
Regeneración de *Dipteryx panamensis* en bosques bajo manejo forestal en el paisaje fragmentado del Noreste de Costa Rica.

Gamboa-Badilla, Nancy §; Arias-Le Claire, Harold δ

§ Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica; ngamboa@itcr.ac.cr

δ Escuela de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica; ariash@uned.ac.cr

Resumen

Se evaluó la regeneración de *Dipteryx panamensis* en dos fragmentos de bosque (Starke 344 ha y Rojomaca 117 ha) en la zona de Sarapiquí. *Dipteryx* es un árbol con valor comercial, posee sistema sexual hermafrodita, apareamiento autoincompatible, dispersado bióticamente y posiblemente vulnerable a la fragmentación. Los bosques de estudio han sido aprovechados y están bajo manejo forestal, inmersos en una matriz de usos múltiples de la tierra. En cada fragmento se ubicaron 8 árboles adultos (16 en total) de *Dipteryx* a más de 80 m de otro coespecífico reproductivo. Se midió diámetro (a 1,30 m del suelo) y altura total a cada árbol. Para evaluar la regeneración se establecieron en cada árbol cuatro parcelas no permanentes triangulares (40 m de altura y 16 m de base), hacia los puntos cardinales con el vértice opuesto a la base ubicado en el árbol progenitor. En las parcelas se contó la cantidad de regeneración (plántulas, brinzales, latizales bajos y latizales altos) y se realizaron mediciones de diámetro, altura y distancia al árbol progenitor. También, se midió pendiente, porcentaje de apertura de dosel y competencia interespecífica para cada árbol progenitor. El número promedio de propágulos por árbol fue similar entre los sitios (*ST*: 9,000±3,173; *RO*: 18,375±10,447; *F*=0,45; 1/15 *g.l.*; *p*>0,05). Se encontró que el diámetro del árbol progenitor (*Coef. Pearson*: 0,778, *n*=16, *p*<0,001) y la competencia interespecífica (*Coef. Pearson*: -0,540, *n*=16, *p*<0,05) se asocian con el número de propágulos por árbol. Los adultos evaluados en los fragmentos fueron muy similares en diámetro (*ST*: 84,888±6,184 cm, *RO*: 72,938±11,351 cm, *F*=2,78; 1/15 *g.l.*; *p*>0,05) y en índice de competencia (*ST*: 0,725±0,116; *RO*: 0,867±0,195; *F*=0,38; 1/15 *g.l.*; *p*>0,05), pero no en la altura total promedio (*ST*: 39,125±2,072 m; *RO*: 32,375±11,511 m; *F*=0,856; 1/15 *g.l.*; *p*<0,05). El número de propágulos no se asoció con los porcentajes de pendiente (*Coef. Pearson*: -0,117, *n*=64, *p*>0,05) ni con la cobertura del dosel (*Coef. Pearson*: -0,016, *n*=64, *p*>0,05), tampoco se encontraron correlaciones con el tamaño de la regeneración (diámetro y altura). Se encontraron diferencias entre sitios en altura (*ST*: 0,824±0,109 m; *RO*: 0,499±0,095 m; *F*=47,38; 1/218 *g.l.*; *p*<0,001) y diámetro de regeneración (*ST*: 0,593±0,052 cm; *RO*: 0,506±0,097 cm; *F*=85,36; 1/218 *g.l.*; *p*<0,001), al igual que distancia respecto al árbol parental (*ST*: 13,391±1,069 m; *RO*: 11,178±0,774 m; *F*=4,77; 1/218 *g.l.*; *p*<0,05). Se sugiere que la regeneración de *Dipteryx* en fragmentos bajo manejo forestal es influenciada por el diámetro del árbol progenitor y la competencia interespecífica. Pareciera que la dinámica de reclutamiento es determinada por factores de micrositio y microclima que actúan simultáneamente con procesos a escala de paisaje y variaciones en las poblaciones de dispersores y depredadores de semilla (especialmente *D. punctata*). Estos aspectos deben ser incluidos en las técnicas de manejo forestal de *Dipteryx* para la selección de individuos portadores remanentes, al igual que a escala de paisaje acciones para la conservación de las poblaciones de dispersores.

Palabras clave: Manejo forestal, Fragmentación del bosque, *Dipteryx panamensis*, regeneración, Bosque muy húmedo tropical, Estación Biológica La Selva, Costa Rica.

Introducción

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

Los patrones de reclutamiento a partir de semillas se podrían ver afectados por la fragmentación del bosque, debido a posibles alteraciones en los procesos de polinización, por efectos negativos en las poblaciones de los vectores de polen o bien por una reducción en las densidades y los tamaños poblacionales de los árboles. Igualmente, la dispersión de semillas puede ser afectada debido a la ausencia de dispersores, consecuencia de la pérdida de fauna o defaunación. En estos paisajes, el efecto de las condiciones imperantes en la matriz circundante, además de la alta abundancia de depredadores de semillas y herbívoros, como consecuencia de la ausencia de otras especies animales que controlen las poblaciones, podría disminuir la supervivencia de los propágulos y las plántulas de algunas especies arbóreas (Asquith *et al.* 1997 y 1999, Malcom 1997, Guariguata *et al.* 2000 y 2002, Wright *et al.* 2000, Nason 2002).

