

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

INFORME DE PRÁCTICA DE ESPECIALIDAD

IMPLICACIONES DE LA FRAGMENTACIÓN EN LA
ESTRUCTURA Y LA COMPOSICIÓN DEL BOSQUE EN
EL VALLE DE COTO BRUS, COSTA RICA.

JAVIER FERNÁNDEZ VEGA

CARTAGO, 2008.



RESUMEN

Luego de la corta del bosque, permanecen islas de bosque aisladas que pertenecieron al bosque original. En San Vito, Coto Brus, el paisaje agrícola que existe hoy día está dominado por fragmentos de bosque de aproximadamente 1-30 hectáreas. Los efectos de la fragmentación causan una degradación gradual de los fragmentos y lo modifican hasta convertirlo en un ecosistema diferente, desprovisto de muchos recursos antes disponibles. Para evaluar los efectos de la fragmentación se muestrearon seis fragmentos de bosque (11-27 ha) y se compararon entre sí y contra un control compuesto de tres bosques grandes en la zona (266-400 000 ha). En los fragmentos se montaron parcelas alrededor de tres anillos concéntricos cada 50 metros desde el borde del bosque. En los sitios de control se muestreó en forma sistemática 400-700 metros adentro del bosque para evitar la influencia de efectos de borde. La cantidad de parcelas de 100 m² por sitio varió entre 42-56 en donde se identificó la especie, se midió el diámetro, se estimó la altura y la posición del árbol en la estructura vertical del bosque de todos los árboles >10 cm DAP. Se encontró que los fragmentos de bosque tienen más densidad de árboles, pero distribuidos principalmente en las categorías diamétricas pequeñas. No se encontraron, por el contrario, diferencias en el área basal, pero sí en la altura máxima y promedio de los bosques en estudio, en donde los fragmentos tuvieron promedios más altos y los sitios de control tienen promedios más bajos para ambas. En términos de composición, no hubo diferencias en el Coeficiente de Mezcla (Especies:Individuos) entre fragmentos y control. Se encontró que el número de especies arbóreas aumenta con el área. Las diferencias entre el borde y el interior de los fragmentos de bosque fueron leves, lo que se debe a que los efectos de borde ya han impactado todo el fragmento. En general, el tipo de estructura de los fragmentos varía ligeramente después de la fragmentación, excepto en lograr mantener los individuos más grandes, los cuales se cree que han sido afectados por viento y la incapacidad de los fragmentos pequeños de amortiguar su impacto.

Palabras claves: fragmentación, estructura de bosque, composición de bosque, Coto Brus.

* Fernández, J. 2008. ¿Varía la estructura y la composición del bosque luego de la fragmentación? Análisis en el Valle de Coto Brus, Costa Rica. Informe de Práctica de Especialidad. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

ABSTRACT

After logging, numerous forest islands which were part of the original forest remain standing. In San Vito, Coto Brus, the agricultural landscape present nowadays is dominated by approx. 1-30 hectares forest fragments. Gradually, fragmentation effects cause the degradation of these forest islands, shaping them into new altered ecosystems depleted from pre-fragmentation available resources. To accurately assess the effects of fragmentation six forest fragments (11-27 ha) were sampled and then compared to a control composed out of three large forests in the region (266-400 000 ha). In the fragments three sampling rings were outlined and distanced 50 meters apart from each other, from the forest edge to its interior. The control sites were systematically sampled 400-700 meters in from the edge of the forest. The number of plots varied from 42-56, and each tree above 10 cm DBH was identified, DBH measured, its height estimated, and placed within the sociological structure of the forest. This study found that forest fragments have higher tree density, but individuals are mainly distributed in the lower size classes. Differences in basal area, on the contrary, were not found, but differences in maximum and mean height were found; both were greater for forest fragments and lower for control sites. In terms of richness, there was no difference between forest fragments and control sites for the Mixture Coefficient (Species:Individuals). Primarily, it was found that the number of species increased with area in a strong relationship. Differences between edge and interior were non-significant which could be due to an already generalized effect of fragmentation upon the fragment. Overall, forest structure varies slightly after fragmentation, except in maintaining alive the largest trees, which are believed to be impacted by wind and the incapacity of small forest fragments to buffer their strength.

Key words: fragmentation, forest structure, forest composition, Coto Brus.

IMPLICACIONES DE LA FRAGMENTACIÓN EN LA ESTRUCTURA Y LA COMPOSICIÓN DEL BOSQUE EN EL VALLE DE COTO BRUS, COSTA RICA.

Informe presentado a la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica como requisito parcial para optar al título de Bachiller en Ingeniería Forestal

Miembros del Tribunal

MSc. Braulio Vílchez

Lic. Branko Hilje

MSc. Gustavo Torres

DEDICATORIA

A los bosques.

AGRADECIMIENTOS

A la Estación Biológica Las Cruces y la gente que trabaja ahí.

A la Universidad de Cornell por el apoyo financiero y logístico para la ejecución del proyecto.

A mi tutor por sus ideas.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	2(i)
ABSTRACT	3(ii)
DEDICATORIA	5(iv)
AGRADECIMIENTOS	6(v)
ÍNDICE GENERAL	7
ÍNDICE DE CUADROS	10
ÍNDICE DE FIGURAS	11
ÍNDICE DE ANEXOS	12
INTRODUCCIÓN	13
OBJETIVO GENERAL	14
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
PREDICCIONES	15
REVISIÓN DE LITERATURA	16
METODOLOGÍA	21
SITIO DE ESTUDIO	21
EVALUACIÓN DE LOS ATRIBUTOS BIOFÍSICOS	23
COLECTA DE DATOS	25
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	26
RESULTADOS	27
COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL: FRAGMENTOS DE BOSQUE VS. CONTROL	27
<i>Densidad de árboles (≥ 10 cm DAP)</i>	27
Figura 1. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.0009$, $U'=24469$).....	27
Figura 2. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control en la primera categoría diamétrica (10-50 cm DAP) (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=7.389).....	28
Figura 3. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control en la segunda categoría diamétrica (50-100 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.0791$, $U'=1868.5$).....	29
Figura 4. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control en la tercera categoría diamétrica (100-150 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.8645$, $U'=1703.5$).....	30
Figura 5. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control en la cuarta categoría diamétrica (150-200 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.4092$, $U'=1596$).....	30
<i>Área basal</i>	31

Figura 6. Valor promedio para el área basal (m ²) por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.5081$, $U'=21117$).	31
<i>Alturas (promedios, máximos y rangos)</i>	31
Figura 7. Valor promedio para la altura por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=6.433).	32
Figura 8. Valor promedio para la altura máxima por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=4.067).	32
Figura 9. Valor promedio para la amplitud de los estratos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=4.067).	33
<i>Composición florística</i>	33
Figura 10. Coeficiente de Mezcla promedio para los fragmentos de bosque y los sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.1144$, $U'=22281$).	34
Cuadro 1. Tipo de complejidad estructural en fragmentos de bosque y en los sitios de control acorde a la variable analizada.	34
COMPOSICIÓN FLORÍSTICA	35
Cuadro 2. Comparación entre fragmentos de bosque y sitios de control para Coeficiente de Mezcla. ...	35
<i>Presencia de especies en la estructura vertical</i>	36
EFEECTO DE ÁREA	39
Figura 11. Número de especies por el logaritmo del área. Cada punto en el gráfico corresponde a un sitio de muestreo sea fragmento o control (Regresión Linear, $r^2= 0.92$, $p= 0.0004$, $g.l.=7$).	40
VARIACIÓN DE LOS ATRIBUTOS BIOFÍSICOS	40
<i>Estructura horizontal</i>	40
<i>Densidad de árboles (≥ 10 cm DAP).</i>	40
Cuadro 3. Comparación de los fragmentos de bosque con los sitios de control para el número de individuos por hectárea por unidad de muestreo (parcela de 100 m ²).	41
Cuadro 4. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea para cada fragmento de estudio.	42
Cuadro 5. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea para cada sitio de control. ...	43
Cuadro 6. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el número de individuos por categoría diamétrica cada 50 cm DAP.	44
<i>Área basal</i>	46
Cuadro 7. Distribución diamétrica del área basal para cada sitio de control.	46
Cuadro 8. Distribución diamétrica del área basal para cada fragmento de bosque.	47
Cuadro 9. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el Área Basal (m ²).	48
<i>Estructura vertical</i>	48
<i>Alturas (promedios, máximos y rangos)</i>	48
Cuadro 10. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el promedio de altura por unidad de muestreo.	49

Cuadro 11. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para la altura máxima por unidad de muestreo.....	50
Cuadro 12. Alturas mínimas y máximas de los estratos para cada sitio de control.	51
Cuadro 13. Alturas mínimas y máximas de los estratos para cada fragmento de bosque.....	51
Cuadro 14. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para la altura máxima por unidad de muestreo.....	52
EFFECTOS DE BORDE	52
<i>Densidad de árboles (≥ 10 cm DAP).</i>	52
Cuadro 15. Número de individuos por hectárea para distintas distancias del borde del bosque para cada fragmento.	53
Cuadro 16. Comparaciones en el número de individuos por hectárea a diferentes distancias del borde del bosque para todos los fragmentos de estudio.	54
<i>Área basal</i>	54
Cuadro 17. Área basal (m^2) por hectárea para distintas distancias del borde del bosque para cada fragmento.	55
Cuadro 18. Comparaciones en el área basal por hectárea a diferentes distancias del borde del bosque para todos los fragmentos de estudio.	56
DISCUSIÓN	57
COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL	57
EFFECTO DE ÁREA SOBRE EL NÚMERO DE ESPECIES DE ÁRBOLES	59
COMPOSICIÓN FLORÍSTICA	61
VARIACIÓN DE LOS ATRIBUTOS BIOFÍSICOS	62
<i>Densidad de árboles (> 10 cm DAP)</i>	62
<i>Área basal</i>	63
<i>Alturas (promedios, máximos y rangos)</i>	64
<i>Ausencia de árboles de dosel</i>	65
<i>Otros factores determinantes</i>	66
EFFECTOS DE BORDE	68
CONCLUSIONES	70
RECOMENDACIONES	71
BIBLIOGRAFÍA	72
ANEXOS	76
Anexo 1. Distribuciones diamétricas para los nueve sitios de estudio (seis fragmentos de bosques y tres sitios de control). El eje x representa la categoría diamétrica cada 10 cm de DAP, y el eje y representa el número de individuos por hectárea (N/ha).....	76

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Tipo de complejidad estructural en fragmentos de bosque y en los sitios de control acorde a la variable analizada.....	34
Cuadro 2. Comparación entre fragmentos de bosque y sitios de control para Coeficiente de Mezcla. ..	35
Cuadro 3. Comparación de los fragmentos de bosque con los sitios de control para el número de individuos por hectárea por unidad de muestreo (parcela de 100 m ²).	41
Cuadro 4. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea para cada fragmento de estudio.	42
Cuadro 5. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea para cada sitio de control. ..	43
Cuadro 6. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el número de individuos por categoría diamétrica cada 50 cm DAP.	44
Cuadro 7. Distribución diamétrica del área basal para cada sitio de control.	46
Cuadro 8. Distribución diamétrica del área basal para cada fragmento de bosque.	47
Cuadro 9. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el Área Basal (m ²).	48
Cuadro 10. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el promedio de altura por unidad de muestreo.	49
Cuadro 11. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para la altura máxima por unidad de muestreo.	50
Cuadro 12. Alturas mínimas y máximas de los estratos para cada sitio de control.	51
Cuadro 13. Alturas mínimas y máximas de los estratos para cada fragmento de bosque.	51
Cuadro 14. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para la altura máxima por unidad de muestreo.	52
Cuadro 15. Número de individuos por hectárea para distintas distancias del borde del bosque para cada fragmento.	53
Cuadro 16. Comparaciones en el número de individuos por hectárea a diferentes distancias del borde del bosque para todos los fragmentos de estudio.	54
Cuadro 17. Área basal (m ²) por hectárea para distintas distancias del borde del bosque para cada fragmento.	55
Cuadro 18. Comparaciones en el área basal por hectárea a diferentes distancias del borde del bosque para todos los fragmentos de estudio.	56

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.0009$, $U'=24469$).....	27
Figura 2. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la primera categoría diamétrica (10-50 cm DAP) (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=7.389).....	28
Figura 3. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la segunda categoría diamétrica (50-100 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.0791$, $U'=1868.5$).....	29
Figura 4. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la tercera categoría diamétrica (100-150 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.8645$, $U'=1703.5$).....	30
Figura 5. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la cuarta categoría diamétrica (150-200 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.4092$, $U'=1596$).....	30
Figura 6. Valor promedio para el área basal (m ²) por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.5081$, $U'=21117$).	31
Figura 7. Valor promedio para la altura por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=6.433).....	32
Figura 8. Valor promedio para la altura máxima por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=4.067).....	32
Figura 9. Valor promedio para la amplitud de los estratos por unidad de muestreo (100 m ²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=4.067).....	33
Figura 10. Coeficiente de Mezcla promedio para los fragmentos de bosque y los sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.1144$, $U'=22281$).....	34
Figura 11. Número de especies por el logaritmo del área. Cada punto en el gráfico corresponde a un sitio de muestreo sea fragmento o control (Regresión Linear, $R^2= 0.92$, $p= 0.0004$, $g.l.=7$).....	40

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Distribuciones diamétricas para los nueve sitios de estudio (seis fragmentos de bosques y tres sitios de control). El eje x representa la categoría diamétrica cada 10 cm de DAP, y el eje y representa el número de individuos por hectárea (N/ha).....	76
---	----

INTRODUCCIÓN

En el mundo se pierden aproximadamente 13 millones de hectáreas anuales de bosque debido a la deforestación. En el periodo de 1990-2005, FAO (2008) reporta una pérdida de 16.2 millones de hectáreas eliminadas de bosque. Aunque la tasa neta de deforestación ha disminuido, todavía no se han alcanzado los ideales propuestos por FAO. En América Central, se cortan 285 000 hectáreas anuales de bosque (tasa de deforestación del 1.3%), lo que equivale al área del Parque Internacional La Amistad y parte de la Cordillera Central en Costa Rica. En total en Centro América se ha deforestado el 56,1% del área original de bosque tropical. Más aún, en Costa Rica, se pierden 0.13% del bosque anualmente. En el periodo de 1990-2005 se perdió hasta un 7% de la cobertura original y actualmente el remanente de bosque en Costa Rica es de un 46%, mucho de lo cual está fraccionado o fragmentado.

La deforestación ha provocado un cambio drástico y notable en la configuración, distribución y estado actual de los bosques tropicales (FAO, 2008). Un efecto directo de la deforestación es el aislamiento o la disrupción de bosques continuos en fragmentos más pequeños; este fenómeno se denomina fragmentación. Existen muchos efectos de la fragmentación sobre la integridad ecológica de los fragmentos de bosque, los cuales actualmente han empezado a estudiarse más a fondo por ecólogos y conservacionistas. Estos efectos, sin embargo, son difíciles de cuantificar y han demostrado ser variables con las condiciones propias de cada sitio (Debinsky y Holt, 2000). Hasta el momento, algunos estudios han intentado explicar el efecto de la fragmentación en la estructura del bosque (Bierregaard et al, 1992), los cuales han enfocado su investigación en elementos naturales como: viento, temperatura del aire, humedad del suelo, o han intentado describir su efecto en el bosque: cambios florísticos y mortalidad de árboles.

En un nivel más amplio, la investigación ha confirmado que la fragmentación de bosques disminuye la calidad del hábitat (Bierregaard et al, 2000). Es decir, en el momento en que un bosque es aislado y es afectado por innumerables factores climáticos y físicos, se provoca un

cambio en sus relaciones ecológicas internas y con el medio. Esta afectación es decisivamente negativa, y por ende perjudica a los elementos naturales del bosque y su interdependencia.

La importancia de los estudios sobre la fragmentación ha incrementado recientemente, principalmente para el evalúo del estado ecológico de zonas de conservación. No obstante, estos estudios también son clave para el diseño de estrategias de conservación como la creación de corredores biológicos (Debinsky y Holt, 2000) y el diseño de nuevas zonas de conservación.

Debido a que los efectos de la fragmentación varían con el sitio, este estudio es el primero en intentar explicar tales efectos en los bosques premontanos del sur de Costa Rica. A partir del entendimiento del componente arbóreo de estos bosques es posible que muchas otras investigaciones, enfocadas en otros grupos ecológicos (por ejemplo: mamíferos, aves, insectos, anfibios, reptiles), pueden desarrollarse.

Objetivo general

Determinar si los bosques continuos presentan una mejor calidad de hábitat que fragmentos de bosque, siendo el área un factor determinante en la complejidad estructural y la composición florística.

