J. y Suárez, A. (2015). Frutos, semillas, y mamíferos frugívoros: diversidad funcional de interacciones poco estudiadas. Revista Ecosistemas, 24(3), 1-4.

Lara, C., y Giraldo, J. (2011). ECOLOGÍA Y SILVICULTURA DE LA ASOCIACION VEGETAL “CATIVAL”. p. 5.

Leyva, J., Velázquez, A y Ángeles, G. (2010). Patrones de diversidad de la regeneración natural en rodales mezclados de pinos. Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente, 16(2), 227-239.

Lezama, M. (2018). Análisis de la gestión territorial del Refugio Nacional Mixto de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo, 1985-2017: Limón, Costa Rica.

Li, C., Xian, Y., Ye, C., Wang, Y., Wei, W., Xi, H., & Zheng, B. H. (2019). Wetland ecosystem status and restoration using the Ecopath with Ecosim (EWE) model. *Science* of The Total Environment, 658, 305-314.

López, J., Aguirre, Ó., Alanís, E., Monarrez, J., González, M y Jiménez-Pérez, J. (2017). Composición y diversidad de especies forestales en bosques templados de Puebla, México. Madera y bosques, 23(1), 39-51.

López, N., y Pérez, E. (2017). Valoración ambiental del Humedal Urama, Venezuela. Revista INGENIERÍA UC, 24(3), 279-289.

López, J., del Valle, J. I., & Giraldo, J. A. (2014). Flood-promoted vessel formation in *Prioria copaifera* trees in the Darien Gap, Colombia. Tree physiology, 34(10), 1079-1089.

López, P y Lenin, Y. (2019). Efectos de las perturbaciones sobre la estructura y composición del bosque seco tropical en tres sitios de la parroquia Membrillal (Bachelor's thesis, Jipijapa-UNESUM).

López, F y Rosado, D. (2017). Management effectiveness evaluation in protected areas of southern Ecuador. doi:2878/10.1016/j.jenvman.2016.12.043. p. 1.

López-González, E y Ruiz-Soler, M. (2011). Análisis de datos con el Modelo Lineal Generalizado. Una aplicación con R. Revista española de pedagogía, 59-80.

Mangeaud, A y Videla, M. (2005). En busca de la independencia perdida: la utilización de modelos lineales generalizados mixtos en pruebas de preferencia. Argentina, (15), 199-206).

Martínez, A y Ortega, C. (2014). Los servicios ambientales que generan los mamíferos silvestres. Pädi Boletín Científico de Ciencias Básicas e Ingenierías del ICBI, 2(3).

Mayorga, J. M. (2016). El proceso de urbanización de los humedales de Kennedy en Bogotá, Colombia: Una perspectiva normativa. Papeles de Coyuntura, 42, 14-53.

Medina, M., Ritter, L. J., Campanello, P. I., y Arturi, M. F. (2019). Relación entre estrategias de historia de vida y atributos funcionales en especies arbóreas del Bosque Atlántico semideciduo de Misiones. Ecología Austral, 29(3), 380-390.

Mejía, J., Artunduaga, S y Flórez, J. (2009). Medición de la eficiencia en las instituciones educativas oficiales del municipio de Dosquebradas (Risaralda) 2007. Scientia et technica, 15(43), 95-99.

Méndez, J y López, L. G. (2015). Síndromes de dispersión de diásporas de las especies arbustivas y arbóreas de tres tipos de coberturas del Parque Natural Quininí, municipio de Tibacuy, Cundinamarca, Colombia. Revista Biodiversidad Neotropical, 5(1 Ene-Jun), 7-15.

Méndez, Á y Picado, E. (2006). Análisis de tres estados sucesionales del bosque seco deciduo desarrollado sobre campos agrícolas abandonados, Nandarola, Nicaragua (Doctoral dissertation, Universidad Nacional Agraria, UNA).

Morales-Salazar, M. (2010). Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Mora, J y Soto, M. (2011). Legítima dispersión de semillas Ugni molinae Turcz.(Myrtaceae), por monito del monte, Dromiciops gliroides. Gayana. Botánica, 68(2), 309-312.