Estudios realizados por Guariguata *et al.* (2000 y 2002), han comprobado alteraciones en procesos ecológicos como la dispersión de semillas y la regeneración de algunas especies arbóreas, en especial aquellas que dependen de fauna para la diseminación de propágulos. Igualmente, Nason (2002), sugiere que las especies más susceptibles a la fragmentación y con mayores probabilidades de enfrentar problemas de regeneración son las especies de polinización cruzada, como las que poseen sistema de apareamiento autoincompatible (baja capacidad de autofecundarse) y las dioicas (individuos con sexos separados). En este sentido, el estudio de las interacciones planta-animal en los bosques húmedos tropicales ha servido para sugerir que la fragmentación podría tener efectos negativos en la regeneración de algunas especies de árboles aprovechados en el mercado forestal. Por lo tanto, el conocimiento que se posea acerca de la biología de las especies y las comunidades que comprenden los remanentes de bosque en un paisaje fragmentado, podrían contribuir con la sostenibilidad ecológica y económica del manejo forestal en parches de bosque (Terborgh 1992, Hammond *et al.* 1996, Guariguata *et al.* 2002).

De esta manera, resulta necesario estudiar la regeneración de algunas especies forestales vulnerables a la fragmentación en los bosques bajo manejo forestal inmersos en una matriz de usos múltiples de la tierra. Muchas de las especies arbóreas con valor en el mercado maderero y que se encuentran bajo manejo forestal o presentan presión por tala ilegal, son extraídas del bosque sin considerar su sistema de reproducción y dispersión. Es por esto que la conservación de estas especies en escenarios fragmentados es de gran interés. La presente investigación evaluó el proceso de regeneración de *Dipteryx panamensis* (especie arbórea dispersada bióticamente y con sistema reproductivo hermafrodita autoincompatible), en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal en la región de Sarapiquí.

Material y métodos

En la presente investigación se describe la regeneración de *Dipteryx panamensis* (en adelante *Dipteryx*) en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal (Starke y Rojomaca). Las evaluaciones fueron realizadas entre marzo del 2006 y febrero del 2008. Se analizaron variables como diámetro y altura de los árboles reproductivos, así como número, altura, diámetro y distancia de la regeneración al árbol progenitor. Paralelamente se evaluó un indicador de luminosidad en el sotobosque, la pendiente del terreno y la posible competencia a la cual estaba sometido el árbol reproductivo.

Especie de estudio

Dipteryx panamensis: denominada almendro, almendro de montaña o almendro amarillo, es endémica en Costa Rica, Panamá y Colombia, perteneciente a la familia Fabaceae y a la subfamilia Papilionoideae. Esta es una especie abundante y emergente en el dosel de los bosques en tierras bajas y planicies de la costa Atlántica de Costa Rica. Se presenta en los bosques húmedos tropicales, muy húmedos tropicales y húmedos premontanos, donde la altitud oscila entre 20 y 500 msnm, la temperatura media anual varía entre 24 y 30 °C y la precipitación anual es de 3500 a 5500 mm. La especie se desarrolla sobre suelos aluviales y arenosos; sin embargo, en ocasiones se ubica en regiones con suelos franco arcillosos y ácidos (Flores 1992, Holdridge *et al.* 1997, Clark *et al.* 1998, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003). *Dipteryx* es una especie que puede alcanzar alturas desde 15 hasta 50 m y diámetros entre 1,0 y 1,5 m, posee fuste recto, raíces basales y corteza lisa color pardo rojiza. Las flores hermafroditas son color lila y el fruto es una vaina comprimida lateralmente de forma ovada u obovada con una única semilla (Figura 1) (Flores 1992, Kress y Beach 1994, Holdridge *et al.* 1997, Chazdon *et al.* 2003, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003).

Dipteryx produce flores entre los meses de mayo y julio, la fructificación comienza a observarse a principios de julio y los frutos maduros caen al suelo entre noviembre y marzo. La especie depende de animales para su dispersión de semillas, los cuales son atraídos por el olor del fruto y el mesocarpo comestible, además de las reservas de almidón y lípidos que poseen las semillas (Flores 1992, Newstrom *et al.* 1994, Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003). En Costa Rica, según Estrada *et al.* (2005), esta especie es muy explotada por el sector maderero y presenta un área de extensión de 10173,8 km², de la cual el 3,8% está bajo alguna categoría de protección. El hábitat disponible para la especie se ha reducido en un 55%. La especie es catalogada como Vulnerable según UICN (2001).



Figura 1. Fuste, restos del fruto (mesocarpo petreo) y plántula de *Dipteryx panamensis* (Fotografías de Arias-LeClaire y Gamboa-Badilla 2007).

Área de estudio

El área de estudio se encuentra al Noreste de Costa Rica en el cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia), en la parte baja de la Vertiente del Caribe (coordenadas medias 10°29'23''N y 83°56'15''O). Según Holdridge (1967) presenta bosque muy húmedo tropical (bmh-T) y el bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-PV), con precipitación anual entre 4500 y 6500 mm, temperatura promedio anual de 25 °C y humedad entre 79% y 88% (CCT 1993, Municipalidad de Sarapiquí s.f.) (Figura 2).

Actualmente el uso de la tierra en Sarapiquí es dominado por áreas de plantaciones de banano, piña, tubérculos, palmito, ornamentales y forestales; parceleros con áreas dedicadas a la ganadería (lechera y de carne), asentamientos humanos dispersos, potreros, pastizales abandonados y parches de bosque natural aislados. Estos bosques en muchas ocasiones son manejados para la extracción de madera. Las plantaciones forestales se establecen en los pastizales. No obstante, la rentabilidad de estas actividades no es tan alta y propicia problemas como la tala ilegal, el avance de la frontera agrícola y el comercio de especies silvestres para el tráfico ilegal (Butterfield 1994, Sánchez-Azofeifa *et al.* 1999, Schelas y Sánchez-Azofeifa 2006).