Objetivos específicos

1. Determinar si los bosques continuos presentan una complejidad estructural distinta a los fragmentos de bosque.
2. Determinar si los bosques continuos tienen un número mayor de especies de árboles en comparación a fragmentos de bosque.
3. Determinar si los fragmentos de mayor tamaño son menos susceptibles a efectos de borde, y en general a los efectos de la fragmentación, que fragmentos más pequeños.

4. Analizar la variación de los principales atributos biofísicos (Área basal, densidad, complejidad estructural vertical, etc.) entre el bosque continuo y los fragmentos, y entre fragmentos de diferentes tamaños.
5. Registrar el nivel de *susceptibilidad* en la estructura de especies forestales de los fragmentos de bosque mediante el análisis de la variabilidad de tales atributos desde el borde hacia el interior de los fragmentos.
6. Obtener información acerca de las especies arbóreas que ocurren en estos fragmentos de bosque, de los cuales se tiene actualmente poco conocimiento.
7. Proveer de información crítica para relacionarla con la dinámica de poblaciones de aves en la zona.

Predicciones

1. Los bosques fragmentados presentan una complejidad estructural distinta a los bosques continuos y maduros. Precisamente, los fragmentos de bosque presentan más individuos pequeños y menos individuos grandes, y esto modifica la estructura tanto horizontal como vertical del bosque.
2. Los bosques continuos mantienen más especies forestales (>10 cm DAP) que los bosques fragmentados.
3. El área es un factor determinante en la conservación de la estructura de bosque luego de la fragmentación.
4. El área basal es mayor en bosques continuos y en fragmentos más grandes que en fragmentos pequeños. La densidad de árboles es mayor en los fragmentos de bosque y menor en bosques más grandes y maduros. El bosque continuo presenta mayores alturas promedio y máxima que los fragmentos de bosque.
5. Los fragmentos pequeños son más afectados por efectos de borde que los fragmentos más grandes.

REVISIÓN DE LITERATURA

Inicialmente, el estudio de la fragmentación de bosque comparaba remanentes de bosques con islas oceánicas verdaderas (MacArthur y Wilson, 1967). Esta idea surgió después del desarrollo de la teoría de Biogeografía de Islas. En los últimos 30 años muchas investigaciones se han enfocado en la fragmentación de bosques, aumentando significativamente el conocimiento presente sobre ecología de la fragmentación o el fraccionamiento de ecosistemas boscosos. En general, de alguna u otra forma los estudios científicos han concluido que la calidad de hábitat disminuye después de la fragmentación de bosque (Bierregaard et al. 1992; Melbourne et al. 2004; Gilbert et al. 2006). Cuando el bosque original se deforesta y divide, los parches o remanentes de bosque llamados “islas de bosque” quedan inmersos en un paisaje agrícola altamente heterogéneo y dinámico, esto normalmente modifica la integridad estructural y ecológica de los bosques remanentes. La pérdida de calidad en las islas de bosque, se ha teorizado, está en función del área y la distancia a los bosques prístinos o no perturbados. Dadas estas consideraciones, en esta época, surgieron numerosas preguntas de cómo deberían diseñarse las reservas naturales preservando la máxima cantidad de especies en la menor área posible (Simberloff y Wilson, 1969). De esta forma, la fragmentación como un medio de creación de islas de bosque empezó a estudiarse e investigarse a fondo por los conservacionistas. Pues el entendimiento de las consecuencias ecológicas de la fragmentación es vital para el desarrollo exitoso de iniciativas de conservación, principalmente por que las reservas naturales son irremediamente ecosistemas fragmentados.

Generalmente se asume que los bosques continuos y maduros albergan muchas más especies que bosques perturbados y fragmentados. Hay investigaciones que, sin embargo, contradicen esto (Van Houtan et al., 2007). Muchos otros estudios a largo plazo han brindado datos importantes que sugieren que muchos taxones se comportan de forma errática y de forma difícil de predecir, debido primordialmente a las escalas pequeñas de tiempo y espacio de los experimentos e investigaciones (Debinsky y Holt, 2000). En este sentido, son necesarios estudios confiables en ecosistemas ya fragmentados para así poder contestar muchas preguntas a largo plazo y que en este momento no pueden ser dirigidas apropiadamente. ¿Qué

consecuencias tiene la fragmentación a largo plazo en ecosistemas altamente degradados? ¿Cuáles repercusiones tiene sobre la composición de especies en ecosistemas fragmentados? ¿Son los bosques continuos y maduros menos susceptibles a efectos de borde que los fragmentos pequeños? Y sobre todo, ¿Qué se puede aprender para mejorar nuestro conocimiento de la fragmentación, y con esto predecir y diseñar planes de conservación eficientes a largo plazo?

Debinsky y Holt (2000) analizaron 20 estudios experimentales sobre ecosistemas fragmentados que fueron publicados; sus resultados muestran un “gran falta de consistencia en los resultados de los estudios”, especialmente cuando trataban de demostrar de forma convincente como el área del hábitat es clave determinando la composición de especies. La relación ente composición de especies y área de hábitat, por el contrario, es fundamental en la teoría de Biogeografía de Islas desarrollada por MacArthur y Wilson (1967), relación sobre la cual los expertos en fragmentación han enmarcado sus investigaciones. No obstante, no se pretende desacreditar esta teoría pero enfatizar que los estudios experimentales frecuentemente fallan en mostrar resultados consistentes. Esto puede llevar a pensar que los efectos de la fragmentación y las relaciones ecológicas post-fragmentación son mucho más complejos que lo predicho por MacArthur y Wilson, y así depender de una miríada de interacciones y procesos ecológicos no incluidos en la teoría o inclusive todavía no descritos apropiadamente en estudios sobre fragmentación. Una pregunta surge inmediatamente: ¿Cómo se puede identificar y entender este intricado grupo de interacciones y procesos ecológicos? Hasta que se colecten más datos de proyectos a largo plazo (en espacio y tiempo) tal como el proyecto de Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosque (BDFFP, en inglés) en Brasil, donde estudios en bosques recién fragmentados y estudios sobre bosques previamente aislados son necesarios para resolver muchos problemas existentes acerca de la conservación.

Debinsky y Holt (2000) repetidamente encontraron que los corredores biológicos son de alta importancia en la conectividad y la funcionalidad de los fragmentos de bosque, los cuales dependen del grado de aislamiento del fragmento y de la configuración de la matriz agrícola que le rodea, además de grado de perturbación del viento, condiciones climáticas

y efectos de borde, entre muchos otros. El efecto de borde ha sido, indudablemente, muy bien documentado (Murcia, 1995), e inclusive se cree que juega un papel clave en el deterioro de la integridad del fragmento (Laurance et al, 2002). Sin embargo, los efectos de borde varían enormemente entre sitios, haciéndose muy difíciles de evaluar y predecir (Shedlbauer et al. 2007). Esta variación se debe al hecho de que el efecto de borde, y su severidad, dependen de las condiciones micro-climáticas que son específicas al sitio. Es común que ocurran cambios físicos y biológicos a lo largo del perímetro del fragmento que comprometen su integridad y provocan una incidencia solar y penetración del viento mayor, y así alterar la temperatura ambiental y la humedad relativa (Bierregaard et al, 1992). Murcia (1995) realizó una recopilación extensa de más de 20 estudios que demuestran los efectos de borde y su intensidad en diferentes sitios, incluyendo los componentes de vegetación, abiótico y procesos ecológicos. Se han registrado, por ejemplo, disturbios por viento hasta 400 metros hacia el interior del bosque en Brasil (Laurance et al, 2002). Leigh et al. (1993), en su estudio de fragmentos de bosque recién creados (1913) en el lago Gatun, Panamá, encontraron que el viento impacta el dosel del bosque fuertemente. Gracias a esto se encuentran, en los fragmentos, bosques de 10-25 metros de altura, con forma irregular, y claramente más pequeños que los bosques encontrados en tierra firme. Esto coincide con los resultados encontrados en el BDFFP, donde Bierregaard et al. (1992) afirmaron que a lo largo del perímetro de los fragmentos ocurrió daño estructural debido a tormentas y fuertes vientos. Contrariamente, Terborgh et al. (2006), por su lado, obtuvieron resultados distintos cuando compararon la densidad, mortalidad y reclutamiento de brinzales con la exposición del viento (barlovento versus sotavento) en la represa hidroeléctrica del lago Guri, Venezuela; la exposición al viento no fue determinante ni en el crecimiento ni en la mortalidad de brinzales y no afectó la estructura del bosque. En general, el viento puede o no tener un efecto directo sobre la estructura del bosque pero depende de las condiciones locales típicas del sitio.

Otro efecto de la fragmentación extensamente estudiado es el efecto de la matriz agrícola que rodea al fragmento del bosque. Esta matriz varía en el tiempo, y puede estar conformada por muchos usos de la tierra. Precisamente, es la configuración de la vegetación que limita directamente con el perímetro del borde del fragmento. Los efectos de borde están

relacionados íntimamente a la condición de la matriz, lo cual genera una interdependencia entre borde-matriz la cual a veces resulta problemática de evaluar cuando se quieren describir sus efectos separadamente. Stouffer et al. (2006) afirmó que el efecto de matriz sobre la biodiversidad es difícil de evaluar principalmente porque los alrededores del fragmento pueden variar rápidamente. Un estudio en la península de Yucatán, México, mostró que la diversidad de plantas está positivamente correlacionada con la calidad de los hábitats alrededor de los fragmentos de bosque (Hernández-Stefanoni, 2005). En el BDFFP en Brasil, Laurance et al. (2002) encontró que la similitud de las condiciones estructurales y microclimáticas entre los alrededores o matriz con los ecosistemas no perturbados propios de la región son fundamentales para la conservación de especies características de bosque maduro. Por ejemplo, Stouffer et al. (2006) encontraron que más del 95% de las aves insectívoras se perdieron cuando los fragmentos estaban rodeados de 100 metros de pastizales abiertos. Según sus resultados, el efecto de la matriz agrícola fue igualmente importante que el tamaño del fragmento o la cobertura forestal regional. Como se mencionó anteriormente, la distancia entre fragmentos de bosque y entre fragmentos de bosque y bosques continuos determina en gran medida la presencia o ausencia de las especies típicas de bosques maduros (Laurance et al, 2002). El grado de aislamiento de un fragmento relativo a otros fragmentos de bosque y con bosques continuos se ha denominado efecto de distancia. El aislamiento crea una barrera ecológica para muchas especies que no arriesgarían, por ejemplo, el cruce de un lado a otro en sitios altamente perturbados como un pastizal. Este comportamiento también puede extrapolarse a plantas y árboles, los cuales tendrían problemas de dispersión cuando sus vectores son los organismos que no cruzarían tales barreras. En realidad, una apertura de 80 metros es suficiente para prevenir el movimiento de muchos insectos y mamíferos, además de la mayoría de las especies de aves de sotobosque (Bierregaard et al, 2006). En este mismo experimento, el BDFFP, otros resultados muestran que muchas especies no cruzarían pastizales de menos de 100 metros (Laurance et al, 2002). Van Houtan et al. (2007) observaron que la movilidad de algunas especies de aves se veía reducida en un 67% cuando los fragmentos son pequeños (<10 ha) y aislados de otros fragmentos. En general, el tipo de vegetación que ocurre entre los fragmentos de bosque es fundamental para la conectividad y, por ende, el soporte de especies de gran movilidad (Stouffer et al, 2006). En resumen, los

diferentes efectos de la fragmentación –sin importar su interdependencia-, pueden tener consecuencias ecológicas severas determinadas principalmente por el tipo de ecosistema y su capacidad intrínseca de responder a la fragmentación.

METODOLOGÍA

Sitio de Estudio

El Valle de Coto Brus está localizado al sureste de Costa Rica, en una depresión entre la Cordillera de Talamanca y la Fila Costera. Hacia el sureste, el Valle topa con una enorme formación de piedra caliza llamada Fila Cal la cual es parte de la Fila Costera, y que desciende abruptamente de los 1500 metros hasta los cero metros casi verticalmente. Limita con las planicies costeras de Golfito y la Península de Osa. El Valle es drenado por el Río Grande de Térraba el cual desemboca en el Pacífico, y colecta la mayoría de la precipitación que cae (Manger, 1992).

El suelo del Valle está compuesto principalmente por inceptisoles, ultisoles y andisoles, y en general son suelos deficientes en minerales y ligeramente ácidos. Aunque existe un capa superior de suelo volcánico que es de formación geológicamente reciente. Los suelos, no obstante, varían en origen según el lugar. Ramírez y Mata (2003) definen cinco regiones edáficas claramente diferenciadas: el piedemonte suroeste de la Cordillera de Talamanca, la parte alta y baja del Valle del río Coto Brus, el altiplano de San Vito y el Valle del río Limoncito. Para una descripción más detallada de los suelos referirse a Ramírez y Mata (2003; ICAFE).

Sobre el Valle domina un régimen climático de dos estaciones: lluviosa y seca. Hay 3-4 meses secos efectivos, aunque inclusive en época seca caen aguaceros esporádicos. La precipitación anual promedio es 3804 mm, aunque puede llegar a 2860-5617 mm (datos colectados de 1954-1982, reportados por Manger, (1992)). La temperatura varía poco a lo largo del año y el promedio mensual es 20-22°C. Según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge en el Valle ocurren bosques premontanos húmedos transición a basal, y bosques premontanos húmedos. Este estudio se concentra en los bosques premontanos húmedos.

El Valle de Coto Brus ha sido extensivamente deforestado en los últimos 60-70 años. Esto ha generado un paisaje agrícola heterogéneo, dominado por cafetales, plantaciones de banano, lotes de plantas ornamentales, pueblos aislados, plantaciones pequeñas de pino y terminalia, bosques de río comúnmente largos y sinuosos, potreros para ganado en uso y otros abandonados. Además ocurren bosques secundarios de tamaños distintos. Todos estos usos de la tierra se mezclan sobre una topografía ondulada, que sin embargo llega a ser muy inclinada en algunos cerros.

En el Valle se encuentra un altiplano donde se ubica el pueblo de San Vito, pueblo colonizado por inmigrantes italianos en 1951. Estos nuevos habitantes cambiaron el sistema productivo del café y otros cultivos, técnicas que optimizaron la industria de forma que modificaron el paisaje del altiplano de bosques premontanos continuos a segmentaciones de fincas que fueron disgregando los parches de bosque paulatinamente (Manger, 1992). Dentro del Valle, y arriba en las áreas montañosas, los remanentes de bosques (usualmente no sobrepasan las 30 ha) son numerosos y se localizan por lo general en los picos de cerros y sitios no aptos para la ganadería. Dada la alta tasa de deforestación en la zona, el bosque se ha visto fragmentado en unidades pequeñas y heterogéneas. La matriz agrícola donde se encuentran estos bosques es dinámica y cambiante, y el cambio de uso sucede con frecuencia. De esta forma, el Valle de Coto Brus ofrece condiciones ventajosas para el estudio de fragmentación de bosque. En la zona se han desarrollado tesis de doctorado e investigaciones a largo plazo especialmente acerca de los efectos de fragmentación en las poblaciones de aves y de restauración ecológica. Esta es una ventaja, pues durante tales proyectos se ha recopilado información valiosa que permite tener una idea más clara de la problemática ecológica de la zona. Las universidades de Cornell, Stanford, UC Santa Cruz y Michigan State entre muchas otras, han dirigido sus investigaciones hacia esta zona del país por este y otros motivos también. Como se indicó anteriormente, la mayor ventaja de este sitio es la disponibilidad de fragmentos de bosque muchos tamaños (0.9 ha-227 ha; Borgella & Gavin, 2005) y la matriz agrícola donde se encuentran, la cual permite analizar como los diferentes usos de la tierra interactúan con la ecología de estos remanentes de bosque. Finalmente, la configuración espacial de los fragmentos y la disponibilidad de bosques imperturbados en la región permite evaluar las

consecuencias de la deforestación en la zona mediante comparaciones directas con ecosistemas prístinos.

De los remanentes de bosque se escogieron seis para analizar: Brasilia (11 ha; 980 msnm), Cedeño (12,5 ha; 1095 msnm) Sabalito (18 ha; 910 msnm), Fragmento 9 (20 ha; 1190 msnm), Fragmento 5 (25 ha; 1490 msnm) y Loma linda (27 ha; 1085 msnm). Esta selección no es aleatoria y más bien se debe a que estos fragmentos conforman un subgrupo de los sitios de estudio de investigación sobre la evaluación de la sobrevivencia de poblaciones de aves de la Universidad de Cornell (Borgella 1995, Borgella et al., 2001, Borgella & Gavin, 2005, Ruiz-Gutiérrez et al, 2008). Actualmente se tienen datos colectados desde hace varios años sobre el estado de las poblaciones de aves en la región. Así, no es coincidencia que un objetivo importante de este estudio sea brindar información útil para contestar preguntas relacionadas con la dinámica de las poblaciones de aves en la región. En detalle, se busca saber si la complejidad estructural es factor influyente sobre la escogencia del hábitat y de bosques para la reproducción y anidamiento, y por consiguiente la supervivencia, de las poblaciones de aves residentes y migratorias.