Moreno, P., Cejudo, E., Capistrán, A., Infante, D., López, H., Castillo, G y Campos, A. (2010). Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. Boletín de la sociedad botánica de México, (87), 29-50.

Myers, R. L. (2013). Remoción y dispersión de semillas en un humedal dominado por palmas (Arecaceae) en el noreste de Costa Rica. Revista de Biología Tropical, 67-85.

Novoa, S., Cadenillas, R., & Pacheco, V. (2011). Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. Mastozoología neotropical, 18(1), 81-93.

O'sullivan, F., Yandell, B & Raynor Jr. (1986). Automatic smoothing of regression functions in generalized linear models. Journal of the American Statistical Association, 81(393), 96-103.

Ovando, X. 2018. Physa acuta Draparnaud, 1801 (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila) em ambientes límnicos del noroeste argentino. 85-95 pp. En: INVAWET. 2018. Humedales tropicales, especies invasoras y salud. Red temática INVAWET 2015-2018 del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, CYTED (Madrid – España) 456 pp. Disponible en: www.invawetcyted.org

Palacio, E. R. (2010). Áreas protegidas: aproximación a su proyección socio-económica y política en Centroamérica. *DELOS: Desarrollo Local Sostenible*, *3*(8), p.13.

Paredes, D. (2010). Determinación de amenazas en humedales urbanos: Estudio de tres humedales de Valdivia, Chile (Doctoral dissertation, Universidad Austral de Chile).

Pastrana, J., Lezcano, C y Muskus, R. (2017). Análisis estructural de la vegetación arbórea de la vereda la Corocita perteneciente al municipio de Sahagún, departamento de Córdoba, Colombia.

Piedras, L y Morales, V. (2015). Preferencias en la anidación de tortugas carey (Eretmochelys imbricata) y baulas (Dermochelys coriacea) en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo, Limón, Costa Rica. Revista Tecnología en Marcha, 28(3), 86-98

Proyecto Humedales de SINACPNUD-GEF (2018). Inventario Nacional de Humedales. SINAC/PNUD/GEF. 172 pp

Proyecto Humedales de SINACPNUD-GEF (2017). Valoración de los servicios ecosistémicos que ofrecen siete de los humedales protegidos de importancia internacional en Costa Rica: Palo Verde, Caribe Noreste, Caño Negro, Gandoca-Manzanillo, Maquenque, Térraba-Sierpe y Las Baulas. SINAC/CINPEUNA/PNUD. 144 pp.

Puig, X., Ginebra, J., & Gispert, R. (2005). Análisis de la evolución temporal de la mortalidad mediante modelos lineales generalizados. Gaceta Sanitaria, 19(6), 481-485.

Quiñones, M., Varela, D y Azuaje, F. (2014). Estudio del régimen de prelaciones de la escuela de sistemas de la facultad de la ingeniería. Universidad de Los Andes. Ciencia e Ingeniería, 35(2), 67-76.

Ramirez, D., Aponte, H., Lertora, G y Gil, F. (2018). Incendios en el humedal Ramsar Los Pantanos de Villa (Lima-Perú): Avances en su conocimiento y perspectivas futuras. Revista de Investigaciones Altoandinas, 20(3), 347-360.

Ramírez, D., y Del Valle, J. (2011). Reconstrucción de los niveles del río Atrato con anillos de *Prioria copaifera*. Dyna, 78(169), 121-130.

Ramsar. (2013). Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971).

Rodríguez, E. (2018). Efectos de un vial sobre la entomofauna en un bosque semideciduo de Cayo Coco, Cuba (Doctoral dissertation, Universidad Central" Marta Abreu" de Las Villas. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Departamento de Biología).

Schiavini, A., Carranza, M. L., Deferrari, G., Escobar, J., Malmierca, L., & Pietrek, A. G. (2016). Erradicación de especies invasoras: Ciencia, actitud Y entendimiento. el castor en tierra del fuego. Mastozoologia Neotropical, 23(2), 279-288. Recuperado de: http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=fua&AN=121512825&lang=es&site=ehost-live.