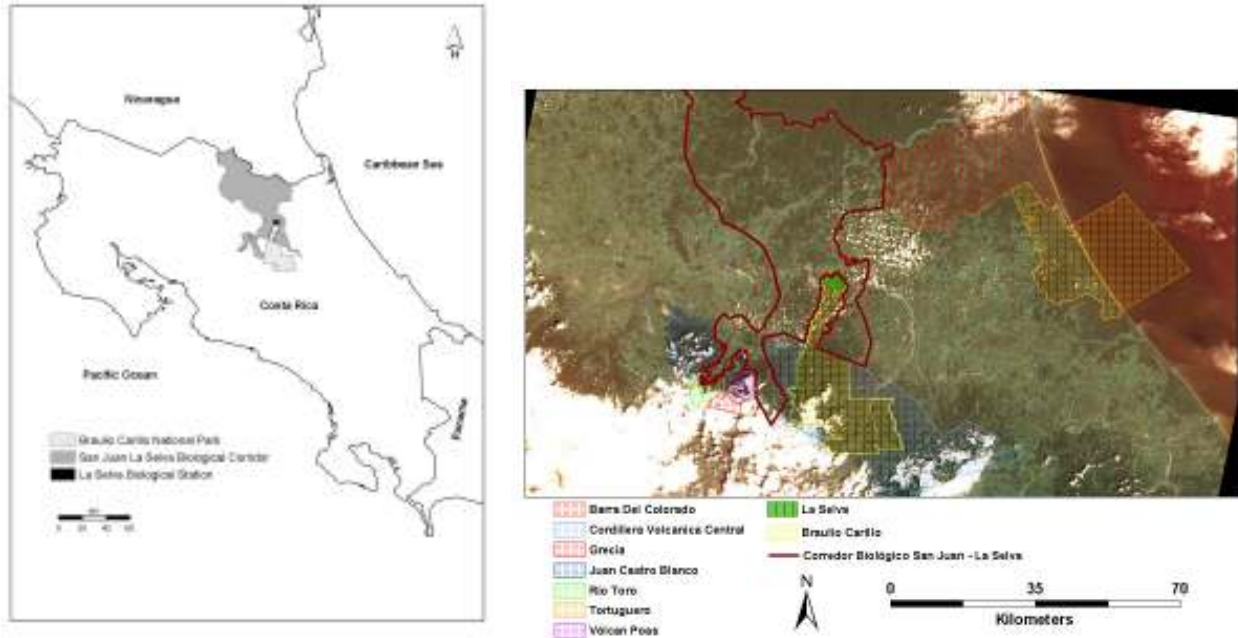
Dentro del área de estudio se evaluaron dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal. A continuación se describirán los sitios de estudio de esta investigación.

Sitios de estudio

Las actividades de manejo forestal y protección en estos bosques son conducidas por la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR); los dos parches evaluados (Starke y Rojomaca), fueron seleccionados por: a) tamaño de fragmento, b) conectividad y aislamiento, c) historia de uso de la tierra y estructura vegetal y d) ubicación y accesibilidad.

Starke: este fragmento de bosque de 344 ha se ubica en las coordenadas 536000-541000 y 269000-270000, limita al norte y al sur con plantaciones bananeras y potreros, al este con el Río Sucio y al oeste con el Río Sarapiquí y una carretera principal. Según Holdridge (1967), presenta bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-PV), con elevaciones entre 30 y 50 msnm. En 1997, se realizó un aprovechamiento forestal planificado mediante técnicas de bajo impacto (Arias-Le Claire 2000).

Rojomaca: este fragmento de bosque de 117 ha se ubica en las coordenadas 531000-535000 y 278000-281000, limita al norte, al este y al oeste con el Río Sardinal y al sur con el Río Sarapiquí, potreros y asentamiento humanos. Según Holdridge (1967), presenta bosque muy húmedo tropical (bmh-T), con elevaciones entre 20 y 40 msnm. El fragmento fue aprovechado forestalmente por última vez y de forma no planificada a inicios de la década de los 90's (Arias-Le Claire 2000, Guariguata *et al.* 2002).



a) b)
Figura 2. Ubicación del área de estudio en la zona de Sarapiquí, provincia de Heredia, al noreste de Costa Rica. a) Mapa de Costa Rica con una representación geográfica de la región de investigación, se visualiza en patrones de coloración el Parque Nacional Braulio Carrillo, la Estación Biológica La Selva y el Corredor Biológico San Juan-La Selva. b) Fotografía aérea de la zona de investigación, se delimitan las áreas protegidas de la región. Imágenes tomadas de la base de datos del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica de la Estación Biológica La Selva (www.oet.ac.cr/en/laselva/gis.shtml).

Cuadro 1. Características de los sitios de estudio en la región de Sarapiquí. Se indica el área, el año aproximado de la última intervención y la densidad de *Dipteryx panamensis*.