También fue necesario escoger sitios imperturbados, donde la estructura del bosque estuviera todavía intacta y que permitiera hacer una comparación real con lo fragmentos de bosque. El Valle de Coto Brus está delimitado por dos bosques grandes y algunos parches que aún conservan una estructura prístina, estos sitios fueron analizados también y son: Las Cruces (Estación Biológica; 262 ha, 1222 msnm), Altamira (Estación de Guardaparques del Parque Internacional La Amistad; 400 000 ha, 1567 msnm) y La Reserva Indígena Guaymí (5 600 ha, 1393 msnm).

Evaluación de los atributos biofísicos

Sobre cada fragmento, se crearon 3 anillos de muestreo a distancias predeterminadas desde el borde del fragmento hacia el interior, utilizando el programa GIS Manifold 7x (CDA, 2006). El primer anillo (Anillo Borde) se situó a 20 metros del borde, el segundo anillo (Anillo

Interior) se colocó a 70 metros, y el tercer anillo (Anillo Núcleo) se colocó a 120 metros desde el borde. En cada anillo se establecieron parcelas de muestreo de tres diferentes tamaños: 100 m², 400 m² y 900 m². El número de parcelas en cada fragmento depende de su tamaño y la intensidad de muestreo deseada, la cual varió de 3-4%. La distancia entre parcelas sobre el anillo no es fija, y varía con las condiciones topográficas del sitio, aunque no es menor a 50 metros. En el campo se localizaron las parcelas utilizando la unidad de GPS Garmin 60CSx, con un error relativo de 4-11m. En cada parcela se tomaron todos los árboles (DAP \geq 10 cm) y se colectaron los siguientes datos: especie, DAP, altura, posición vertical en el bosque. Esta última se refiere a la posición sociológica que presenta el individuo en la estratificación vertical del bosque. Así se tienen cuatro categorías: E-Árbol emergente, 1- Árbol que forma el dosel mas alto del bosque, 2- Árbol ubicado en estratos medios, 3- Árbol reprimido.

En los sitios de control resulta logísticamente difícil movilizarse entre parcelas en los anillos. Se diseñó por lo tanto un muestreo semejante, en transeptos lineales el cual consiste en líneas de muestreo paralelas cada 100 metros. Sobre cada transepto se establecen tres parcelas (100 m², 400 m² y 900 m²). El número de transeptos por sitio fue 3-4 según las condiciones topográficas del sitio. Debido a que la estructura de los bosques varía con la pendiente, se muestreo en sitios planos, inclinados hasta inclusive muy inclinados, y así eliminar ese factor del análisis.

El lugar de muestreo no inicia en el borde, como en los fragmentos, sino en el interior del bosque a una distancia variable de 400-700 metros (dependiendo del sitio de control). Laurance et al. (2002), en Brasil, encontraron efectos de fragmentación sobre la estructura del bosque hasta los 300 metros del borde, e inclusive incrementos en la fuerza del viento hasta los 400 metros. Los transeptos se encuentran a 400 m como distancia mínima del borde, y se asume que a partir de esta distancia no hay efectos de borde significativos.

Colecta de datos

La ubicación de los árboles en la estructura vertical (categorías 1, 2, 3, E) permite analizar la variación en altura de los estratos y de las especies que ocurren en cada estrato separadamente. Este es uno de los componentes más importantes del análisis pues enlaza la estructura del bosque con la composición florística. Además es posible, con estos datos, delimitar estratos y su varianza entre bosques e inclusive dentro del mismo bosque. Para este análisis se parte del supuesto de que los bosques tropicales son multi-estratificados (Richards, 1962). Otros han argumentado en contra, pues es cierto que en muchos casos no es evidente una estratificación vertical. Aún así, debe recordarse que la composición florística determina la estructura, pues no todas las especies son iguales y algunas dominan un estrato u otro, y no todas llegan al dosel superior. Al igual que muchas especies tienen formas y arquitecturas distintas que dan a los bosques apariencias y estructuras diferentes. Otro supuesto que se ha tomado en este análisis es que todos los fragmentos de bosque se han desarrollado igualmente y que actualmente el nivel de intervenciones humanas (por ejemplo: caza, extracción de plantas, cortas) es igual. Cuando exista un caso especial se hará mención aparte. Con los datos colectados, además, se pueden conocer valores de área basal (G), número de individuos (N), altura de los individuos (h), y la altura total promedio de dosel superior del bosque (H). Y básicamente pueden contestarse las siguientes preguntas, desde el punto de vista de estructura de bosque: 1) ¿Acaso los bosques no perturbados tienen una mayor calidad de hábitat y una estructura más saludable que bosques pequeños sujetos a los efectos de la fragmentación?, 2) ¿Acaso los bosques no perturbados tienen una composición de especies conformada por una mayor número de especies?, 3) ¿Existen efectos de fragmentación en los bosques pequeños, qué tan severos son, cómo afectan la estructura del bosque?, 4) ¿Se aplica la curva de Área-Especie para todos los bosques estudiados?, 5) ¿Qué especies dominan los estratos superiores, medios, bajos en los fragmentos de bosque, y en los bosques no perturbados?, 6) ¿Cuáles son las especies más comunes o escasas en los sitios?

Análisis estadístico

Utilizando JMP (SAS, 1997), se realizaron pruebas de t (paramétrico) y Mann-Whitney (no paramétrico) para hacer las comparaciones entre las categorías de Fragmentos (F) y Control (C), donde todos los fragmentos y todos los sitios de control se agrupan bajo la categoría respectiva. Estas comparaciones se emplearon para determinar la complejidad estructural sitios de control y fragmentos por separados (Objetivo 1).

Utilizando JMP (SAS, 1997) se utilizó una Prueba de Mann-Whitney (No paramétrico), y así comparar el Coeficiente de Mezcla (CM) entre sitios de control y fragmentos de bosque, ambos agrupados en las dos categorías respectivas, F y C. El Coeficiente de Mezcla es la proporción del Total de Especies: Total Individuos; de esta forma, se elimina la influencia de la abundancia en la probabilidad de encontrar especies (Objetivo 2).¹

Utilizando INSTAT (GraphPad Software Inc., 2002) empleó una Regresión Linear Simple y así identificar la relación entre el (log) área y el número de especies por sitio (Objetivo 3).²

Utilizando JMP (SAS, 1997) se realizaron pruebas de ANDEVA (paramétrico) y Kruskal-Wallis (no paramétrico) en las comparaciones entre fragmentos y sitios de control, y entre ellos mismos también. Así se observaron las variaciones en los atributos biofísicos en los fragmentos y los sitios de control (Objetivo 4).

Utilizando JMP (SAS, 1997) se realizaron pruebas de ANDEVA (paramétrico) y Kruskal-Wallis (no paramétrico) y así las diferencias en la estructura a diferentes de distancias del borde (Objetivo 5).

¹ La desventaja del Coeficiente de Mezcla que es no permite hacer comparaciones cuando las áreas de muestreo son diferentes o cuando el diámetro mínimo de medición es distinto entre muestreo, pues se incurre en error.

² Esta relación corresponde a la conocida curva Área-Especie.

RESULTADOS

Complejidad Estructural: Fragmentos de bosque vs. control

Densidad de árboles (≥ 10 cm DAP)

Los fragmentos presentaron un mayor número de individuos por unidad de muestreo³ que los sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.0009$, $U'=24469$, Figura 1).

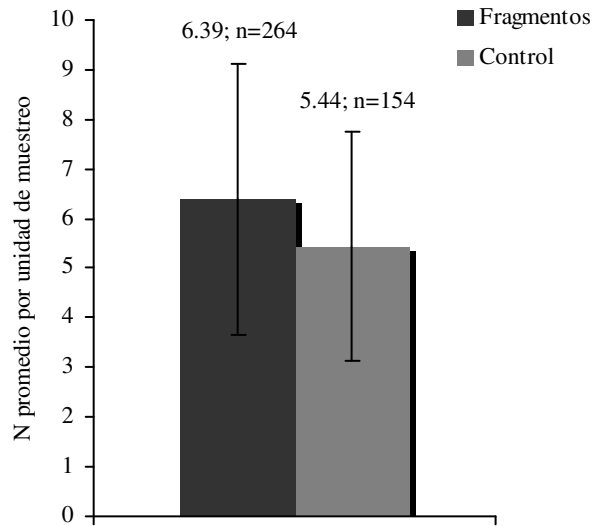


Figura 1. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.0009$, $U'=24469$).

Cuando se analiza la distribución de estos individuos por categorías diamétricas se observa que en la primera categoría diamétrica (10-50 cm DAP) la diferencia entre fragmentos y sitios de control es significativa (Prueba de t , $p<0.0001$, t de Welch=7.389, Figura 2),

³ Una unidad de muestreo corresponde a 100 m^2 (parcela de 10×10 metros).

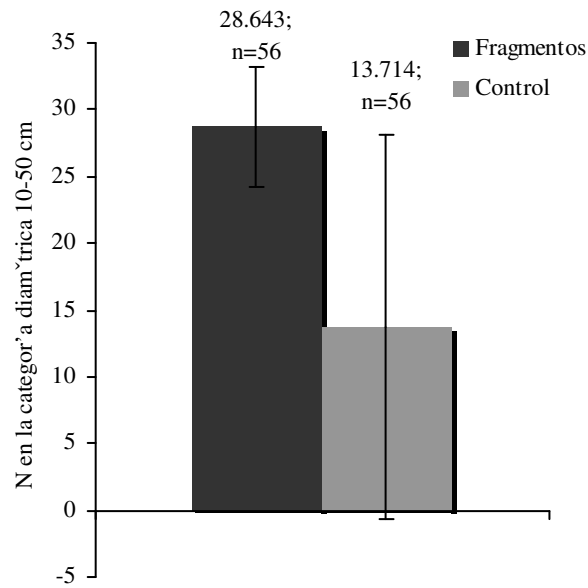


Figura 2. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control en la primera categoría diamétrica (10-50 cm DAP) (Prueba de t , $p < 0.0001$, t de Welch=7.389).

En la segunda categoría diamétrica, por el contrario, (50-100 cm DAP) no existe una diferencia significativa entre el número de individuos por unidad de muestreo entre fragmentos y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.0791$, $U'=1868.5$, Figura 3).

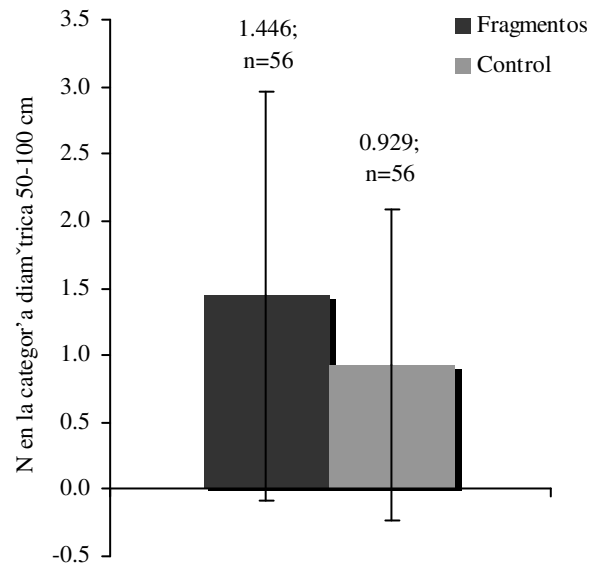


Figura 3. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la segunda categoría diamétrica (50-100 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.0791$, $U'=1868.5$).

Para las categorías diamétricas tercera y cuarta (100-150 cm DAP [Figura 4] y 150-200 cm DAP [Figura 5], respectivamente) no existen diferencias significativas entre los fragmentos y los sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.4092$ y $p=0.8645$, para la tercera y cuarta categoría diamétrica, respectivamente).

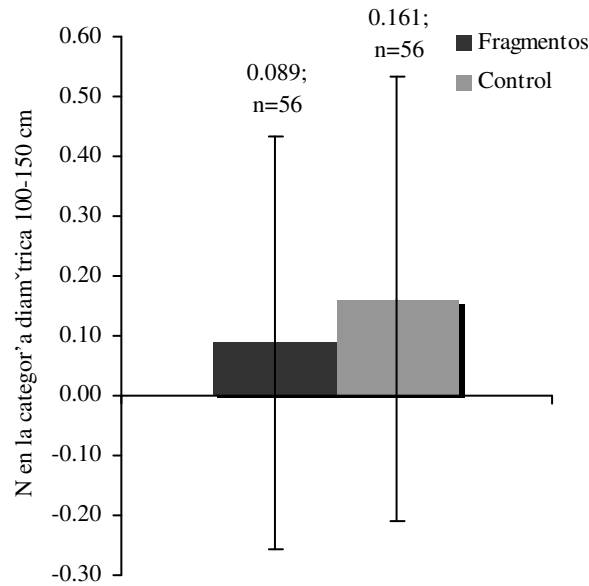


Figura 4. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la tercera categoría diamétrica (100-150 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.8645$, $U'=1703.5$).

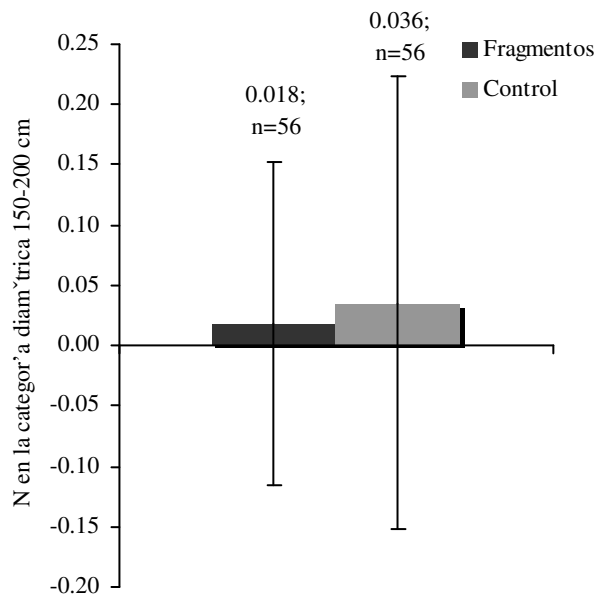


Figura 5. Valor promedio para el número de individuos por unidad de muestreo (100 m²) para fragmentos de bosque y sitios de control en la cuarta categoría diamétrica (150-200 cm DAP) (Mann-Whitney, $p=0.4092$, $U'=1596$).

Área basal

El área basal no fue distinta entre fragmentos y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.5081$, $U'=21117$, Figura 6).

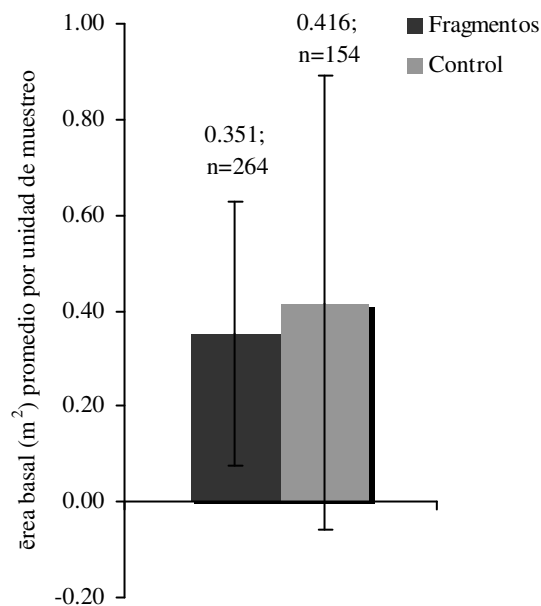


Figura 6. Valor promedio para el área basal (m²) por unidad de muestreo (100 m²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.5081$, $U'=21117$).

Alturas (promedios, máximos y rangos)

La altura promedio para los fragmentos de bosque fue de 14.3 ± 3.4 metros y 12.1 ± 3.3 metros para los sitios de control. La diferencia entre los fragmentos y los sitios de control es significativa (Prueba de t , $p < 0.0001$, t de Welch = 6.433, Figura 7).

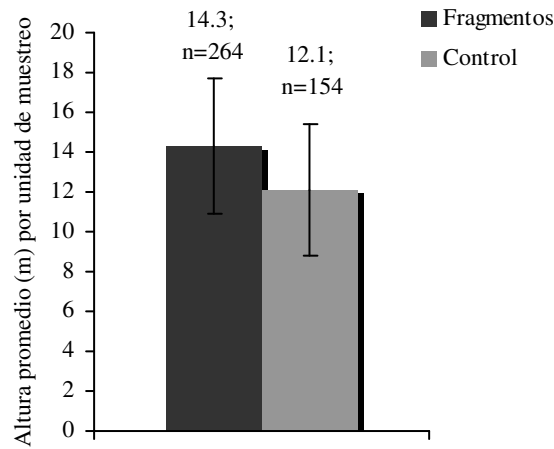


Figura 7. Valor promedio para la altura por unidad de muestreo (100 m²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de *t*, $p < 0.0001$, *t* de Welch=6.433).