Sierralta, L., Serrano, R., Rovira, J y Cortés, C. (2011). Las áreas protegidas de Chile, antecedentes, institucionalidad, estadísticas y desafíos.

Sistema Nacional de Áreas de Conservación. (2018). Plan Estratégico 2018-2025 del Programa Nacional de Corredores Biológicos de Costa Rica (Informe Final). Programa Nacional de Corredores Biológicos. San José-Costa Rica. 52 p.

SINAC. (2017). Propuesta del Plan de Gestión Local del Sitio Ramsar Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Gandoca-Manzanillo. Eds. H.Acevedo, G.Chacón, Y. Villalobos y V. Obando. San José, Costa Rica. 72 p.

SINAC. (2012). Memoria Anual Institucional SINAC – 2011. San José Costa Rica. Recuperado de: http://www.sinac.go.cr/ES/docu/Planificacion/Memoria%20Anual%20Institucional%20SINAC%202011.pdf. 73p.

Sirombra, M. G. (2019). Servicios ecosistémicos: dispersión de frutos y semillas. Revista de Biología Tropical, Blog-Blog.

Sistema Nacional de Áreas de Conservación-SINAC del Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones-MINAET 2010. Políticas para las Áreas Silvestres Protegidas (ASP) del Sistema Nacional de Áreas de Conservación-SINAC 2011-2015. San José CR. 44 pp.

Solano, M., Barbotó, V y Dueñas, D. (2017). Evaluación de dos índices de diversidad para definir sustentabilidad biológica en una finca agrícola, del cantón Urdaneta. Revista FADMI: Administración y Tecnología, 1(1), 25-35.

Sosa, J., Espinosa, C y Roblejo, Y. (2017). Relación entre morfología y dispersión de Juglansjamaicensis DC. con la distancia al curso de agua. Revista Cubana de Ciencias Forestales, 5(1), 27-32.

Stevenson, P y Guzmán, D. (2013). Procesos ecosistémicos provenientes del papel de los monos churucos (Lagothrix lagothricha) como dispersores de semillas. Capítulo, 21, 332-47.

Tabarrelli, M. y Peres, C. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. Biological Conservation 106: 165- 176.

Tavera, M., Ramírez, N., González, M., y Navarrete, D. A. (2019). Rasgos funcionales de especies arbóreas raras y abundantes en bosques de montaña del sur de México. Polibotánica, (48), 29-41.

Urrutia, J. A., Trejos, E. A. C., & Palomino, R. (2011). Una aplicación de las correlaciones canónicas en climatología. Scientia et technica, 16(48), 263-268.

Valverde, O & Rocha, O. (2014). Logging impacts on forest structure and seedling dynamics in a Prioria copaifera (Fabaceae) dominated tropical rain forest (Talamanca, Costa Rica). Revista de biologia tropical, 62(1), 308-318.

Vargas, G. (2009). Turismo y espacios naturales protegidos en Costa Rica: enfrentamiento o concertación. *Revista de Ciencias Sociales (Cr)*, *1*(123-124).

Vázquez, S. M., Carvajal, C. I., y Aquino, A. M. (2010). Áreas naturales protegidas. 26p.

Vélez, C. V., Zárate, C. A., & Palacio, C. I. V. (2016). Estrategias para la sostenibilidad financieras de las áreas protegidas de Colombia. Ensayos de economía, 26(49), 271-292.

Yepes, G. Y. F. (2015). Servicios ecosistémicos y variables sociambientales determinantes en ecosistemas de humedales altoandinos. Sector el ocho y paramo de letras Manizales Colombia. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas, 1, 173-179.

11. ANEXOS

Anexo 1. Síndrome de dispersión por especie para el humedal Llanura Costera Gandoca – Manzanillo.