Sitio de estudio	Área total de bosque	Área de evaluación	Año aprox. última intervención	Densidad (n/ha)
Starke	344	80	1997	0,2150
Rojomaca	117	34	1990	0,4442

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

Recolección y análisis de información

La investigación evaluó la regeneración de *Dipteryx panamensis* en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal. En cada sitio, utilizando información de los planes de manejo forestal de FUNDECOR, se discriminaron, con un área de amortiguamiento de 40 m, todas las zonas cercanas a ríos, bajo influencia del efecto de borde, con posibilidad de anegación y apertura de dosel mayor a 80%. En las áreas resultantes se ubicaron 16 árboles adultos reproductivos (ocho en cada fragmento), todos con rastros de frutos y plántulas en sus alrededores y diámetro medido a 1,30 m del suelo mayor a 40 cm. Los árboles evaluados se encontraban a más de 80 m de distancia de tocones u otro coespecífico reproductivo. A cada individuo se le midió el diámetro a 1,30 m del suelo (con cinta diamétrica flexible de 10 m) y se aproximó su altura total (con hipsómetro Suunto de escalas de medición a 15 y 20 m). En cada árbol reproductivo se establecieron cuatro parcelas no permanentes con forma de triángulo isósceles de 40 m de altura y 16 m de base, con el vértice opuesto a la base en el árbol progenitor, cada una orientada hacia los puntos cardinales. Las cuatro parcelas triangulares evaluaron un 25% de la superficie de un círculo de 40 m de radio, que se espera forme la lluvia de semillas de cada árbol progenitor.

Este procedimiento de evaluación se fundamenta en el supuesto de que se espera con una mayor probabilidad encontrar regeneración perteneciente a un árbol reproductivo en un radio definido a su alrededor. El cual, para *Dipteryx* se estima en 40 m (Howe y Smallwood 1982, Augspurger 1984, Cintra y Horna 1997, Arias-Le Claire 2000). Igualmente, se asume que la regeneración (especialmente plántulas y brinzales) ocurrió posterior al proceso de aislamiento y fragmentación de los bosques evaluados (ver Harrington *et al.* 1997), que según Butterfield (1994) inició en la zona de estudio en la década de los años 50.

Dentro de las parcelas se realizaron recorridos en forma de zic zac, para ubicar e identificar las plántulas (semillas germinadas con cotiledones extendidos hasta 0,30 m de altura), brinzales (altura entre 0,30 m y 1,5 m), latizales bajos (altura mayor a 1,5 m y hasta 4,9 cm de diámetro medido a 1,30 m del suelo) y latizales altos (diámetro medido a 1,30 m del suelo entre 5 cm y 9,9 cm) de *Dipteryx* (categorías descritas por Zamora y Quirós 2000). Se contó el número de regeneración y a cada propágalo se le midió el diámetro (con pie de rey o vernier en el caso de plántulas y brinzales debajo de la cicatriz de los cotiledones o a un tercio de la altura del tallo, en el caso de latizales bajos y altos a una altura de 1,30 m del suelo), la altura (desde el suelo hasta la base de la última hoja) y la distancia en línea recta al árbol progenitor (estas dos últimas con cinta métrica).

En cada uno de los árboles progenitores y dentro de las parcelas triangulares, adicionalmente se midió el porcentaje de pendiente del terreno (una lectura con clinómetro, en el sentido de la altura de cada triángulo o parcela de muestreo, se obtuvieron cuatro datos para cada árbol progenitor) y el porcentaje de cobertura de dosel (con densiómetro esférico convexo-tipo A, se efectuaron dos mediciones a 20 m y 40m sobre la altura de cada triángulo de muestreo, para un total de ocho observaciones por árbol). En una parcela circular de 20 m de radio con centro en el árbol parental se midió el diámetro (a 1,30 m del suelo) y la distancia al árbol progenitor de todos los árboles con diámetro ≥ 20 cm. Esto para estimar la competencia interespecífica entre el árbol progenitor y los individuos cercanos; según la fórmula:

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

(modificado de Esquivel 2004)

I : indica la competencia a la que se encuentra sometido el iésimo árbol del área de medición.
 g_i : área basal del árbol en evaluación (dm^2).
 g_j : área basal del j-ésimo árbol que se encuentra en un radio de 20 m (dm^2).
 D_{ij} : distancia entre el árbol i y el árbol j (m).

Con los datos obtenidos se analizaron las posibles asociaciones entre las variables de la regeneración (número de propágulos, diámetro, altura y distancia al árbol progenitor) y las del árbol parental (diámetro medido a 1,3 m del suelo y altura total), igualmente se evaluaron con el objeto de establecer diferencias entre los fragmentos de bosque en estudio (Starke: *ST* y Rojomaca: *RO*). Los datos de porcentaje pendiente, porcentaje de cobertura del dosel y el índice de competencia interspecífico fueron utilizados para determinar posibles asociaciones con variables de la regeneración (diámetro, altura y distancia al árbol progenitor), así como potenciales diferencias entre fragmentos. Se estimó el nivel o tasas de regeneración post-fragmentación en cada bosque evaluado mediante la relación juveniles:adulto (número de propágulos/total de adultos evaluados por sitio), esto como indicador de la regeneración per capita de los árboles de *Dipteryx*. Los promedios calculados para las diversas variables se presentan con el error estándar (\pm SE) como medida de dispersión de los datos. Para el análisis de la información y las pruebas estadísticas aplicadas (todas con un nivel de significancia del 5%), se utilizó el paquete computacional analítico Statistix 9.0 ® (www.statistix.com 2008).