La altura máxima promedio para los fragmentos fue de 22.2 ± 6.1 y para los sitios de control fue de 18.6 ± 6.1 metros. Existe una diferencia significativa entre fragmentos y sitios de control (Mann-Whitney, $p < 0.0001$, *t* de Welch=26479, Figura 8).

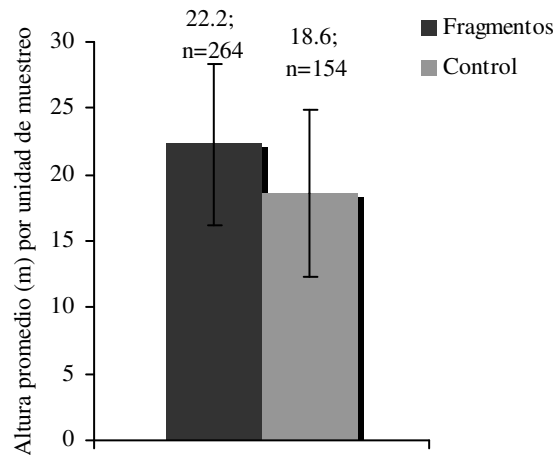


Figura 8. Valor promedio para la altura máxima por unidad de muestreo (100 m²) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de *t*, $p < 0.0001$, *t* de Welch=4.067).

La amplitud promedio de estratos para los sitios de control y los fragmentos fue de 13.6 ± 6.7 y 11.1 ± 6.1 metros, respectivamente. La diferencia entre ambos es significativa (Prueba de t , $p < 0.0001$, t de Welch=4.067, Figura 9).

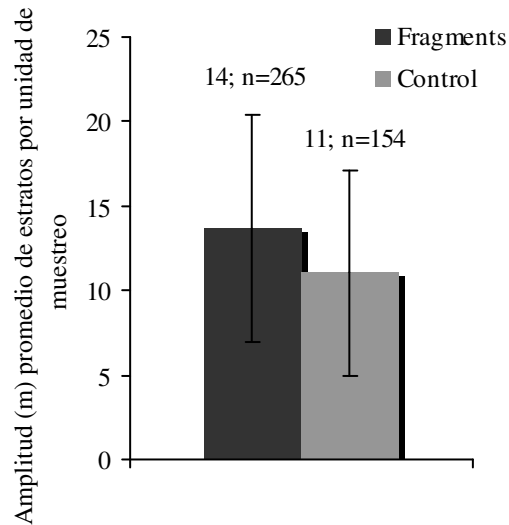


Figura 9. Valor promedio para la amplitud de los estratos por unidad de muestreo (100 m^2) para fragmentos de bosque y sitios de control (Prueba de t , $p < 0.0001$, t de Welch=4.067).

Composición florística

Los fragmentos de bosque presentaron un Coeficiente de Mezcla promedio de 0.8311 ($n=265$)⁴, mientras que los sitios de control tuvieron un CM de 0.8508 ($n=154$). La prueba de Mann-Whitney reveló que la diferencia entre ambos promedios no es significativa (Mann-Whitney, $p=0.1144$, $U'=22281$, Figura 10).

⁴ El n corresponde al número de parcelas de 100 m^2 o unidades de muestreo.

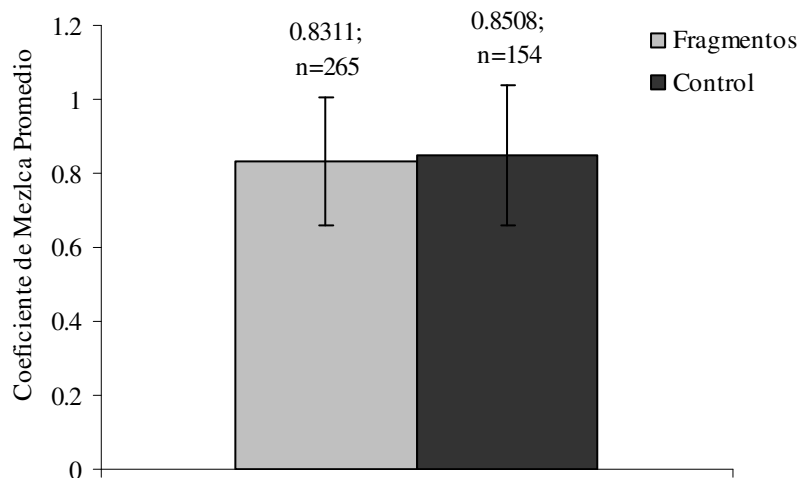


Figura 10. Coeficiente de Mezcla promedio para los fragmentos de bosque y los sitios de control (Mann-Whitney, $p=0.1144$, $U'=22281$).

Los resultados anteriores brindan la información para ordenar la información de la siguiente forma, donde se compara la complejidad estructural, a nivel general, ente los fragmentos de bosque y el control:

Cuadro 1. Tipo de complejidad estructural en fragmentos de bosque y en los sitios de control acorde a la variable analizada.

Variable	Categor'ía	
	Fragmentos	Control
Densidad de individuos	+	-
Distribución de los individuos*	-	+
Área Basal	Igual	Igual
Altura máxima	+	-
Altura promedio	+	-
Amplitud de los estratos de bosque	+	-
Composición florística	Igual	Igual

* La distribución de individuos corresponde a la densidad de árboles en las diferentes clases diamétricas. Por lo tanto, se considera más complejo un bosque que tenga la mayoría de los individuos en las clases diamétricas mayores, y no en las menores.

NOTA: El símbolo + corresponde a una mayor complejidad estructural y el símbolo - corresponde a una menor complejidad estructural. "Igual" significa que no existen diferencias entre F y C.

Composición florística

El coeficiente de mezcla para los fragmentos de bosque fue: Brasilia 0.191 (especies: 53), Cedeño 0.221 (especies: 57), Fragmento 5 0.195 (especies: 60), Fragmento 9 0.257 (especies: 59), Loma linda 0.207 (n=79), Sabalito 0.263 (especies: 54). Los sitios de control presentaron los siguientes promedios de especies por unidad de muestreo: Altamira 0.224 (especies: 74), Guaymí 0.256 (especies: 66) y Las Cruces 0.296 (especies: 67).

El ANDEVA (Cuadro 2) muestra que no hubo diferencias entre sitios de control y fragmentos de bosque en cuanto al Coeficiente de Mezcla.

Cuadro 2. Comparación entre fragmentos de bosque y sitios de control para Coeficiente de Mezcla.

Sitio	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Comparado con	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Prueba	Estadístico	p	Diferencia
Altamira	400000	Normal	Brasilia	11	Normal	ANDEVA	q=0.8511	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANDEVA	q=0.8883	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 5	25	No normal	ANDEVA	q=2.639	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANDEVA	q=0.4088	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Guaymí	4200	Normal	ANDEVA	q=0.5349	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANDEVA	q=2.343	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Loma linda	27	Normal	ANDEVA	q=1.566	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Sabalito	18	Normal	ANDEVA	q=2.119	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Brasilia	11	Normal	ANDEVA	q=0.3559	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANDEVA	q=1.383	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 5	25	No normal	ANDEVA	q=2.144	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANDEVA	q=0.9040	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANDEVA	q=2.838	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Loma linda	27	Normal	ANDEVA	q=1.034	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Sabalito	18	Normal	ANDEVA	q=2.615	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Brasilia	11	Normal	ANDEVA	q=2.988	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANDEVA	q=1.361	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 5	25	No normal	ANDEVA	q=4.661	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANDEVA	q=0.6076	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Loma linda	27	Normal	ANDEVA	q=3.875	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Sabalito	18	Normal	ANDEVA	q=0.2094	>0.05	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

Presencia de especies en la estructura vertical

La composición florística juega un papel fundamental en el tipo de estructura de un bosque. En cada bosque (sitio de control y fragmento) hay especies más abundantes y que dominan los estratos. Las asociaciones de especies que ocurren frecuentemente en los bosques son claras en este sentido. Es decir, cada bosque tiene su asociación particular de especies y que determinan la estructura. En los fragmentos se pueden ver las siguientes asociaciones:

Brasilia: el estrato E lo dominan *Otoba novogranatensis*, *Simarouba amara* y especies de Lauraceae. Estos individuos son grandes y sobrepasan el nivel del dosel 1 del bosque. En el estrato 1, por su parte, ocurre de nuevo *O. novogranatensis*, siendo probablemente individuos jóvenes o en estados de madurez intermedias. Lo acompañan más especies de Lauraceae y además *Calophyllum brasiliense*. Esta última es común en cualquier estrato del bosque y por lo general produce individuos grandes que dominan los doseles superiores. En el estrato 2, ocurre *C. brasiliense* y *O. novogranatensis* junto a *Alophylus psilospermus* como las especies más abundantes. Seguidamente en el estrato 3 sucede *A. psilospermus*, *Sorocea trophoides* e *Inga skutchii*, especies características de pisos intermedios del bosque. La asociación existente aquí es de Otoba-Lauraceae, donde predominan las especies de los géneros *Ocotea*, *Nectandra* y *Persea*.

Cedeño: en el estrato E ocurre *C. brasiliense*, *Ficus tonduzii* y *Gordonia fruticosa*, principalmente. *C. brasiliense* vuelve a aparecer en el estrato 1, acompañado de *Guarea glabra* y *Alchornea glandulosa*. Esta última es común en claros pequeños y grandes del bosque, se mantiene hasta que existan especies más duraderas que la reemplacen. En el estrato 2, *C. brasiliense* y *A. glandulosa* están de nuevo, y se une *Pseudolmedia oxyphyllaria* una especie característica de la zona y frecuente en los estratos bajos y altos del bosque. En el estrato bajo (3), crecen los helechos, *Chrysoclamys glauca* y árboles pequeños de *P. oxyphyllaria*. Este bosque tiene otro tipo de asociación denominada en este estudio como Calophyllum-Pseudolmedia, y como se verá es una asociación muy común en algunos sitios.

Fragmento 5: en este sitio altamente afectado por el viento, la especie *Cecropia polyphlebia* es dominante del estrato E, junto con *F. tonduzii* y algunas especies de Lauraceae. En el estrato 1, ocurren numerosos *Dystovomita paniculata*, *Miconia* sp. y algunos *Guatteria costaricensis*. En el estrato 2, otra vez *D. paniculata* es dominante, además de *Miconia* sp. y una especie de *Hyeronima* propia de las zonas altas (*oblonga*). En el último estrato (3), los helechos son abundantes y frecuentes, pero también ocurren árboles jóvenes de *D. paniculata* y algunas palmas de *Prestoea acuminata*. Por la gran abundancia y dominancia de la especie *D. paniculata*, la asociación aquí presente será denominada Rodal Dystovomita.

Fragmento 9: en este bosque *O. novogranatensis* y otra especie de la familia Myristicaceae, *Virola surinamensis* dominan el estrato E, también acompañados de *Licania platypus*. En el estrato 1, se observan una alta presencia de *O. novogranatensis* y además *C. brasiliense*, como regularmente sucede, y ocurren individuos más pequeños de *L. platypus*. En el estrato 2, *O. novogranatensis* domina, junto con otras dos especies más propias de estratos intermedios como lo son *Ladenbergia brenesii* y *A. psilospermus*. Finalmente, en el estrato 3, ocurren dos especies de Melastomataceae: *Miconia* sp. y *Conostegia micrantha*, en conjunto con individuos juveniles de *O. novogranatensis*. Es claro que la asociación aquí presente es Otoba-Calophyllum con fuerte dominio de *O. novogranatensis* y algunas ocurrencias de *L. platypus*.

Loma linda: aparece una especie diferente de *Pseudolmedia (mollis)*, la cual domina el estrato E, también están algunas especies de Lauraceae e individuos de *Cecropia obtusifolia*. En el siguiente estrato (1), hay una abundancia notoria de palmas de *Prestoea acuminata* y un fuerte dominio de las dos especies de *Pseudolmedia*, *mollis* y *oxyphyllaria*. El estrato 2 lo ocupan más individuos de *P. acuminata*, además de *O. novogranatensis* y *C. brasiliense*. En el estrato 3 existen algunos helechos, juveniles de *C. brasiliense* y una cantidad considerable de *S. trophoides*. Este bosque no presenta una asociación evidente, pues ocurre *O. novogranatensis* y *C. brasiliense*, aunque es claro que hay mucha frecuencia de *P. mollis* y *P. oxyphyllaria*, junto con *P. acuminata*. En este caso se denominará esta asociación como Pseudolmedia-Prestoea.

Sabalito: este bosque presenta un estrato E compuesto por *Vochysia ferruginea*, *S. amara* y *O. novogranatensis*. En el estrato 2 ocurren más individuos de *S. amara*, pero también grandes árboles de *Terminalia amazonia* que le dan al bosque su apariencia característica. Aquí, en este estrato, aparece *Meliosma idiopoda*, especie común en los estratos medios-bajos de los bosques premontanos. El estrato 2 lo ocupa nuevamente *M. idiopoda*, *Conostegia micrantha* y *Lacistema aggregatum*. Especies que suceden en sitios perturbados, bosques secundarios y claros grandes. El último piso (estrato 3), está ocupado por una especie de *Jacaratia (dolichaula)*, *Miconia trinervia* y *O. novogranatensis*. Aunque no parezca claro este bosque puede describirse como un Rodal Terminalia, pues la ocurrencia de la especie no es exagerada pero sí determina en gran medida la estructura del bosque. Las demás especies son “acompañantes” y aunque igualmente abundantes son comunes también a muchos otros tipos de bosque.

Los sitios de control se describen a continuación de la misma manera:

Altamira: el estrato E lo dominan árboles gigantes de *Ocotea laetvirens* y *Cedrela odorata*, con alturas que pueden sobrepasar los 40 metros. Además se encuentran individuos esporádicos aunque no raros de *Hyeronima oblonga*. En el estrato 1 se encuentra más árboles de *O. laetvirens*. Ocurre con frecuencia *Cecropia polyphlebia* en los claros, y en los sitios menos perturbados domina *Rondeletia amoenea*, una especie de Rubiaceae propia de estratos intermedios no perturbados en este tipo de bosque. El estrato 2 está compuesto por juveniles de *O. laetvirens*, y otras dos especies: *Hoffmania* sp. y *Guarea glabra*. Esta última está presente en la mayoría de las asociaciones y es común en los estratos intermedios perturbados y no perturbados del bosque. Más individuos de *Hoffmania* sp. forman el estrato 3, al igual que juveniles de *R. amoenea* y *G. glabra*. Aunque no aparece como de los más abundantes, la estructura está determinada hasta cierto punto por árboles inmensos de *Ulmus mexicana* y *Gordonia fruticosa*. Estos individuos superan los tamaños vistos en los fragmentos para las mismas especies. Por el tipo de asociación vegetal aquí observado se denominará Lauraceae-Cedrela. Pues a parte de *O. laetvirens*, ocurren otras especies de la misma familia Lauraceae como *Ocotea mollicella* y *Nectandra cufodontisii*.

Guaymi: sobre el dosel superior, en el estrato E, se encuentran árboles de *Billia hippocastanum* de dimensiones considerables, también hay *G. fruticosa* y en los sitios con mucha entrada de luz crecen *Heliocarpus appendiculatus*. En el estrato 1 domina *Ocotea stenoneura*, pero comparte el estrato principalmente con individuos de la especie *Ticodendron incognitum* y *Conostegia micrantha*. En el subdosel (estrato 2) vuelve a aparecer *Dystovomita paniculata* como dominante junto con más individuos de *C. micrantha* y *A. glandulosa*. En el estrato 3 se encuentran numerosos helechos arborescentes y nuevamente se ven juveniles de *C. micrantha* y *A. glandulosa*. Este bosque no lo domina una sola especie en forma conspicua, por lo tanto debe ser una transición entre asociaciones. Para efectos de este estudio se denominará Ocotea-Ticodendron.

Las Cruces: al igual que en Guaymi, el estrato E lo dominan árboles grandes de *B. hippocastanum*. Lo acompañan *Inga densiflora* y *H. appendiculatus* en las áreas de claros. En estas mismas áreas de altas entradas de luz, en el estrato 1, ocurren *H. appendiculatus* junto con *C. polyphlebia*. En los sitios menos perturbados dominan árboles de *Tapirira myriantha*. En el estrato 2, se encuentra una mezcla variada de especies pero sobresalen: *M. idiopoda*, *C. micrantha* y *P. oxyphillaria*. El estrato 3 se ve ocupado por *M. idiopoda* e individuos juveniles de *S. trophoides* y *G. glabra*. En este caso, la composición en los estratos cambia rápidamente de un lugar a otro y entre el bosque en general. Aunque no son comunes hay árboles de *O. novogranatensis* en los estratos E y 1, además de algunas especies de Lauraceae.