Especie	Síndrome de dispersión
Cecropia insignis	Anemócora
Cecropia obtucifolia	Anemócora
Luehea speciosa	Anemócora
Grias cauliflora	Autócora
Inga chocoensis	Autócora
Licania belloi	Autócora
Mortoniodendron costaricense	Autócora
Pentaclethra macroloba	Autócora
Quararibea bracteolosa	Autócora
Sterculia allenii	Autócora
Sterculia costaricana	Autócora
Tovomita longifolia	Autócora
Trichilia quadrijuga	Autócora
Xylopia bocatorena	Autócora
Apeiba membranacea	Hidrócora
Prioria copaifera	Hidrócora
Amphitecna kennedyae	Zoocora
Anaxagorea crassipetala	Zoocora
Andira inermis	Zoocora
Annona papilionella	Zoocora
Astrocaryum alatum	Zoocora
Buchenavia costaricensis	Zoocora
Carapa guianensis	Zoocora
Cassipourea elliptica	Zoocora
Celtis schippii	Zoocora
Chimarrhis parviflora	Zoocora
Clarisia biflora	Zoocora
Compsoneura excelsa	Zoocora
Cordia collococca	Zoocora
Cordia dwyeri	Zoocora
Cordia lucidula	Zoocora
Coussarea impetiolaris	Zoocora
Coussarea talamancana	Zoocora
Cymbopetalum costaricense	Zoocora
Cynometra hemitomophylla	Zoocora
Desconocido	Zoocora
Duguetia panamensis	Zoocora

Especie	Síndrome de dispersión
Dussia macroprophyllata	Zoocora
Eschweilera pittieri	Zoocora
Eugenia ludoviciana	Zoocora
Gloeospermum diversifolia	Zoocora
Guarea bullata	Zoocora
Guarea gentryi	Zoocora
Guarea terorraquis	Zoocora
Guateria amplifolia	Zoocora
Heisteria acuminata	Zoocora
Hernandia didymantha	Zoocora
Herrania purpurea	Zoocora
Hieronyma alchorneoides	Zoocora
Inga sp	Zoocora
Iriartea deltoidea	Zoocora
Ixora nicaraguensis	Zoocora
Jacaratia dolichaula	Zoocora
Jacaratia spinosa	Zoocora
Lacmellea panamensis	Zoocora
Maquira guianensis	Zoocora
Melastomataceae	Zoocora
Mosannona costaricensis	Zoocora
Nectandra umbrosa	Zoocora
Neea sp	Zoocora
Ocotea dentata	Zoocora
Otoba novogranatensis	Zoocora
Otoba vespertilio	Zoocora
Palicourea calidicola	Zoocora
Palma	Zoocora
Parinari parviflorum	Zoocora
Pentagonia nuciformis	Zoocora
Pleuranthodendron lindenii	Zoocora
Poulsenia armata	Zoocora
Pouteria bulliformis	Zoocora
Pouteria izabalensis	Zoocora
Pouteria torta	Zoocora
Quararibea asterolepis	Zoocora
Quararibea gomezii	Zoocora
Quararibea obliquifolia	Zoocora
Raphia taedigera	Zoocora
Rinorea squamata	Zoocora
Sacoglottis trichogyna	Zoocora
Sapium glandulosum	Zoocora
Sarcaulus brasiliensis	Zoocora

Especie	Síndrome de dispersión
Siparuna pauciflora	Zoocora
Socratea exorrhiza	Zoocora
Sorocea pubivena	Zoocora
Stephanopodium costaricense	Zoocora
Symphonia globulifera	Zoocora
Tapirira guianensis	Zoocora
Theobroma cacao	Zoocora
Theobroma simiarum	Zoocora
Unonopsis storkii	Zoocora
Virola fosteri	Zoocora
Virola koschnyi	Zoocora
Xylosma chlorantha	Zoocora

Anexo 2. Índice de valor de importancia de todas las especies del humedal.