Resultados

En los bosques de estudio se evaluaron 16 árboles de *Dipteryx* (ocho en cada sitio), se contó un total de 72 propágulos (plántulas, brinzales y latizales) en el fragmento Starke y 147 en Rojomaca. El número promedio de propágulos por árbol en Starke fue de $9,000 \pm 3,173$ y en Rojomaca de $18,375 \pm 10,447$ (promedio \pm error estándar); estas diferencias no fueron significativas ($F=0,45$; $1/15$ g.l.; $p>0,05$). Los árboles de Starke presentaron en promedio un diámetro (medido a 1,3 m del suelo) de $84,888 \pm 6,184$ cm y en Rojomaca de $72,938 \pm 11,351$ cm, pero no se diferenciaron significativamente ($F=2,78$; $1/15$ g.l.; $p>0,05$). La altura promedio de los árboles progenitores varió significativamente entre los sitios (*ST*: $39,125 \pm 2,072$ m; *RO*: $32,375 \pm 11,511$ m; $F=0,856$; $1/15$ g.l.; $p<0,05$). El índice de competencia interespecífica por árbol reproductivo fue similar entre los sitios evaluados (*ST*: $0,725 \pm 0,116$; *RO*: $0,867 \pm 0,195$; $F=0,38$; $1/15$ g.l.; $p>0,05$). En general, se encontró que el número de regeneración por árbol se correlaciona con el diámetro del árbol progenitor (*Coefficiente de Pearson*:

0,778, n=16, p<0,001) y el índice de competencia (*Coefficiente de Pearson*: -0,540, n=16, p<0,05), pero no se encontró correlación con la altura total del árbol parental (*Coefficiente de Pearson*: 0,271, n=16, p>0,05).

La regeneración de *Dipteryx* en Starke presentó un diámetro promedio de 0,593±0,052 cm y en Rojomaca de 0,506±0,097 cm, valores que mostraron diferencias significativas (F=85,36; 1/218 g.l.; p<0,001). En el caso de la altura de la regeneración también se encontraron diferencias significativas entre los sitios (ST: 0,824±0,109 m; RO: 0,499±0,095 m; F=47,38; 1/218 g.l.; p<0,001). Igualmente, la distancia promedio en la que se encontró la regeneración en relación con el árbol progenitor fue mayor en Starke que en Rojomaca (ST: 13,391±1,069 m; RO: 11,178±0,774 m; F=4,77; 1/218 g.l.; p<0,05). En las variables de la regeneración diámetro, altura y distancia respecto al árbol progenitor, se encontró una correlación con el diámetro del árbol adulto reproductivo. Igualmente, el diámetro de los propágulos se correlacionó con la distancia a la cual se encontraron dentro de las parcelas triangulares de regeneración. No se encontró ninguna correlación entre la altura total del árbol progenitor y el diámetro y la altura de la regeneración, pero sí con la distancia respecto al árbol parental. La correlación entre la distancia al árbol progenitor y la altura de la regeneración presentó un valor de significancia marginal, pero fue significativa con el diámetro de la regeneración (ver Cuadro 2).

Al agrupar la regeneración de *Dipteryx* por categorías de plántula (altura<0,30 m), brinzal (0,30 m <altura< 1,50 m) y latizal (altura>1,50 m), se encontró en el bosque de Starke un total de 20 plántulas, 40 brinzales y 12 latizales; mientras que en Rojomaca se encontraron 108 plántulas, 34 brinzales y 5 latizales. Starke presentó un promedio de 2,500±0,945 plántulas por árbol, 5,000±1,592 brinzales por árbol y 1,500±1,086 latizales por árbol. En Rojomaca el número promedio de propágulos por árbol fue de 13,500±10,114 plántulas, 4,250±1,176 brinzales y 0,625±0,375 latizales. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el número de propágulos por árbol al comparar las categorías (F=1,360; 2/47 g.l.; p>0,05), los sitios (F=0,79; 1/47 g.l.; p>0,05) y el factor de combinación sitio y categoría (F=1,260; 2/47 g.l.; p>0,05).

Cuadro 2. Coeficientes de Correlación de Pearson y valores de significancia (p) para variables de la regeneración de *Dipteryx* (diámetro, altura y distancia respecto al árbol progenitor, n=219) y del árbol reproductivo (diámetro a 1,30m del suelo y altura total) de la misma especie en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal al Noreste de Costa Rica.

		Diámetro del árbol progenitor(a)	Altura del árbol progenitor(b)	Distancia de la regeneración respecto al árbol progenitor(c)
Diámetro (cm) de la regeneración	Coef. Pearson(d)	-0,204	-0,112	0,195
	p(e)	0,002**	0,098	0,004**
Altura (m) de la regeneración	Coef. Pearson	-0,202	-0,007	0,126
	p	0,003**	0,920	0,063·
Distancia (m) de la regeneración respecto al árbol progenitor	Coef. Pearson	-0,256	-0,194	--
	p	0,000***	0,004**	--

(a) diámetro en centímetros medido a 1,30 m del suelo.

(b) altura total estimada en metros

(c) Distancia medida en metros dentro de las parcelas triangulares.

(d) Coeficiente de Correlación de Pearson

(e) p≈0,05:· ; p<0,05:·* ; p<0,01:·** ; p<0,001:·***

Al analizar la distancia con respecto al árbol progenitor y las categorías de regeneración de *Dipteryx* en el fragmento de bosque Starke, se encontró que las plántulas se ubicaban en promedio a 12,926±1,766 m del árbol reproductivo, los brinzales a 14,590±1,373 m y los latizales a 10,605±3,451 m. En Rojomaca el promedio de distancias respecto al adulto reproductivo para las plántulas fue de 9,501±0,743 m, para los brinzales de 15,658±2,059 m y para los latizales de 16,782±5,373 m. No se encontraron diferencias en la distancia de los propágulos respecto al árbol progenitor entre los sitios (F=0,06; 1/218 g.l.; p>0,05), pero sí entre las categorías (F=5,63; 2/218 g.l.; p<0,01).

La regeneración de *Dipteryx* presentó en Starke un promedio de $4,594 \pm 1,766$ propágulos por parcela triangular y en Rojomaca el promedio fue de $2,250 \pm 0,502$. Estos valores no presentaron diferencias significativas ($F=1,71$; $1/63$ g.l.; $p>0,05$), igualmente no se encontraron diferencias al analizar los valores promedio de propágulos para cada triángulo de muestreo ($F=0,70$; $3/63$ g.l.; $p>0,05$), ni evaluando el factor de combinación triángulo de muestreo por sitio de estudio ($F=0,60$; $3/63$ g.l.; $p>0,05$).