Efecto de área

La regresión lineal muestra que la relación entre el número de especies y el área (transformada a logaritmo base 10) es altamente significativa ($R^2 = 0.92$, $p = 0.0004$, $g.l.=7$, Figura 11). El valor de p muestra que el R^2 es estadísticamente diferente de cero y, por ende, la regresión presenta una relación clara y marcada entre el número de especies y el área.

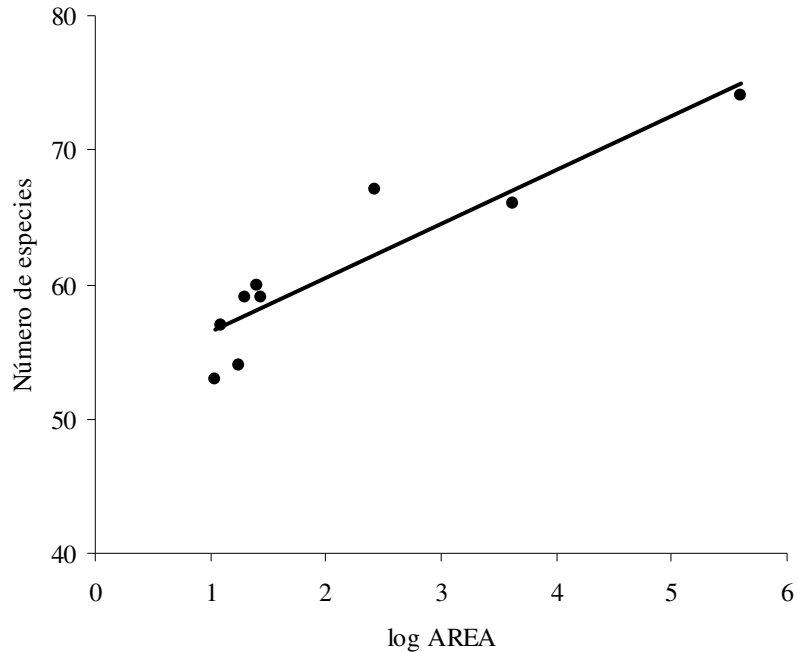


Figura 11. Número de especies por el logaritmo del área. Cada punto en el gráfico corresponde a un sitio de muestreo sea fragmento o control (Regresión Linear, $r^2= 0.92$, $p= 0.0004$, $g.l.=7$).

Variación de los atributos biofísicos

Estructura horizontal

Densidad de árboles (≥ 10 cm DAP).

Los sitios de control presentaron 480-602⁵ individuos por hectárea (N), los valores encontrados para cada sitio son: Altamira (602 individuos/ha), Guaymi (480 individuos/ha), y Las Cruces (538 individuos/ha). Para los fragmentos, el N se disparó hasta los 505-743 individuos/ha. Los fragmentos, por su parte, presentaron los siguientes valores de N: Brasilia (662 individuos/ha), Cedeño (631 individuos/ha), Fragmento 5 (743 individuos/ha),

⁵ Los rangos de porcentajes o absolutos presentados en esta sección representan el valor más bajo y el más alto encontrado para los fragmentos de bosque o los sitios de control, según sea el caso, para la variable específica en mención.

Fragmento 9 (560 individuos/ha), Loma linda (698 individuos/ha) y Sabalito (505 individuos/ha).

Según el análisis estadístico de varianza (ANDEVA), únicamente Guaymí presentó diferencias en el número de individuos por hectárea cuando se comparó con los fragmentos de bosque. Éste difiere de Brasilia ($p<0.001$), Cedeño ($p<0.05$) y Sabalito ($p<0.05$), además de Las Cruces ($p<0.05$), otro sitio de control (Cuadro 3). Estadísticamente, Guaymí tiene un menor número de individuos que estos sitios mencionados. Finalmente, Altamira y Las Cruces no presentaron diferencias significativas con los fragmentos ($p>0.05$ para todas las comparaciones).

Cuadro 3. Comparación de los fragmentos de bosque con los sitios de control para el número de individuos por hectárea por unidad de muestreo (parcela de 100 m²).

Sitio	Área (ha)	Distribución	Comparado con	Área (ha)	Distribución	Prueba	Estadístico	<i>p</i>	Diferencia
Altamira	400000	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	q=3.575	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	q=1.703	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	q=1.541	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	q=0.6976	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Guaymí	4200	Normal	ANOVA	q=3.747	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	q=1.249	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	q=2.786	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	q=2.742	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	q=7.057	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	q=5.099	<0.05	*
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	q=2.064	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	q=2.853	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	q= 4.674	<0.05	*
Guaymí	4200	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	q=1.168	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	q=6.070	<0.001	**
Las Cruces	262	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	q=2.060	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	q=0.4249	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	q=2.610	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	q= 1.821	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	q=3.829	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	q=1.396	>0.05	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

Referente a la distribución del número de individuos por hectárea por categoría de tamaño, como es característico para bosques tropicales, la mayoría de los individuos se encuentran en las categorías diamétricas más pequeñas. Esto se ha demostrado, tradicionalmente, mediante la curva de J invertida mostrando el número de individuos por categoría de tamaño (Anexo 1). Este número de individuos decrece generalmente conforme el tamaño de los mismos aumenta, esto es denominado *estructura discetánea*. Así, se tienen muchos más individuos en las clases diamétricas pequeñas que en las grandes. Esto es cierto para ambos casos, los fragmentos (Cuadro 4) y los sitios de control (Cuadro 5).

Cuadro 4. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea para cada fragmento de estudio.

Categoría diamétrica (cm)	Sitio											
	Brasilia		Cedeño		Fragmento 5		Fragmento 9		Loma linda		Sabalito	
	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%
10-20	386	58	400	60	440	67	336	51	457	69	276	42
20-30	136	21	117	18	174	26	124	19	123	19	83	13
30-40	60	9	60	9	69	10	45	7	61	9	79	12
40-50	40	6	24	4	38	6	12	2	25	4	33	5
50-60	21	3	19	3	7	1	17	3	14	2	17	3
60-70	12	2	5	1	0	0	14	2	11	2	2	0
70-80	2	0	0	0	5	1	10	1	0	0	12	2
80-90	0	0	5	1	2	0	2	0	4	1	0	0
90-100	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
100-110	2	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0
110-120	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
130-140	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0
140-150	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
150-160	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
170-180	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
190-200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	662	-	631	-	743	-	560	-	698	-	505	-

Cuadro 5. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea para cada sitio de control.

Categoría diamétrica (cm)	Sitio					
	Altamira		Guaymí		Las Cruces	
	Número	%	Número	%	Número	%
10-20	388	64	275	57	288	54
20-30	98	16	89	19	145	27
30-40	46	8	52	11	52	10
40-50	25	4	20	4	19	4
50-60	18	3	13	3	5	1
60-70	9	1	11	2	7	1
70-80	4	1	7	1	5	1
80-90	0	0	2	0	0	0
90-100	5	1	2	0	14	3
100-110	4	1	4	1	0	0
110-120	2	0	4	1	0	0
130-140	0	0	2	0	0	0
140-150	2	0	0	0	0	0
150-160	0	0	0	0	2	0
170-180	2	0	0	0	0	0
190-200	0	0	2	0	0	0
TOTAL	602	-	480	-	538	-

En los fragmentos el 42-69% del N se encuentra en la primera categoría diamétrica (10-20 cm DAP). Similarmente, en los sitios de control el N en la primera categoría diamétrica alcanza el 54-64% del N total para esos bosques. Inclusive si se toman las dos primeras categorías diamétricas juntas (10-20 y 20-30 cm DAP), el N representado es evidentemente más alto y conforma la mayor parte del N total para los sitios. De esta forma se puede observar que en los fragmentos las primeras dos categorías diamétricas contienen el 55-93% del N y para los sitios de control las primeras dos categorías diamétricas suman el 73-81% del N.

El análisis estadístico de varianza (ANDEVA) se elaboró para ver las diferencias en la primera categoría diamétrica (10-50 cm DAP; categorías para este análisis cada 50 cm DAP). Según los resultados, todos, Altamira, Guaymí y Las Cruces tuvieron diferencias significativas con al menos un fragmento de bosque. Así estadísticamente, Altamira tuvo un menor número de individuos por hectárea que Fragmento 5, Guaymí tuvo un menor número de individuos por hectárea que Brasilia ($p < 0.05$), Cedeño ($p < 0.05$) y además Fragmento 5 ($p < 0.001$); posteriormente, Las Cruces tuvo un menor número de individuos por hectárea que Loma

Linda ($p < 0.05$). Además, no hubo diferencias significativas entre sitios de control para el N en la primera categoría diamétrica.

En la segunda categoría diamétrica (50-100 cm DAP), debido al bajo número de árboles presentes en esta categoría, se elaboró una prueba Kruskal-Wallis (versión no paramétrica del ANDEVA) y no se identificaron diferencias entre ningún sitio de control y fragmentos de bosque. Para las siguientes categorías, los resultados fueron similares y no hubo diferencias en lo absoluto.

Cuadro 6. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el número de individuos por categoría diamétrica cada 50 cm DAP.

Sitio	ē rea (ha)	Comparado con	ē rea (ha)	I (10-50 cm DAP)			
				Prueba	Estadístico	p	Dif.
Altamira	400000	Brasilía	11	ANOVA	q=1.694	>0.05	ns
Altamira	400000	Cede-o	12.5	ANOVA	q=1.096	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 5	25	ANOVA	q=4.484	<0.05	*
Altamira	400000	Fragmento 9	20	ANOVA	q=1.229	>0.05	ns
Altamira	400000	Guaym'	4200	ANOVA	q=3.660	>0.05	ns
Altamira	400000	Las Cruces	262	ANOVA	q=1.428	>0.05	ns
Altamira	400000	Loma linda	27	ANOVA	q=3.579	>0.05	ns
Altamira	400000	Sabalito	18	ANOVA	q=3.915	>0.05	ns
Guaym'	4200	Brasilía	11	ANOVA	q=5.082	<0.05	*
Guaym'	4200	Cede-o	12.5	ANOVA	q=4.484	<0.05	*
Guaym'	4200	Fragmento 5	25	ANOVA	q=7.873	<0.001	**
Guaym'	4200	Fragmento 9	20	ANOVA	q=2.159	>0.05	ns
Guaym'	4200	Las Cruces	262	ANOVA	q=1.960	>0.05	ns
Guaym'	4200	Loma linda	27	ANOVA	q=7.222	>0.05	ns
Guaym'	4200	Sabalito	18	ANOVA	q=0.8986	>0.05	ns
Las Cruces	262	Brasilía	11	ANOVA	q=2.291	>0.05	ns
Las Cruces	262	Cede-o	12.5	ANOVA	q=2.362	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 5	25	ANOVA	q=5.531	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 9	20	ANOVA	q=0.1864	>0.05	ns
Las Cruces	262	Loma linda	27	ANOVA	q=4.738	<0.05	*
Las Cruces	262	Sabalito	18	ANOVA	q=0.9943	>0.05	ns
Sitio	ē rea (ha)	Comparado con	ē rea (ha)	II (50-100 cm DAP)			
Altamira	400000	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Guaym'	4200	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Las Cruces	262	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Altamira	400000	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Las Cruces	262	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Guaym'	4200	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Las Cruces	262	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Las Cruces	262	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Las Cruces	262	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Las Cruces	262	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=8.112	>0.05	ns
Sitio	ē rea (ha)	Comparado con	ē rea (ha)	III (100-150 cm DAP)			
Altamira	400000	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Guaym'	4200	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Las Cruces	262	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Altamira	400000	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Las Cruces	262	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Guaym'	4200	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Las Cruces	262	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Las Cruces	262	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Las Cruces	262	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Las Cruces	262	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=11.546	>0.05	ns
Sitio	ē rea (ha)	Comparado con	ē rea (ha)	IV (150-200 cm DAP)			
Altamira	400000	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Guaym'	4200	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Las Cruces	262	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Altamira	400000	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Las Cruces	262	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Guaym'	4200	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Las Cruces	262	Brasilía	11	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Las Cruces	262	Cede-o	12.5	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 5	25	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Las Cruces	262	Fragmento 9	20	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Las Cruces	262	Loma linda	27	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns
Las Cruces	262	Sabalito	18	Kruskal-Wallis	KW=5.339	>0.05	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

Área basal

En cuanto al Área Basal m^2 (G), los sitios de control presentaron valores de $\sim 38-44 m^2$. Específicamente los valores para cada sitio son: Altamira ($43.26 m^2$), Guaymí ($42.24 m^2$) y Las Cruces ($38.63 m^2$) (Cuadro 5). Para los fragmentos de bosque los valores variación entre $\sim 30-39 m^2$ y son: Brasilia ($38.15 m^2$), Cedeño ($32.80 m^2$), Fragmento 5 ($38.86 m^2$), Fragmento 9 ($30.56 m^2$), Loma linda ($34.34 m^2$) y Sabalito ($34.38 m^2$) (Cuadro 6).

Cuadro 7. Distribución diamétrica del área basal para cada sitio de control.

Categoría diamétrica (cm)	Sitio					
	Altamira		Guaymí		Las Cruces	
	Número	%	Número	%	Número	%
10-20	6.03	14	3.86	9	4.65	12
20-30	4.67	11	3.89	9	6.82	18
30-40	4.15	10	4.55	11	4.95	13
40-50	3.94	9	2.96	7	2.74	7
50-60	4.06	9	3.08	7	1.12	3
60-70	3.01	7	3.48	8	2.27	6
70-80	1.55	4	3.01	7	2.06	5
80-90	0.00	0	1.07	3	0.00	0
90-100	3.89	9	1.23	3	9.75	25
100-110	3.19	7	3.05	7	0.00	0
110-120	1.73	4	3.99	9	0.00	0
130-140	0.00	0	2.46	6	0.00	0
140-150	2.83	7	0.00	0	0.00	0
150-160	0.00	0	0.00	0	4.26	11
170-180	4.20	10	0.00	0	0.00	0
190-200	0.00	0	5.61	13	0.00	0
Total	43.26	-	42.24	-	38.63	-

Cuadro 8. Distribución diamétrica del área basal para cada fragmento de bosque.

Categoría diamétrica (cm)	Sitio											
	Brasilia		Cedeno		Fragmento 5		Fragmento 9		Loma linda		Sabalito	
	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%
10-20	6.45	17	6.18	16	7.17	19	5.52	14	6.91	18	3.94	10
20-30	6.21	16	5.63	15	7.91	21	5.36	14	6.09	16	4.04	11
30-40	5.66	15	5.73	15	6.00	16	4.04	11	5.76	15	7.18	19
40-50	6.32	17	3.70	10	5.40	14	1.93	5	3.94	10	5.31	14
50-60	5.03	13	4.32	11	1.62	4	3.80	10	3.40	9	4.06	11
60-70	3.93	10	1.46	4	0.00	0	4.28	11	3.54	9	0.90	2
70-80	0.95	2	0.00	0	2.02	5	4.13	11	0.00	0	5.11	13
80-90	0.00	0	2.61	7	1.44	4	1.48	4	2.07	5	0.00	0
90-100	1.59	4	0.00	0	0.00	0	0.00	0	1.19	3	0.00	0
100-110	2.00	5	0.00	0	1.87	5	0.00	0	1.45	4	0.00	0
110-120	0.00	0	0.00	0	2.26	6	0.00	0	0.00	0	0.00	0
130-140	0.00	0	3.16	8	3.16	8	0.00	0	0.00	0	0.00	0
140-150	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	3.84	10
150-160	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0
170-180	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0
190-200	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0
TOTAL	38.15	-	32.80	-	38.86	-	30.56	-	34.34	-	34.38	-

Según el análisis estadístico de varianza (Kruskall-Wallis, ANDEVA no paramétrico), no hubo diferencias entre el Área Basal para ningún fragmento contra los sitios de control. Todas las comparaciones fueron no significativas ($p > 0.05$) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el Área Basal (m²).

Sitio	Área (ha)	Distribución	Comparado con	Área (ha)	Distribución	Prueba	Estadístico	p	Diferencia
Altamira	400000	No normal	Brasilia	11	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Cedeño	12.5	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Fragmento 5	25	No normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Fragmento 9	20	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Guaymí	4200	No normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Las Cruces	262	No normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Loma linda	27	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Altamira	400000	No normal	Sabalito	18	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Brasilia	11	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Cedeño	12.5	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Fragmento 5	25	No normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Fragmento 9	20	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Las Cruces	262	No normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Loma linda	27	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Guaymí	4200	No normal	Sabalito	18	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Las Cruces	262	No normal	Brasilia	11	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Las Cruces	262	No normal	Cedeño	12.5	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Las Cruces	262	No normal	Fragmento 5	25	No normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Las Cruces	262	No normal	Fragmento 9	20	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Las Cruces	262	No normal	Loma linda	27	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns
Las Cruces	262	No normal	Sabalito	18	Normal	Kruskal-Wallis	KW=5.653	0.6860	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

Estructura vertical

Alturas (promedios, máximos y rangos)

La altura promedio para los fragmentos de bosque fue de 15.02±11.06 m. Cada sitio presentó los siguiente promedios de altura: Brasilia (16.31±12.16 m; n=278), Cedeño (16.16±9.64 m; n=265), Fragmento 5 (13.31±10.70 m; n=312), Fragmento 9 (15.52±10.83 m, n=235), Loma linda (14.69±12.44 m; n=392) y Sabalito (14.42±8.73 m; n=212). Para los sitios de control, la altura promedio fue de 13.05±9.64 m. Así cada sitio promedió: Altamira (14.70±9.80; n=339 m), Guaymí (11.23±11.72 m; n=271), Las Cruces (12.75±5.31 m; n=228).