Especie	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	Dominancia relativa	IVI 300%
Prioria copaifera	9.43	4.72	50.49	64.64
Carapa guianensis	10.05	4.72	11.94	26.70
Pentaclethra macroloba	7.57	5.03	9.44	22.05
Eschweilera pittieri	6.80	4.40	5.57	16.78
Iriartea deltoidea	9.27	4.72	1.39	15.38
Socratea exorrhiza	7.26	4.72	1.16	13.14
Otoba vespertilio	5.56	3.46	1.44	10.47
Rinorea squamata	4.02	4.72	0.38	9.12
Virola fosteri	1.24	2.20	3.28	6.71
Astrocaryum alatum	3.25	2.52	0.52	6.28
Grias cauliflora	2.16	2.52	1.10	5.78
Poulsenia armata	1.85	3.46	0.27	5.59
Apeiba membranacea	0.93	1.57	2.47	4.96
Maquira guianensis	2.32	2.20	0.43	4.95
Mortoniodendron costaricense	1.39	1.89	1.18	4.45
Anaxagorea crassipetala	2.01	1.89	0.12	4.02
Cordia lucidula	1.55	2.20	0.11	3.86
Unonopsis storkii	1.08	1.89	0.06	3.03
Sterculia costaricana	0.93	1.89	0.12	2.94
Luehea speciosa	0.31	0.63	1.94	2.88
Pouteria izabalensis	0.77	1.26	0.67	2.71
Otoba novogranatensis	1.08	1.26	0.36	2.70
Coussarea talamancana	0.93	1.57	0.07	2.57

Especie	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	Dominancia relativa	IVI 300%
Trichilia quadrijuga	0.62	1.26	0.29	2.17
Guarea bullata	0.62	1.26	0.03	1.90
Virola koschnyi	0.46	0.94	0.40	1.81
Gloeospermum diversifolia	0.77	0.94	0.04	1.75
Cecropia insignis	0.46	0.63	0.60	1.69
Tapirira guianensis	0.46	0.94	0.11	1.52
Inga sp	0.46	0.94	0.08	1.49
Quararibea bracteolosa	0.46	0.94	0.07	1.48
Inga chocoensis	0.46	0.94	0.07	1.48
Duguetia panamensis	0.46	0.94	0.07	1.47
Amphitecna kennedyae	0.46	0.94	0.03	1.44
Sarcaulus brasiliensis	0.46	0.94	0.03	1.44
Rubiaceae	0.46	0.94	0.02	1.42
Cecropia sp	0.46	0.63	0.07	1.16
Tovomita longifolia	0.46	0.63	0.07	1.16
Quararibea sp	0.46	0.63	0.04	1.14
Raphia taedigera	0.46	0.63	0.03	1.12
Quararibea asterolepis	0.31	0.63	0.09	1.03
Melastomataceae	0.31	0.63	0.06	0.99
Parinari parviflorum	0.31	0.63	0.05	0.99
Ixora nicaraguensis	0.31	0.63	0.04	0.98
Hernandia didymantha	0.31	0.63	0.04	0.97
Pentagonia nuciformis	0.31	0.63	0.03	0.96
Heisteria acuminata	0.31	0.63	0.02	0.96
Sorocea pubivena	0.31	0.63	0.02	0.96
Andira inermis	0.31	0.63	0.01	0.95
Nectandra umbrosa	0.31	0.63	0.01	0.95
Pleuranthodendron lindenii	0.15	0.31	0.41	0.88
Sterculia allenii	0.15	0.31	0.38	0.85
Sacoglottis trichogyna	0.15	0.31	0.29	0.76
Buchenavia costaricensis	0.15	0.31	0.26	0.73
Jacaratia spinosa	0.15	0.31	0.22	0.69
Sapium glandulosum	0.15	0.31	0.20	0.67
Dussia macroprophyllata	0.31	0.31	0.02	0.64
Salicaceae (Xylosma chlorantha)	0.15	0.31	0.17	0.64
Pouteria bulliformis	0.15	0.31	0.15	0.62
Theobroma simiarum	0.15	0.31	0.12	0.59
Guarea terorraquis	0.15	0.31	0.10	0.57