Los valores de cobertura de dosel (porcentaje) en las parcelas triangulares se analizaron para las mediciones realizadas a 20 m del árbol progenitor. En Starke se presentó un promedio de $87,812 \pm 0,702$ % de cobertura y en Rojomaca $84,441 \pm 1,046$ % de cobertura, estos valores presentaron diferencias significativas ($F=5,20$; $1/63$ g.l.; $p<0,05$). La pendiente del terreno (%) en los triángulos de muestreo no presentó diferencias significativas entre los bosques evaluados ($ST: 1,094 \pm 0,937$; $RO: -1,656 \pm 1,718$; $F=1,83$; $1/63$ g.l.; $p>0,05$). No se encontró ninguna asociación de variables al correlacionar el número de propágulos de *Dipteryx* en las parcelas triangulares con el porcentaje de pendiente del terreno (*Coficiente de Pearson*: $-0,117$, $n=64$, $p>0,05$), ni con el porcentaje de cobertura de dosel medido en las parcelas triangulares a los 20 m del árbol progenitor (*Coficiente de Pearson*: $-0,016$, $n=64$, $p>0,05$). De igual forma, no se encontró correlación alguna entre porcentaje de pendiente del terreno y porcentaje de cobertura de dosel medido en las parcelas triangulares (*Coficiente de Pearson*: $-0,092$, $n=64$, $p>0,05$). En las variables de la regeneración diámetro, altura y distancia respecto al árbol progenitor, no se encontró correlación con las variables asociadas a las parcelas triangulares de muestreo (porcentaje de pendiente del terreno y porcentaje de cobertura del dosel a 20 m del árbol reproductivo). No obstante, la correlación entre la altura de la regeneración y el porcentaje de cobertura del dosel en las parcela, medido a 20 m del árbol progenitor, presentó un valor de significancia marginal (ver Cuadro 3).

Cuadro 3. Coeficientes de Correlación de Pearson y valores de significancia (p) para variables de la regeneración de *Dipteryx* (diámetro, altura y distancia respecto al árbol progenitor, $n=219$) y variables asociadas a las parcelas triangulares de muestreo (porcentaje de pendiente del terreno y porcentaje de cobertura del dosel a 20 m del árbol reproductivo) en dos fragmentos de bosque bajo manejo forestal al Noreste de Costa Rica.

		Porcentaje de pendiente del terreno(a)	Cobertura del dosel(b)
Diámetro (cm) de la regeneración	Coef. Pearson(c)	0,0450	-0,0703
	p(d)	0,5072	0,3005
Altura (m) de la regeneración	Coef. Pearson	0,0570	-0,1316
	p	0,4010	0,0518
Distancia (m) de la regeneración respecto al árbol progenitor	Coef. Pearson	-0,0470	-0,0369
	p	0,4894	0,5870

(a) porcentaje evaluado en las parcelas de muestreo sobre la altura del triángulo.

(b) mediciones realizadas con densiometro esférico en las parcelas triangulares a 20 m del árbol adulto.

(c) Coeficiente de Correlación de Pearson

(d) $p \approx 0,05$; \cdot ; $p < 0,05$; $*$; $p < 0,01$; $**$; $p < 0,001$; $***$

Finalmente la proporción juvenil:adulto o regeneración per capita para los árboles de *Dipteryx* evaluados (determinada por la relación número de propágulos/total de adultos evaluados por sitio), fue en el bosque de Starke de 9,000 propágulos por cada árbol adulto y en Rojomaca de 18,375.

Discusión

El número de propágulos por árbol de *Dipteryx* en los bosques de estudio fue similar. Pareciera que esta variable no difiere mayormente según las condiciones presentes en Starke y Rojomaca. Igualmente, al agrupar los propágulos de *Dipteryx* por categorías de regeneración (plántula, altura < 0,30 m; brinzal, 0,30 m < altura < 1,50 m y latizal, altura > 1,50 m), el número de estas clases por árbol reproductivo fue similar entre los bosques de estudio. No obstante, la proporción juvenil:adulto o regeneración per capita para los árboles de *Dipteryx* evaluados fue mayor en el bosque de Starke en comparación con Rojomaca.

Los árboles adultos evaluados en estos dos fragmentos de bosque fueron muy similares en diámetro (medido a 1,3 m del suelo) y en índice de competencia, pero la altura total promedio en Starke fue mayor que en Rojomaca. Los resultados sugieren que, en general, el número de regeneración bajo los árboles de *Dipteryx* se relaciona con el diámetro del individuo reproductivo y con la competencia que sufre. Un aumento en el diámetro del adulto reproductivo se asocia con un incremento en la regeneración y aumentos en el índice de competencia producen una disminución en el número de propágulos por árbol. Sin embargo, la altura total de los árboles aparentemente no tiene una influencia con esta variable.