Según el ANDEVA, existen diferencias de fragmentos con Guaymí y Las Cruces, únicamente (Cuadro 10). Así, Guaymí tuvo un promedio de altura menor que Brasilia ($p<0.01$), Cedeño ($p<0.001$), Fragmento 9 ($p<0.001$), Loma linda ($p<0.001$) y Sabalito ($p<0.001$). Las Cruces tuvo un promedio de altura menor a Brasilia ($p<0.01$), Cedeño ($p<0.05$), Fragmento 5 ($p<0.05$) y Fragmento 9 ($p<0.001$). Hubo diferencias entre sitios de control, Guaymí presentó valores de altura menores a Altamira ($p<0.001$) y Las Cruces ($p<0.01$).

Cuadro 10. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para el promedio de altura por unidad de muestreo.

Sitio	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Comparado con	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Prueba	Estadístico	p	Diferencia
Altamira	400000	Normal	Brasilía	11	Normal	ANOVA	$q=3.466$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	$q=2.551$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	$q=4.080$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	$q=3.780$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Guaymí	4200	Normal	ANOVA	$q=8.749$	<0.001	**
Altamira	400000	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	$q=2.373$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	$q=0.920$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	$q=0.079$	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Brasilía	11	Normal	ANOVA	$q=11.549$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	$q=10.641$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	$q=4.062$	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	$q=11.861$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	$q=5.395$	<0.01	*
Guaymí	4200	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	$q=7.758$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	$q=8.032$	<0.001	**
Las Cruces	262	Normal	Brasilía	11	Normal	ANOVA	$q=5.802$	<0.01	*
Las Cruces	262	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	$q=4.947$	<0.05	*
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	$q=1.257$	<0.05	*
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	$q=6.096$	<0.001	**
Las Cruces	262	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	$q=1.862$	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	$q=2.487$	>0.05	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

La altura máxima promedio para todos los fragmentos fue 21.1 ± 3.2 m. Cada fragmento promedio la siguiente altura máxima: Brasilia (24.7 ± 6.1 m; $n=42$), Cedeño (23.8 ± 6.5 m; $n=42$), Fragmento 5 (18.3 ± 4.2 m; $n=42$), Fragmento 9 (24.8 ± 8.1 m, $n=42$), Loma linda (20.9 ± 4.7 m; $n=56$) y Sabalito (21.6 ± 5.7 m; $n=42$). En forma semejante, la altura máxima

promedio para los tres sitios de control fue de 40 ± 4.31 m. Para cada sitio el valor fue de: Altamira (21.7 ± 6.2 m; $n=56$), Guaymí (14.9 ± 4.7 m; $n=56$) y Las Cruces (19.4 ± 5.0 m; $n=42$).

Según el ANDEVA, solo se registraron diferencias en la altura máxima para Guaymí y Las Cruces (Cuadro 11). Guaymí presentó una altura máxima menor a todos los fragmentos de bosque: Brasilia ($p < 0.001$), Cedeño ($p < 0.001$), Fragmento 5 ($p < 0.05$), Fragmento 9 ($p < 0.001$), Loma linda ($p < 0.001$) y Sabalito ($p < 0.001$).

Cuadro 11. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para la altura máxima por unidad de muestreo.

Sitio	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Comparado con	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Prueba	Estadístico	p	Diferencia
Altamira	400000	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	$q=2.828$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	$q=3.535$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	$q=3.858$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	$q=3.035$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Guaymí	4200	Normal	ANOVA	$q=10.116$	<0.001	**
Altamira	400000	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	$q=2.754$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	$q=1.299$	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	$q=1.053$	>0.05	ns
Guaymí	4200	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	$q=12.184$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	$q=12.885$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	$q=5.550$	<0.01	*
Guaymí	4200	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	$q=12.389$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	$q=6.649$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	$q=8.738$	<0.001	**
Guaymí	4200	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	$q=10.423$	<0.001	**
Las Cruces	262	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	$q=5.222$	<0.01	*
Las Cruces	262	Normal	Cedeño	12.5	Normal	ANOVA	$q=5.883$	<0.01	*
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	$q=1.033$	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	$q=5.415$	<0.01	*
Las Cruces	262	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	$q=1.528$	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	$q=3.561$	>0.05	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

Los rangos de altura para cada estrato: 1, 2 y 3 en promedio para los sitios de control son de 8 a 26 metros de altura ($n=240$), de 6 a 17 metros de altura ($n=417$) y de 3 a 9 metros de altura ($n=135$), respectivamente (Cuadro 10). Para los fragmentos de bosque, los rangos de altura por

estrato 1, 2 y 3 son respectivamente: de 10 a 29 metros de altura (n=517), de 7 a 18 metros de altura (n=689) y de 4 a 10 (n=139) (Cuadro 12).

Cuadro 12. Alturas mínimas y máximas de los estratos para cada sitio de control.

Estrato	Sitio			
	Altamira	Guaymí	Las Cruces	
1	Altura máxima (m)	28	23	26
	Altura mínima (m)	8	7	10
	Desviación estándar	4.28	3.29	3.32
	n	107	64	69
2	Altura máxima (m)	20	15	16
	Altura mínima (m)	7	5	7
	Desviación estándar	2.49	2.22	2.30
	n	173	143	101
3	Altura máxima (m)	9	8	9
	Altura mínima (m)	3	2	4
	Desviación estándar	1.34	1.83	0.87
	n	33	55	47

Cuadro 13. Alturas mínimas y máximas de los estratos para cada fragmento de bosque.

Estratos	Sitio						
	Brasilia	Cedeño	Fragmento 5	Fragmento 9	Loma linda	Sabalito	
1	Altura máxima (m)	28	35	20	37	25	29
	Altura mínima (m)	15	12	7	7	9	7
	Desviación estándar	3.77	4.32	2.72	6.64	4.13	4.88
	n	30	88	142	89	96	72
2	Altura máxima (m)	15	19	14	19	24	18
	Altura mínima (m)	6	7	7	5	7	7
	Desviación estándar	2.38	2.70	1.79	3.41	3.25	2.37
	n	34	140	91	110	224	90
3	Altura máxima (m)	5	13	9	10	17	8
	Altura mínima (m)	3	4	4	4	4	4
	Desviación estándar	0.79	2.56	1.23	1.50	2.13	1.37
	n	7	16	32	16	40	28

Según el ANDEVA, Altamira no presentó diferencias con los fragmentos de bosque. En contraste, Guaymí y Las Cruces tuvieron diferencias al menos con un fragmento de bosque (Cuadro 14). Así, Guaymí tuvo menos variación en la altura de los estratos que Brasilia ($p < 0.001$), Cedeño ($p < 0.001$) y Fragmento 9 ($p < 0.001$). Las Cruces solo difirió levemente de Brasilia ($p < 0.05$). Entre sitios de control, Guaymí presentó menor variación de los estratos que Altamira ($p < 0.05$).

Cuadro 14. Comparaciones entre fragmentos y sitios de control para la altura máxima por unidad de muestreo.

Sitio	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Comparado con	\bar{e} rea (ha)	Distribución	Prueba	Estadístico	p	Diferencia
Altamira	400000	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	q=3.532	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Cede-o	12.5	Normal	ANOVA	q=1.716	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	q=2.256	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	q=3.269	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Guaym'	4200	Normal	ANOVA	q=4.933	<0.05	*
Altamira	400000	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	q=1.756	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	q=1.172	>0.05	ns
Altamira	400000	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	q=0.1534	>0.05	ns
Guaym'	4200	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	q=8.099	<0.001	**
Guaym'	4200	Normal	Cede-o	12.5	Normal	ANOVA	q=6.284	<0.001	**
Guaym'	4200	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	q=2.312	>0.05	ns
Guaym'	4200	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	q=7.836	<0.001	**
Guaym'	4200	Normal	Las Cruces	262	Normal	ANOVA	q=2.811	>0.05	ns
Guaym'	4200	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	q=3.761	>0.05	ns
Guaym'	4200	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	q=4.382	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Brasilia	11	Normal	ANOVA	q=4.946	<0.05	*
Las Cruces	262	Normal	Cede-o	12.5	Normal	ANOVA	q=3.248	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 5	25	Normal	ANOVA	q=0.4675	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Fragmento 9	20	Normal	ANOVA	q=4.700	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Loma linda	27	Normal	ANOVA	q=0.6071	>0.05	ns
Las Cruces	262	Normal	Sabalito	18	Normal	ANOVA	q=1.489	>0.05	ns

Nota: ns: No significativa, *: Significativa, **: Altamente significativa. El área sombreada señala las comparaciones entre sitios de control.

Efectos de borde

Densidad de árboles (≥ 10 cm DAP).

En los fragmentos de bosque, el número promedio de individuos en el Borde fue de 259 ± 34 árboles, en el Interior de 198 ± 33 árboles y en el Núcleo de 215 ± 35 árboles (Cuadro 15).

Cuadro 15. Número de individuos por hectárea para distintas distancias del borde del bosque para cada fragmento.

Sitio		Distancia del borde		
		20m	70m	120m
Brasilia	Número de individuos por ha	210	217	236
	Desviación estándar	35	36	31
Cedeno	Número de individuos por ha	221	226	183
	Desviación estándar	32	25	44
Fragmento 5	Número de individuos por ha	262	238	243
	Desviación estándar	39	33	27
Fragmento 9	Número de individuos por ha	202	171	186
	Desviación estándar	31	35	35
Loma linda	Número de individuos por ha	405	116	179
	Desviación estándar	26	27	17
Sabalito	Número de individuos por ha	119	181	205
	Desviación estándar	34	33	48
Promedio total fragmentos		259	198	215
Desviación estándar todos fragmentos		34	33	35

Según el ANDEVA, solamente Loma linda y Sabalito presentaron diferencias entre anillos (distancias de muestreo). En Loma linda el número de individuos por hectárea es mucho mayor a 20 metros del borde que a 70 metros del borde del bosque ($p < 0.001$). Igualmente, para Loma linda, el número de individuos por hectárea a 70 metros del bosque es menor que a los 120 metros del borde del bosque ($p < 0.05$). Para Sabalito, el número de individuos por hectárea fue menor a 120 metros del borde del bosque que a 20 metros del borde. Las demás comparaciones no presentaron diferencias estadísticas (Cuadro 16).

Cuadro 16. Comparaciones en el número de individuos por hectárea a diferentes distancias del borde del bosque para todos los fragmentos de estudio.

Sitio	Anillo	D (m)	Distribución	Área (ha)	Comparación	Prueba	Estadístico	<i>p</i>	Diferencia
Brasilia	E	20	Normal	11	E vs I	ANOVA	q=0.3134	>0.05	ns
Brasilia	I	70	Normal	11	E vs C	ANOVA	q=1.149	>0.05	ns
Brasilia	C	120	Normal	11	I vs C	ANOVA	q=0.8357	>0.05	ns
Cedeño	E	20	Normal	12.5	E vs I	ANOVA	q=0.2242	>0.05	ns
Cedeño	I	70	Normal	12.5	E vs C	ANOVA	q=2.410	>0.05	ns
Cedeño	C	120	Normal	12.5	I vs C	ANOVA	q=2.638	>0.05	ns
Fragmento 5	E	20	Normal	25	E vs I	ANOVA	q=0.8193	>0.05	ns
Fragmento 5	I	70	Normal	25	E vs C	ANOVA	q=0.7035	>0.05	ns
Fragmento 5	C	120	Normal	25	I vs C	ANOVA	q=0.1759	>0.05	ns
Fragmento 9	E	20	Normal	20	E vs I	ANOVA	q=1.795	>0.05	ns
Fragmento 9	I	70	Normal	20	E vs C	ANOVA	q=0.9667	>0.05	ns
Fragmento 9	C	120	Normal	20	I vs C	ANOVA	q=0.8286	>0.05	ns
Loma Linda	E	20	Normal	27	E vs I	ANOVA	q=5.880	<0.001	**
Loma Linda	I	70	Normal	27	E vs C	ANOVA	q=1.997	>0.05	ns
Loma Linda	C	120	Normal	27	I vs C	ANOVA	q=3.883	<0.05	*
Sabalito	E	20	Normal	18	E vs I	ANOVA	q=2.821	>0.05	ns
Sabalito	I	70	Normal	18	E vs C	ANOVA	q=3.907	<0.05	*
Sabalito	C	120	Normal	18	I vs C	ANOVA	q=1.085	>0.05	ns

Nota: D: distancia del borde del bosque, ns: No significativa, *: Significativa, **: altamente significativa.

Área basal

El área basal promedio por hectárea en el Borde fue de $14.54 \pm 0.22 \text{ m}^2$, en el Interior fue de $10.85 \pm 0.21 \text{ m}^2$ y en el Núcleo fue de $11.36 \pm 0.26 \text{ m}^2$ (Cuadro 17).

Cuadro 17. Área basal (m²) por hectárea para distintas distancias del borde del bosque para cada fragmento.

Sitio		Distancia del borde		
		20m	70m	120m
Brasilia	̄ rea basal (m ²)	14.02	11.52	12.60
	Desviaci-n est:ndar	0.22	0.25	0.17
Cedeno	̄ rea basal (m ²)	10.99	8.97	12.84
	Desviaci-n est:ndar	0.18	0.11	0.40
Fragmento 5	̄ rea basal (m ²)	15.76	13.58	9.52
	Desviaci-n est:ndar	0.34	0.23	0.22
Fragmento 9	̄ rea basal (m ²)	9.24	11.52	9.80
	Desviaci-n est:ndar	0.19	0.23	0.21
Loma linda	̄ rea basal (m ²)	21.01	6.65	6.68
	Desviaci-n est:ndar	0.16	0.20	0.07
Sabalito	̄ rea basal (m ²)	9.20	10.65	14.52
	Desviaci-n est:ndar	0.18	0.17	0.46
Promedio total fragmentos		14.54	10.85	11.36
Desviaci-n est:ndar todos fragmentos		0.22	0.21	0.26

Según el ANDEVA, los sitios que presentaron variaciones significativas fueron: Fragmento 9, Loma linda y Sabalito (Cuadro 18). Fragmento 9 presentó menor área basal/ha a 20 metros ($p<0.05$) y a 120 metros ($p<0.05$), que a 70 metros del borde del bosque. Loma linda presentó mayor área basal/ha en a los 20 metros que a los 70 metros ($p<0.001$) o a los 120 metros ($p<0.001$) del borde del bosque. En Sabalito, el área basal/ha fue mayor en el núcleo del bosque a 120 metros del borde que a 20 metros del borde ($p<0.05$).

Cuadro 18. Comparaciones en el área basal por hectárea a diferentes distancias del borde del bosque para todos los fragmentos de estudio.

Sitio	Anillo	D(m)	Distribución	Área (ha)	Comparación	Prueba	Estadístico	p	Diferencia
Brasilia	E	20	Normal	11	E vs I	ANOVA	F=2.993	0.0518	ns
Brasilia	I	70	Normal	11	E vs C	ANOVA	F=2.993	0.0518	ns
Brasilia	C	120	Normal	11	I vs C	ANOVA	F=2.993	0.0518	ns
Cedeño	E	20	Normal	12.5	E vs I	ANOVA	F=0.9896	0.3731	ns
Cedeño	I	70	Normal	12.5	E vs C	ANOVA	F=0.9896	0.3731	ns
Cedeño	C	120	Normal	12.5	I vs C	ANOVA	F=0.9896	0.3731	ns
Fragmento 5	E	20	Normal	25	E vs I	ANOVA	F=2.091	0.1253	ns
Fragmento 5	I	70	Normal	25	E vs C	ANOVA	F=2.091	0.1253	ns
Fragmento 5	C	120	Normal	25	I vs C	ANOVA	F=2.091	0.1253	ns
Fragmento 9	E	20	Normal	20	E vs I	ANOVA	q=3.788	<0.05	ns
Fragmento 9	I	70	Normal	20	E vs C	ANOVA	q=0.4097	>0.05	*
Fragmento 9	C	120	Normal	20	I vs C	ANOVA	q=3.319	>0.05	*
Loma Linda	E	20	No normal	27	E vs I	ANOVA	q=12.589	<0.001	**
Loma Linda	I	70	Normal	27	E vs C	ANOVA	q=12.411	<0.001	**
Loma Linda	C	120	No normal	27	I vs C	ANOVA	q=1.825	>0.05	ns
Sabalito	E	20	Normal	18	E vs I	ANOVA	q=2.522	>0.05	ns
Sabalito	I	70	Normal	18	E vs C	ANOVA	q=4.719	<0.01	*
Sabalito	C	120	No normal	18	I vs C	ANOVA	q=2.419	>0.05	ns

Nota: D: distancia del borde del bosque, ns: No significativa, *: Significativa, **: altamente significativa.