Especie	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	Dominancia relativa	IVI 300%
Guateria amplifolia	0.15	0.31	0.10	0.57
Pouteria torta	0.15	0.31	0.09	0.55
Stephanopodium costaricense	0.15	0.31	0.08	0.55
Guarea gentryi	0.15	0.31	0.06	0.53
Coussarea impetiolaris	0.15	0.31	0.05	0.52
Ocotea dentata	0.15	0.31	0.04	0.51
Mosannona	0.15	0.31	0.04	0.51
Cynometra hemitomophylla	0.15	0.31	0.04	0.51
Desconocido	0.15	0.31	0.04	0.51
Chimarrhis parviflora	0.15	0.31	0.03	0.50
Cordia dwyeri	0.15	0.31	0.02	0.49
Celtis schippii	0.15	0.31	0.02	0.49
Myrtaceae (Plinia)	0.15	0.31	0.02	0.49
Clarisia biflora	0.15	0.31	0.01	0.48
Cordia collococca	0.15	0.31	0.01	0.48
Lacmellea panamensis	0.15	0.31	0.01	0.48
Theobroma cacao	0.15	0.31	0.01	0.48
Symphonia globulifera	0.15	0.31	0.01	0.48
Annona papilionella	0.15	0.31	0.01	0.48
Licania belloi	0.15	0.31	0.01	0.48
Hieronyma alchorneoides	0.15	0.31	0.01	0.48
Cymbopetalum costaricense	0.15	0.31	0.01	0.47
Xylopia bocatorena	0.15	0.31	0.00	0.47
Compsoneura excelsa	0.15	0.31	0.00	0.47
Neea sp	0.15	0.31	0.00	0.47
Herrania purpurea	0.15	0.31	0.00	0.47
Palma	0.15	0.31	0.00	0.47
Quararibea obliquifolia	0.15	0.31	0.00	0.47
Siparuna pauciflora	0.15	0.31	0.00	0.47
Cassipourea elliptica	0.15	0.31	0.00	0.47
Jacaratia dolichaula	0.15	0.31	0.00	0.47
Total	**100**	**100**	**100**	**300**

Anexo 3. Variables ambientales tomadas en el inventario.

Parcela	Elevación	Temperatura	Humedad	Apertura de dosel
1	15	25.9	99.9	7.4
1	13	25	99.8	2.05
2	15	28.8	95.5	12.23
2	15	29.5	99.9	6.2
3	35	29.9	99.9	3.44
3	19	26.7	99.9	6.84
4	8	26.9	93.2	3.12
4	10	28.9	91.3	4.26
5	21	28.7	99.9	3.46
5	13	27.3	98.5	8.15
6	17	26.5	92.1	50.53
6	12	27.1	97.3	11.61
7	8	28.2	97.8	12.44
7	7	28.1	99.3	8.12
8	0	29.1	99.5	8.89
8	5	28.6	98.6	13.57
9	6	28.6	95	4.44
9	6	26.8	99.9	9.24
10	8	28.1	99.4	7.34
10	12	29.8	99.7	27.7
11	12	29.6	94.9	18.51
11	8	26.5	93.9	16.61
12	7	27.8	89.2	16.47
12	7	27	92.2	12.26
13	14	27.1	92.6	15.75
13	10	26.7	89.6	16.79
14	10	26.9	89.5	14.55
14	8	28	90.2	19.9
15	0	27.9	91.3	12.89
15	3	29.2	92.3	22.37
16	3	28.4	92.8	14.2
16	5	28.9	90.1	19.25

Anexo 4. Índices de diversidad de especies por parcela.

Parcela	*Shannon-Weaver*	*Simpson*	*Margalef*
1	2.729	0.88	6.106
2	2.699	0.9087	5.262
3	2.631	0.9097	4.391
4	2.475	0.8934	4.013
5	2.497	0.9023	4.04
6	2.885	0.9329	5.485
7	2.596	0.9074	4.465
8	2.388	0.878	3.77
9	3.08	0.9444	6.689
10	2.51	0.8865	4.5
11	3.017	0.9425	6.235
12	2.683	0.9091	5.021
13	2.639	0.9044	4.948
14	2.763	0.9273	5.158
15	2.772	0.9225	5.285
16	3.05	0.9453	6.469