El proceso de renovación de los bosques no se desarrolla de manera uniforme y simultánea, sino que ocurre a manera de parches o grupos y en diferentes partes de un fragmento. Por este motivo, es probable que las variaciones en el número de propágulos de *Dipteryx* respondan a cambios en las condiciones microclimáticas, a los efectos producto de la competencia interespecífica y a factores de sitio a escala de paisaje. Por ejemplo, la luz, la humedad, los nutrientes en el suelo y la temperatura en rangos propicios pueden determinar el establecimiento de la regeneración a escala de micrositio. Otros factores que influyen en la regeneración de una especie, tales como la herbivoría y la dispersión de semillas, podrían alterarse en respuesta a variaciones en el paisaje como son el efecto de borde o la defaunación. No obstante, el mismo proceso de fragmentación y la incidencia de los deslizamientos de tierra, los huracanes y la caída de árboles modifican las condiciones a escala de microclima y por ende son determinantes en la dinámica de los bosques (Clark y Clark 1987a, Lamprecht 1990, Clark y Clark 1992, Bazzaz 1991, Murcia 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Kapos *et al.* 1997, Laurance 1997, Turton y Freiburger 1997, Whitmore 1998, Ramírez 2000, Forero 2001, Brokaw 2002, Kattan 2002, Bennett 2004). En contraste, los resultados obtenidos en las evaluaciones de regeneración de *Dipteryx* en Starke y Rojomaca, sugieren que los porcentajes de pendiente del terreno y cobertura del dosel en las parcelas triangulares de muestreo no se asocian con el número de propágulos ni con las variables de tamaño de la regeneración (diámetro y altura).

Es probable que la diversidad y la disponibilidad de ambientes con diversas condiciones para la regeneración permitan que las plántulas y brinzales de muchas especies de estratos superiores del bosque, como *Dipteryx*, crezcan en micrositios bajo el dosel, en ambientes con una alta incidencia de luz lateral. En general, las plántulas no logran sobrevivir en sitios demasiado oscuros; sin embargo, persisten por períodos prolongados con poca luz, aunque su crecimiento es suprimido o retardado hasta que no se presenten condiciones de alta radiación. En algunos casos, si la supresión es extremadamente prolongada, las plántulas y brinzales logran sobrevivir sin crecer, pero después de estar suprimidas no son capaces de desarrollarse aún cuando se presenten condiciones de alta luminosidad. Estas plántulas están fisiológicamente activas pero no ecológicamente, debido a que requirieron de un claro en alguna etapa anterior en su desarrollo (Clark y Clark 1985, 1987 a y b, Fetcher *et al.* 1987, Clark y Clark 1992, Guariguata 1998, Whitmore 1998, Hogan y Machado 2002).

Por otra parte, los resultados asociados a las dimensiones de la regeneración de *Dipteryx* en ambos bosques bajo manejo forestal sugieren que los propágulos de Starke podrían tener un mayor crecimiento que en Rojomaca. Los diámetros y las alturas de la regeneración en Starke fueron mayores que en Rojomaca. Igualmente, la distancia a la que se encontró regeneración en relación con el árbol parental fue mayor en Starke. Estas variaciones en las dimensiones de los propágulos se podrían explicar debido a las diferencias en porcentajes de cobertura de dosel encontradas en los bosques de estudio, aunque este factor no se asoció con las variables de la regeneración. Por otro lado, estas diferencias de tamaño y posiblemente crecimiento, se podrían relacionar con la historia y las técnicas de manejo forestal aplicadas en el momento de la explotación en cada uno de los fragmentos de bosque. Cabe destacar que el bosque Starke fue intervenido mediante un aprovechamiento planificado, en contraste con Rojomaca, que fue explotado mediante técnicas selectivas no planificadas. Paralelamente, el tiempo transcurrido posteriormente a la intervención forestal en estos bosques podría influir en las diferencias de tamaño observadas. El fragmento de bosque Starke fue aprovechado hace aproximadamente 10 años, mientras que Rojomaca fue intervenido casi 20 años atrás (Arias-Le Claire 2000).

Adicionalmente, se debe considerar que *Dipteryx* es capaz de germinar, establecerse y sobrevivir bajo dosel de bosque maduro; no obstante, las condiciones que requiere la semilla para germinar difieren de las que necesita la plántula para crecer. En el sotobosque, la regeneración de esta especie presenta un incremento en crecimiento como respuesta a los aumentos de luz lateral, mientras que en bosque primario con luz directa (en claros por ejemplo) el crecimiento es mucho mayor. Se menciona que si las condiciones lumínicas no son adecuadas, la misma entra en un estado de latencia que puede durar 2 ó 3 años si la luz no es apropiada (Flores 1992). Estas características podrían influir de manera importante en los patrones de crecimiento de la regeneración en bosques bajo manejo forestal y explicar las diferencias en dimensiones observadas en esta investigación.

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

En resumen, se sugiere que la regeneración de *Dipteryx panamensis* en fragmentos de bosque bajo manejo forestal es influenciada por el diámetro del árbol progenitor y la competencia interespecífica que este sufre. Igualmente, pareciera que la dinámica de reclutamiento de *Dipteryx* es determinada por factores de micrositio y microclima (como luz, temperatura, humedad, nutrientes del suelo, entre otros), que actúan simultáneamente con procesos a escala de paisaje y variaciones en las poblaciones de dispersores y depredadores de semilla (especialmente *D. punctata*). Las técnicas de manejo forestal de *Dipteryx* en fragmentos de bosque deben considerar, en los criterios de selección de los individuos portadores remanentes, aspectos como la competencia interespecífica y micrositios aptos para la regeneración. Paralelamente, las estrategias de manejo forestal de *Dipteryx* a escala de paisaje deberían incluir acciones en el ámbito de los fragmentos de bosque para la conservación de las poblaciones de dispersores.