DISCUSIÓN

Complejidad estructural

Complejidad estructural es el estado aparente de la estructura de un bosque en particular. Los criterios utilizados para definir el concepto de un bosque más complejo son: un mayor número de individuos (N), un valor mayor de área basal (G), un dosel de mayor altura (H), una mayor variación en altura de los estratos verticales, un número de especies mayor, un tipo de especies típicas de bosque maduro (escasas y abundantes coexistiendo simultáneamente) sin un predominio de ninguno, una mayor variación de los atributos biofísicos (N, G, H).

Cabe resaltar que un bosque no perturbado no tendrá necesariamente una complejidad estructural mayor que un bosque perturbado, por ejemplo, que haya sido altamente alterado por viento después de su aislamiento. Estos bosques pueden tener valores de N mayores, y una variación de sus características biofísicas mayor en el espacio. En todo caso, en este estudio el objetivo principal no es demostrar que tipo de bosque es más complejo, sino como la complejidad estructural –o el estado aparente de la estructura de un bosque- de los fragmentos de bosque varía con respecto a la de los bosques no perturbados. Así, y con estos criterios a mano, se puede definir el tipo de complejidad estructural que en general tienen ciertos tipos de bosque. Por ejemplo, en los bosques poco perturbados premontanos, es posible encontrar altos valores de G, valores de N moderados a altos, estratos verticales bien definidos (poca variación), más especies por estrato, dosel más alto, más individuos en clases de tamaño mayores y menos en las clases inferiores, la variación espacial de los atributos biofísicos es baja-moderada. En bosques perturbados, por el contrario, pueden encontrarse valores de G menores, muy altos valores de N (alocados principalmente en las categorías de tamaño inferiores), los estratos verticales se fusionan con regularidad – no existe una estratificación marcada-, los atributos biofísicos varían considerablemente de un sitio a otro.

En casi todas las comparaciones los fragmentos resultaron más complejos estructuralmente que los sitios de control. En términos de densidad de árboles, la presencia de más árboles en

los fragmentos de bosque indica que hubo algún tipo de perturbación generalizada (¿fragmentación?) en todos los fragmentos lo cual tuvo dos consecuencias: 1) Incremento en el número de individuos en clases DAP pequeñas, y 2) Disminución de individuos en clases DAP grandes. Estas dos diferencias provocan que los fragmentos presenten una complejidad estructural distinta a los bosques continuos. Los bosques continuos, por su parte, sí tienen áreas de perturbación naturales (p.e. claros, derrumbes) y en estas áreas el surgimiento de muchos árboles pequeños modificaría la distribución diamétrica y mostraría que, de hecho, hay más individuos pequeños y pocos o ningún individuo grande. Los bosques continuos, no obstante y a diferencia de los fragmentos de bosque, tienen la capacidad estructural para proteger estas áreas *perturbadas* y *no perturbadas* por claros, y mantener los grupos de especies que ocurren en ambos tipos de estructura. Los fragmentos de bosque tienen varios problemas para proteger estas áreas porque: 1) No tienen área de bosque suficiente para amortiguar los efectos del viento sobre los árboles grandes, 2) La relación entre Perímetro:Área es alta (Ewers et al 2007) debido a la forma de los fragmentos comúnmente irregulares, y que lo hace más susceptibles a los efectos de borde, 3) Cuando mueren los árboles grandes la capacidad de renovar la estructura original es baja debido a las condiciones anteriores, y a la falta de fuente de semilla en comparación a bosques continuos. Bierregaard et al. (1992) discute que existe otro fenómeno relacionado con el área del bosque y que influencia la complejidad estructural de los sitios, especialmente en fragmentos pequeños. Este fenómeno está relacionado con la distribución de las especies de árboles y se basa en el principio de que las poblaciones de árboles tienen distribuciones agrupadas (Condit et al, 2000). En el momento de la fragmentación, y debido a que los fragmentos son secciones del bosque original, muchas especies no permanecerán en el fragmento por el simple hecho de que nunca estuvieron allí. Los sitios donde la mayoría de sus individuos estuvieron, por ejemplo, se encontraban en otra parte del bosque (la cual fue eliminada). Este fenómeno alude a pensar que la estructura de bosque varía en el espacio considerablemente, y especialmente donde ocurren estos rodales que pueden modificar la estructura de bosque completamente. Condit et al (2000) en un estudio masivo de 1768 especies de árboles en 25-56 hectáreas para individuos mayores de 1 cm de DAP, encontraron que todas las especies se agrupaban en sus distribuciones. Además cuando el diámetro mínimo se colocaba en 10 cm DAP el fenómeno

persistía para la mayoría de las especies. Un resultado interesante de este estudio, y que tiene implicaciones directas sobre los bosques fragmentados, es que las especies raras (bajas abundancias) eran más propensas a agruparse que las especies comunes. En los bosques fragmentados, el tamaño del bosque impide contener a todas las especies que se contienen en bosques continuos y más aún a las especies raras que se agrupan en sitios muy puntuales del bosque. Las implicaciones de esta ausencia de especies sobre la estructura del bosque son claras en los resultados de este estudio. El número de especies en cuanto al Coeficiente de Mezcla no varió, pero las especies que se encontraron en los fragmentos de bosque, en general, fueron muy diferentes a las encontradas en los fragmentos de bosque; por lo general los fragmentos eran dominados por especies comunes y son escasas las especies raras, mientras que en los bosques continuos, aunque no son abundantes ni frecuentes las especies raras son más propensas a ser encontradas. De ahí puede deducirse que la ausencia de especies raras en los fragmentos de bosque se debe principalmente a tres razones: 1) Ausencia de tales especies en primer lugar en los fragmentos de bosque, pues nunca estuvieron allí, y 2) Incapacidad de los fragmentos de bosque para amortiguar los efectos de la fragmentación que causan la mortalidad de los árboles grandes (siendo estos, comúnmente, las especies raras), y en caso de su mortalidad: 3) Incapacidad de los fragmentos de bosque en reponer estas especies y, por ende, estas áreas donde la complejidad estructural es diferente al resto del bosque.

Efecto de área sobre el número de especies de árboles

A favor de las predicciones, el número de especies fue altamente dependiente del área. Esta relación entre área y el número de especies ha sido conocida como la curva de área-especie, y además ha sido demostrada para muchos taxones. Borgella et al (2001), por ejemplo, demostraron esta curva de área-especie en los fragmentos de bosque alrededor de la Estación Biológica Las Cruces para colibríes, donde se encontraron más especies de colibríes en los bosques grandes que en los fragmentos pequeños de bosque. Tal vez el argumento más fuerte que surge de este resultado es: para mantener un mayor número de especies deben preservarse áreas lo más grande posibles. Aunque revisiones como la de Debinsky y Holt (2000) apunten que esta relación de área-especie es a veces errática para ciertos grupos taxonómicos, es cierto

que la tendencia de que aumente el número de especies con el área ha sido punto crucial de discusión en la ecología de poblaciones en los últimos 40 años. Con el conocido debate sobre el diseño de reservas biológicas del “SLOSS”, (Single large or several small- Una grande o muchas pequeñas), se ha generado mucha investigación con muchos enfoques, pero todos tratando de contestar la misma pregunta. ¿Es acaso mejor tener reservas pequeñas numerosas, o resulta mejor tener una sola reserva grande? Existen ventajas y desventajas para ambas opciones. Al tener una reserva grande se mantiene más área continua de bosque imperturbado, mientras que al tener bosques más pequeños y divididos este no es el caso (Simberloff y Wilson, 1969). En todo caso, el objetivo es mantener la mayor cantidad de especies posibles y en nuestro estudio es claro como el número de especies aumenta con el área, además como el tipo de especies cambia de fragmentos en comparación con los sitios de control. Es decir, no solo el número de especies cambia pero el tipo o la calidad de la especies. Precisamente, el mayor problema ecológico es la ausencia de éstas reservas medianas-grandes (más de 30 hectáreas) en el Valle de Coto Brus, la cuales podrían mantener más especies y más poblaciones de árboles. Existen iniciativas importantes como la de OET, con la Estación Biológica Las Cruces (LCBS) que mediante la compra de tierras colindantes con la reserva ya establecida de 266 hectáreas se pretende ir aumentando el área protegida. Sin embargo, la mayoría de paisaje que domina el Valle de Coto Brus son corredores de ríos alargados y altamente perturbados. Aunque no es el caso óptimo, se ha encontrado que los corredores de ríos sirven como corredores biológicos eficientes y son, en muchos sitios, la mejor solución al problema de la fragmentación (Debinsky y Holt, 2000). Stouffer et al. (2006) afirma que, en Brasil, reconectar el bosque mediante la regeneración de áreas abiertas entre ellos es la única forma de que muchas especies vuelvan a los fragmentos (caso de las aves de sotobosque). Esta es otra propuesta de OET y LCBS, tratando de conectar su parche de 266 hectáreas con la Reserva Guaymí de 4200 hectáreas, 8 kilómetros al oeste. Inclusive si lograra concretarse, este parche lograría ser parte reconocido por el Corredor Biológico Mesoamericano.

Además de la idea de los corredores biológicos existen otras teorías que merecen consideración. Por ejemplo, Terborgh et al. (2000) proponen que en fragmentos de bosque pequeños muchos animales grandes (carnívoros, grandes herbívoros) estarán ausentes y por

ende habrá una explosión de herbívoros pequeños al no tener depredadores. Al suceder esto, la herbivoría aumentaría de tal forma que cambiará la dinámica de las poblaciones de plantas y árboles que se ven afectadas por estas especies directamente. También Bierregaard et al. (1992) encontraron que las plantaciones forestales de especies con producción de frutos o flores, que de alguna forma atraigan fauna (p.e. dispersores y polinizadores) son de gran ayuda para los fragmentos, pues: 1) Aumentan el área efectiva del fragmento, y 2) Reducen el impacto de los alrededores hacia el fragmento, creando un amortiguamiento importante. Estas y otras soluciones prácticas existen y deben ser implementadas para poder preservar la mayor cantidad de especies y relaciones ecológicas posibles.

Composición florística

Independientemente del número de especies, el tipo de especies que ocurren en los fragmentos es distinto a los vistos en los sitios de control. Al menos en Altamira, muchas especies como *Ocotea laetevirens*, *Ocotea mollicella*, *Quercus costaricensis* y *Quercus seemanii*, son comunes mientras que en los fragmentos ocurren otro tipo de especies tales como: *Alchornea glandulosa*, *Simarouba amara* y *Alophylus psilospermus*. Aunque la diferencia numérica existe entre los sitios de control y los fragmentos de bosque es mínima, el tipo de composición florística es distinta. En los sitios de control se encuentran especies de crecimiento lento característicos de bosques maduros, y en los fragmentos las especies son de crecimiento rápido y de corta vida. Además, aunque sí permanecieran algunas especies típicas de bosques maduros en los fragmentos de bosque estos ocurren en bajas densidades y están pobremente representados.

La no-diferencia entre los fragmentos y los sitios de control en cuanto al Coeficiente de Mezcla es un dato importante que tiene implicaciones de conservación importantes. Aunque se vio que el área es vital para mantener las especies de árboles, después de la fragmentación todavía se encuentran muchas especies en los fragmentos que pueden preservarse si se tratan adecuadamente. En general, las poblaciones de especies raras son pequeñas y están claramente degradadas en los bosques fragmentados. Según observaciones las observaciones de campo, la

mayoría de las especies de dosel, en los sitios de control, estaban en alguna fase de producción de flores o frutos. Por otro lado, en los fragmentos de bosque muy esporádicamente se veían árboles con flores o frutos. Estas diferencias son indicios de la salud poblacional de las especies de árboles y difieren entre sitios de control y fragmentos de bosque.

Aún así, los fragmentos pueden mantener un *número de especies* similar al que se encuentra en los sitios de control. Evidentemente este hecho es muy favorable y permite tener una base para la conservación de muchas especies de árboles. A pesar del efecto de área, donde por localización no todas las especies estarán presentes en los fragmentos, los parches pequeños también son capaces de mantener ciertas especies de árboles. La viabilidad de tales poblaciones estará, irremediablemente, en mayor riesgo que, por ejemplo, la misma especie presente en un bosque maduro. Sin embargo, esta alta presencia de especies es valiosa y debe ser rescatada en los fragmentos de bosque.

Variación de los atributos biofísicos

Densidad de árboles (>10 cm DAP)

Según la definición de complejidad estructural, los fragmentos de bosque tienen mayor número de individuos y, por ende, mayor complejidad estructural en este aspecto. Los fragmentos presentan mayor número de árboles en la categoría diamétrica I (10-50 cm DAP; Mann-Whitney, $p < 0.0001$, Figura 2). En esta categoría de tamaño es donde se encuentran el “exceso” de árboles cuando se comparan los fragmentos y los sitios de control. En general, esta cantidad de árboles de más está compuesta por individuos pequeños (10-50 cm DAP). Es cierto que todos los sitios de control y fragmentos por igual presentan una distribución diamétrica, para todos los individuos, de J invertida (Anexo 1), sin embargo la diferencia fundamental es la cantidad de individuos que se encuentran en las primeras categorías diamétricas, usualmente mayor en los fragmentos de bosque.

Se especula que la diferencia en la cantidad de individuos para la primera categoría diamétrica (10-50 cm DAP) entre sitios de control y fragmentos se debe a la disponibilidad de mayor espacio y recursos para que más individuos crezcan en los estratos intermedios del bosque. Es decir, existe una mayor entrada de luz, hipotéticamente, por la falta o “escasez” de individuos grandes (>100 cm DAP) en los fragmentos. Allí donde no existen estos individuos grandes, que por lo general ocupan gran área del dosel, pueden desarrollarse numerosos individuos pequeños. Aunque para la primera categoría diamétrica la diferencia es clara y justificable, para la segunda, tercera e inclusive cuarta categoría diamétrica no existen diferencias significativas. La prueba Mann-Whitney muestra que en estas últimas tres categorías no hay diferencias. Evidentemente, y como lo muestra la distribuciones diamétricas (Anexo 1) el número de individuos disminuye conforme aumenta la categoría de tamaño. En las primeras categorías hay un alto porcentaje de los individuos pero decrece drásticamente con el tamaño. En otras palabras, la falta de individuos en las categorías diamétricas grandes impide un análisis correcto de las diferencias entre sitios, debido principalmente a que en la mayoría de los casos no existen árboles de estas dimensiones en las parcelas. La abundancia natural de estos individuos es baja, y por lo tanto sería incorrecto interpretar estos resultados de forma estadística únicamente. Por otro lado, los individuos que sí ocurren en estas últimas categorías, aunque pocos, son determinantes en la estructura del bosque. La presencia de un árbol, por ejemplo, de >100 cm DAP puede modificar un gran área de bosque y a lo largo de la estructura vertical. Comúnmente, cuando ocurre un árbol más grande (>150 cm DAP) el número de individuos en los estratos intermedios y bajos disminuye, el área basal aumenta (por la presencia de este árbol) y la densidad baja (por la falta de espacio y recursos para que se desarrollen otros individuos).

Área basal

La distribución del Área Basal en m^2 (G) sigue la misma tendencia que el N, pues la primera depende de la última hasta cierto punto. El patrón de distribución del G es muy similar a del N, Brasilia y Cedeño, los dos sitios que a simple vista en el campo se veían mayormente degradados, presentaron los valores de G mayores para las primeras cuatro categorías

diamétricas (10-60 cm DAP). En el otro extremo, Sabalito y Fragmento 9, siendo los sitios que se observaron menos perturbados presentaron valores de G mucho menores en las primeras cuatro categorías diamétricas; claramente asemejándose mucho más a los valores de G encontrados en los sitios de control para estas categorías. En general, a partir de la categoría 90-100 cm DAP, se ve un decline pronunciado en los valores de G para todos los fragmentos.

Debe explicarse porque los valores de área basal son aparentemente tan altos. Durante el muestreo, en el momento de ubicar las diferentes parcelas, y basado en la coordenada preestablecida mediante Sistemas de Información Geográfica, existía la opción en el campo de posicionar la parcela en cualquier dirección a partir de esta coordenada. Se escogió siempre el área de bosque sin claros, ni quebradas, ni pendientes muy pronunciadas, para que estos factores no fueran determinantes en la estructura. El resultado de esta aparente estratificación consecuentemente dio valores de área basal y posiblemente de individuos por hectárea mayores a los que se obtendrían si se muestreara sin tal estratificación parcial.

Alturas (promedios, máximos y rangos)

El comportamiento de la altura va en contra de las predicciones inicialmente planteadas y se debe a la misma configuración estructural de los fragmentos y de los sitios de control. Los sitios de control son bosques maduros y continuos, presentan promedios de altura y de altura máxima menores a los fragmentos de bosque los cuales están perturbados y aislados. Sucede que en los fragmentos de bosque, donde están ausentes o escasean los árboles grandes (100-200 cm DAP), los árboles dominantes no son tan grandes como los árboles que dominan los bosques grandes. Es decir, los individuos que dominan el dosel superior en los fragmentos de bosque son más pequeños, aunque altos, y menos frondosos ocupando menos espacio. De esta forma es lógico pensar que podrían caber más árboles de estos tamaños en un área confinada que árboles típicos de bosques no perturbados, con copas anchas y que ocupan grandes espacios en los estratos del bosque. Este es el caso en los fragmentos de estudio, donde la gran cantidad de árboles de diámetros relativamente pequeños (<100 cm DAP) y con alturas aún considerables promedian valores de alturas máxima y altura promedio mayores que en los

bosques continuos. Esto se debe a que en los bosques continuos, dominan pocos árboles aunque de grandes dimensiones. El dominio de estos árboles impide el crecimiento de otros árboles en sus cercanías, y así los árboles >100 cm DAP distribuyen el espacio en pocos individuos, contrariamente a lo que sucede en fragmentos de bosque, donde el espacio se distribuye en muchos más individuos de menor tamaño. En los sitios de control la presencia de pocos individuos grandes y altos promedian una altura máxima y altura promedio menor a los fragmentos de bosque los cuales presentan más individuos. Si este patrón se mantiene es justificable encontrar promedios de altura menores en bosques maduros que en bosques perturbados y fragmentos de bosque sin árboles grandes en los estratos más altos del bosque.

Ausencia de árboles de dosel

La ausencia de árboles grandes en los fragmentos sí es un evento conspicuo y determinante de la estructura de estos sitios. En ninguno de los fragmentos de bosque se encontraron árboles >150 cm DAP y los árboles grandes que existen suceden en bajas densidades. Existen varios factores que son causa de este fenómeno, tales como el viento y la extracción selectiva de madera. Aunque no se tienen datos de velocidad de viento para todos los fragmentos, es evidente que el viento juega un papel determinante en los fragmentos. Al verse fragmentados estos bosques quedan aislados y desprovistos de área boscosa que funcione como amortiguador contra los fuertes vientos que ocurren en la región. Frecuentemente se ven árboles grandes con copas quebradas y dañadas, muchas veces ocasionando la muerte del árbol. Los individuos mayormente afectados por viento son casi siempre los árboles con copas anchas y emergentes, es decir, los árboles grandes que amortiguan gran parte del viento que incide sobre el bosque. Este fenómeno es más claro y sucede con mayor impacto en las laderas expuestas a los vientos que bajan de la Cordillera de Talamanca, precisamente el lado noreste de las montañas. Allí es posible encontrar numerosos árboles quebrados, caídos, y por consiguiente sotobosques densos y muchos árboles en proceso de reclutamiento a las clases de tamaños intermedias.

La extracción de madera en fragmentos de bosque es un proceso latente y favorecido por la fragmentación del bosque. Al verse fragmentado el bosque el acceso al interior es más fácil e igualmente la distancia de extracción de madera se acorta. Esto favorece la extracción selectiva de madera, común en la región de Coto Brus. Dos casos en particular deben mencionarse: el primero es el bosque de 18 ha en Sabalito. Este bosque dominado por *Terminalia amazonia* (amarillón) ha sido aprovechado en al menos tres sitios, donde aún permanecen los tocones de los enormes árboles que en algún momento dominaron el dosel superior del bosque. En la áreas de aprovechamiento se nota una perturbación clara, talvez no reciente pero si muestra un bosque en proceso de regeneración. El área inmediata al tocón, que no es pequeña, presenta una estructura horizontal y vertical muy distinta a los sitios donde todavía dominan los árboles grandes de amarillón. La extracción selectiva por supuesto afecta especies en particular, pero también afecta en forma generalizada en los sitios donde pasan los caminos y pistas de extracción. Todas estas perturbaciones, en mayor o menor grado modifican la estructura del bosque especialmente en las áreas que rodean el sitio de extracción. El segundo ejemplo es la reserva indígena Guaymí, donde había anchos y largos caminos transitables, por donde posiblemente se extraen o extrajeron árboles. Dentro del bosque de Guaymí ocurren esporádicos claros de gran tamaño donde se practica la agricultura. No solo la extracción de madera para su uso comercial causa impacto al bosque sino también la creación de claros de gran tamaño (5-10 ha) aumentan la longitud del perímetro (borde) del bosque, haciéndole susceptible a efectos de borde. Este problema se extiende al ámbito político-social el cual frecuentemente determina el estado de los bosques y consecuentemente su estructura interna.

Otros factores determinantes

La caza y la extracción de recursos forestales es un grave problema en la zona de Coto Brus. Al igual que en la extracción de madera, la fragmentación permite mayor accesibilidad a los bosques remanentes para la caza o la extracción de recursos forestales. Especialmente afectadas se ven las poblaciones de guatusas o cherengas (*Dasyprocta punctata*) y las poblaciones de *Prestoea acuminata* (Arecaceae). Asimismo, muchas otras especies de

dispersores de semillas, como *D. punctata*, son cazados y afectan procesos de dispersión importantes dentro del fragmento. La especie *P. acuminata* se ve doblemente afectada pues depende de la dispersión de *D. punctata* y de otros mamíferos pequeños, pero también es fuente de palmito comestible que las poblaciones locales aprovechan intensivamente. Las consecuencias de estas prácticas afectan directamente las poblaciones forestales y animales, que posteriormente ejercen fuerzas capaces de modificar la estructura de los bosques. Casualmente, *P. acuminata* es componente importante del subdosel y de estratos intermedios del bosque, por lo cual no sería sorprendente que su abundancia y frecuencia hayan sido mayores en tiempos de pre-fragmentación.

Efectos de borde

Los resultados encontrados para efectos de borde no fueron consistentes, y más bien son erráticos. De las variables analizadas (G y N) tomadas para observar si existen efectos de borde ninguna fue capaz de mostrar como la estructura de bosque varía del borde del bosque hacia el interior. En general, no se encontraron efectos de borde significativos para ninguno de los fragmentos de bosque. En cuanto al N, solamente dos sitios tuvieron diferencias, siempre se encontró más individuos en el borde que en el interior. En cuanto al G, tres de los seis fragmentos de bosque presentaron diferencias entre el borde y el interior, sin embargo, fue inconsistente el comportamiento del G; en ocasiones había valores de G mayores en el borde y a veces había valores de G menores.

Existe un fenómeno discutido por otros autores (Didham y Lawton, 1999; Sheldbauer et al, 2006) en donde, luego de la fragmentación, la estructura del borde del bosque cambia y se convierte en una “barrera” de contención que sella el bosque y le mantiene aislado del exterior. Este cambio estructural ha sido estudiado por varios autores (entre ellos Murcia, 1995; Didham y Lawton, 1999; Sheldbauer, 2006, en Costa Rica) y se ha encontrado que es vital para mantener la estructura interna del bosque. Otros estudios, como Didham y Lawton (1999), encontraron que la estructura del borde es determinante de los efectos de borde y teorizan que en muchos casos previene los efectos de borde totalmente. En su estudio, Didham y Lawton (1999), notaron la diferencia drástica entre tener bordes de bosque dominados por *Vismia spp* o por *Cecropia spp*. Los bosques de *Vismia spp* no eran capaces de contener los efectos de borde mientras que los bordes densamente poblados de *Cecropia spp* sí protegían el interior del bosque. Es posible que los fragmentos de bosque de estudio hayan desarrollado esta barrera protectora, expresada en el número de individuos por hectárea hacia el borde en algunos fragmentos. O talvez, desapercibidos en el análisis de estructura, en el borde se hayan establecido especies con copas frondosas o arquitecturas y tamaños de porte pequeño y que impidan la entrada de los efectos de borde al fragmento.

Otra posible explicación es la contraria, y que todo el fragmento ya se encuentre bajo la influencia de los efectos de borde. La distancia máxima desde el borde en el muestreo fue de 120 metros, y según Laurence et al (2002) a esa distancia se ha encontrado que la velocidad

del viento incrementa (Lewis, 1998) y hay una mortalidad mayor de árboles (Laurance et al, 2000). Seamon et al. (2006), quienes no encontraron efectos de borde en los bosques montanos Africanos, explican que aunque el fragmento de bosque sea muy pequeño éste puede tener un alto valor de conservación pues pueden combinar la singularidad y especificidad de los fragmentos pequeños y además la posibilidad de mantener tales atributos (composición, estructura) si se mantiene aislado de efectos de borde.

CONCLUSIONES

Los fragmentos de bosque presentaron un tipo de complejidad estructural distinto cuando se compararon con los sitios de control.

En los fragmentos, hay más árboles en las categorías de tamaño pequeñas y pocos o ningún árbol en las categorías de tamaño más grandes.

Los fragmentos de bosque son bosques más complejos desde el punto de vista de densidad de árboles, altura y amplitud de estratos.

No se encontraron diferencias en el área basal y la composición florística.

El área fue factor determinante en el número de especies encontradas. A mayor área más especies arbóreas se encuentran en los bosques. Esta relación es cierta para el rango 11-400 000 hectáreas.

El Coeficiente de Mezcla no varió de los fragmentos de bosque con los sitios de control.

La proporción entre Especies:Individuos es similar para ambos sitios.

Se observó que el tipo de especies que ocurren, aunque similar en número, son distintas en calidad.

En los sitios de control ocurren más especies raras, escasas y no tan abundantes como las encontradas en los fragmentos de bosque.

El número de individuos fue mayor en los fragmentos de bosque, especialmente en las categorías diamétricas pequeñas.

No hubo diferencia en el resto de las categorías. Tampoco hubo diferencia en el área basal entre fragmentos. La altura varió y fue mayor en los fragmentos que en los sitios de control.

Los bosques alcanzaron 30-40 metros en ambos casos.

La amplitud de los estratos fue menor en los sitios de control, y en los fragmentos de bosque esta fue más variable.

No hubo evidencia de efectos de borde en el número de individuos ni en el área basal desde el borde hasta el interior del bosque (120 metros).

Se encontraron un total de 195 especies de árboles.

RECOMENDACIONES

1. La investigación sobre la estructura de bosque, en el Valle de Coto Brus y en otras áreas que lo requieran, deberá ser enfocada en los procesos dinámicos que gobiernan la misma estructura del bosque. Tales procesos son: regeneración natural, crecimiento, reclutamiento, mortalidad y ecología reproductiva. Esto dará una idea más precisa del estado real de las poblaciones de árboles en hábitats fragmentados en la región.

En cuanto a los bosques aún remanentes en el Valle de Coto Brus, se debe:

2. Eliminar en lo posible las intervenciones humanas: quemas, saqueos indígenas, cacería, corta selectiva y limpiezas dentro del bosque.
3. Evitar la entrada del ganado en la fincas con bosque.
4. Favorecer la conectividad entre parches de bosque y entre corredores de ríos, y así mejorar la funcionalidad de áreas de bosque pequeñas.
5. En lo posible, permitir la regeneración natural en áreas abandonadas cercanas a bosques.

BIBLIOGRAFÍA

Baez, S; Balslev, H. 2007. Edge effects on palm Diversity in the rain forest fragments in western Ecuador. *Biodiversity Conservation* 16. p: 2201-2211.

Bierregaard, RO; Lovejoy, TE. Kapos, V. dos Santos, AA y Hutchings, RW. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Forest Fragments: A prospective comparison of fragments and continuous forests. *BioScience* 42 (11). p: 859-866.

Borgella, R, Jr. and Gavin, TA. 2005. Avian Community Dynamics in a Fragmented Tropical Landscape. *Ecological Applications*, 15(3), p: 1062–1073.

Borgella, R, Jr; Gavin, TA; Snow, AA. Species Richness and Pollen Loads of Hummingbirds Using Forest Fragments in Southern Costa Rica. *Biotrópica*. 33(1), p: 90-109.

Condit, R; Ashton, PS; Baker, P; Bunyavejchewin, S; Gunatilleke, S; Gunatilleke, N; Hubbell, SP; Foster, RB; Itoh, A; La Frankie, JV; Seng Lee, H; Losos, E; Manokaran, N; Sukumar, R; Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288. p: 1414-1418.

Debinsky, DM y Holt, RD. 2000. A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology* 14 (2).

Didham, RK; Lawton, JH. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31 (1). p: 17-30.

Ewers, RM; Thorpe, S; Didham, RK. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88 (1). p: 96-106.

Galante Marcos, E. 2006. Conociendo el Parque Internacional La Amistad y sus comunidades. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Santo Domingo, Heredia, CR. 76 p.

Gilbert, B; Laurance, WF; Leigh Jr., EG; Nascimento, HEM. 2006. Can Neutral Theory Predict the Responses of Amazonian Tree Communities to Forest Fragmentation? *The American Naturalist* 168 (3). p: 304-316.

GraphPad Software Inc. 2000. GraphPad INSTAT. 3.05.

Hernandez-Stefanoni, JL. 2005. Relationships between landscape patterns and species richness of trees, shrubs and vines in tropical forest. *Plant Ecology* 179. p: 53-65.

La Torre-Cuadros, MA; Herrando-Perez, S; Young, KR. 2007. Diversity and structural patterns for tropical montane and premontane forests of central Peru, with assessment of the use of higher taxon surrogacy. *Biodiversity Conservation* 16. p: 2965-2988.

Laurance, WF; Lovejoy, TE; Vasconcelos, HL; Bruna, EM; Didham, RK, Sotuffer, PC; Gascon, C; Bierregaard, RO; Laurance, SG y Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16 (3). p: 605-618.

Lawes, MJ; Brian, LCC; Boudreau, S. 2005. Area but no edge-effect on woody seedlings abundance and species richness in old Afromontane forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 16. p: 363-372.

Leigh, EG; Wright, SJ y Herre, EA. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7. p: 76-102.

MacArthur, R; Wilson, EO. 2001. *Island Biogeography Theory*. Princeton University Press. Chicago, EU.

Manger, WF. 1992. *Colonization on the Southern Frontier of Costa Rica: A Historical-Cultural Landscape*. Master of Forest Science Thesis. Memphis State University. 251 p.

Melbourne, BA; Davies, KF; Margules, CR; Lindemayer, DB; Saunders, DA; Wissel, C; Henle, K. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where to from here? *Biodiversity and Conservation* 13. p: 275-284.

Metcalf, CJE; Hampson, K y Koons, DN. 2007. What happens if density increases? Conservation implications of population influx into refuges. *Animal Conservation* 10. p: 487-486.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10 (2). p: 58-62.

Ramirez Rojas, JE; Mata Chinchilla, RA. 2003. *Caficultura de Coto Brus: Antecedentes, suelos y manejo del cultivo*. Instituto del Café de Costa Rica (ICAFFE). Centro de Investigaciones en Café (CICAFFE). San José, CR. 86 p. Primera edición.

Ruiz-Gutierrez, V; Gavin, TA; Dhont, AA. 2008. Habitat fragmentation lowers survival of a tropical forest bird. *Ecological Applications*, 18(4). p: 838–846.

SAS Institute Inc. 1997. JMP. 3.2.2.

Seamon, JO; Mann, SS; Steele, OC; Utzurrum, RCB. 2006. Conservation Value of Remnant Forest Patches: Tree Composition, Spatial Patterns, and Recruitment in the Otoville Lowland Forest, American Samoa. *Pacific Science* 60 (3). p: 319-332.

Shedlbauer, JL; Finegan, B; Kavanagh, KL. 2007. Rain Forest Structure at Forest-Pasture Edges in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 39 (5). p: 584-584.

Stouffer, PC; Bierregaard, RO; Strong, C. y Lovejoy, TE. 2006. Long-Term Landscape Change in Bird Abundance in Amazonian Rainforest Fragments. *Conservation Biology* 20 (4). p: 1212-1223.

Terborgh, J; Feeley, K; Silman, M; Nuñez, P. y Balukjian, B. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 94. p: 253-263.

Van Houtan, KS; Pimm, SL; Halley, JM, Bierregaard, RO y Lovejoy, TE. 2007. Dispersal of Amazonian birds in continuous and fragmented forests. *Ecology Letters* 10. p: 219-229.

ANEXOS

Anexo 1. Distribuciones diamétricas para los nueve sitios de estudio (seis fragmentos de bosques y tres sitios de control). El eje x representa la categoría diamétrica cada 10 cm de DAP, y el eje y representa el número de individuos por hectárea (N/ha).