Referencias

- Arias-Le Claire, H. 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. Tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 69 p.
- Asquith, N.M.; Terborgh, J.; Arnold, A.E.; Riveros, M. 1999. The fruits the agoutilate: Hymenea courbaril seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15:229-235.
- Asquith, N.M.; Wright, S.J.; Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical Forests?. *Evidence from Panama. Ecology* 78 (3): 941-946.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distances, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65 (6): 1705-1712.
- Bazzaz, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M. (Eds) *Rain forest regeneration and management. Volumen 6. Unesco. New Jersey, USA.* 91-118.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12(2):380-389
- Benítez-Malvido, J.; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17(2): 389-400.
- Bennett, A. 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, SZ. IUCN. 254 p.
- Bennett, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Trad. Blanch, J.M. IUCN. San José. 276 p.
- Bonaccorso, F.J.; Glanz, W.E.; Sanford, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Revista de Biología Tropical* 28 (1): 61-72.
- Brokaw, N. 2002. Recuadro 22.1 : La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical. In Guariguata, M.; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica.* 564-565 pp.

- Butterfield, R. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. In: McDade, L.; Bawa, K.; Hespdenheide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 317-328.
- CCT. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica. Según clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Escala 1:200 000, Proyección Lambert Norte. IGN, MOPT, San José, Costa Rica.
- Chazdon, R.; Careaga, S.; Webb, C.; Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological monographs* 73: 331-347.
- Cintra, R.; Horna, V. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 257-277.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3): 315-344.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66(6): 1884-1892.
- Clark, D.; Clark, D. 1987a. Análisis de regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos técnicos y prácticos. *Revista Biotrópica* 35: 41-54.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1987b. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19(3): 236-244.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rainforest. *Journal of Ecology* 86: 101-112
- Coley, P.D.; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annuals Reviews in Ecological Systematics* 27: 305-335.
- De Steven, D.; Putz F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4 (4): 444-447.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a cause of possible consequences of contemporary defaunation. In: Price, P.W.; Lewinshon, T.M.; Fernandes, G.W.; Benson, W.W. eds. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical Temperate Regions*. New York. WILEY. p. 273-287.
- Esquivel, E. 2004. Aplicación de un índice de competencia según la tolerancia de especies arbóreas de bosque húmedo tropical de Costa Rica y su relación con el incremento diamétrico. Tesis de licenciatura, UNED, San José, Costa Rica. 80 p.
- Estrada, A.; Rodríguez, A.; Sánchez, J. 2005. Evaluación y categorización del estado de la conservación de plantas en Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica. INBio. SINAC. 228 pp.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S.; Rojas, G.; Strain, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl. 1): 97-110.
- Flores, E.M. 1992. *Dipteryx panamensis*. Árboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 1 (1): 1-22.
- Flores-Vindas, E.; Obando-Vargas, G. 2003. *Dipteryx panamensis*. Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago. 324-331 p.
- Forero, A. 2001. Efectos de borde en la vegetación de remanentes de bosque muy húmedo tropical. Tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Guariguata, M. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Serie Técnica. Informe Técnico/CATIE n° 304. Turrialba, CR. CATIE. 27 p.
- Guariguata, M.; Arias-Le Claire, H.; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34(3): 405-415.
- Guariguata, M.; Rosales, A.; Finegan, B. 2000. Seed removal and seed fate in two selectively logged forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4): 1046-1054.
- Groom, M. J. ; Meffe, G.; Carroll, C. 2006. *Principles of Conservation Biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, U.S.A. 793 p.
- Hammnod, D.; Gourellet-Fleury, S.; Van der Hout, P.; ter Steege, H.; Brown, V. 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal modes, seeds size and taxonomic affinity to tropical rainforest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-16.
- Harrinton, G. N. ; Irvine, A. K. ; Crome, F. H. ; Moore, L. A. 1997. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments : A study of higher-order interactions In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. 292-303 pp.
- Hogan, K. ; Machado, J. 2002. La luz solar : consecuencias biológicas y medición. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 119-143 pp.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L. R., Poveda, L., Jimenez, Q. 1997. *Árboles de Costa Rica*. Volumen 1. 2 ed. CCT, San José, Costa Rica. 522 p.
- Howe, F. H.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

- Kapos, V.; Wandelli, E.; Camargo, J.; Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. p. 33-44.
- Kattan, G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. In Guariguata, M. ; Kattan, G. (Eds) Ecología y conservación de bosques neotropicales. 1era Ed. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Cartago, Costa Rica. 561-590 pp.
- Kress, W.; Beach, J. 1994. Flowering plant reproductive systems. In McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. US. Chicago. 161-182 p.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas-posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Trad por Carrillo, A. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Rossdorf, Alemania. 335 p.
- Laurance, W. 1997. Introduction. Section II. Physical processes and edge effects. In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. 29-31 pp.
- Laurance, W; Bierregaard, R. eds. 1997. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. 616 p.
- Laurance, W.; Ferreira, L.; Rankin-de Merona, J.; Laurance, S.; Hutchings, R.; Lovejoy, T. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. Conservation Biology 12(2): 460-464.
- Malcolm, J. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. 207-221 p.
- Municipalidad de Sarapiquí. S.f. Plan operacional del cantón de Sarapiquí. Heredia, Costa Rica.
- Murawshy, D.A.; Hamrick, J.L. 1991. The effect of the density of flowering individuals and the mating systems of nine tropical tree species. Hereditas 67: 167-174.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution 10(2): 58-62.
- Nason, J. 2002. La estructura genética de las poblaciones de árboles. Capítulo 13. 299-327. In: Guariguata, M.; Kattan, G. (edit). Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Edit. Libro Universitario Regional-LUR, EULAC-GTZ. San José, Costa Rica.
- Newstrom, L.E. ; Frankie, G. ; Baker, H. ; Colwell, R. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In McDade, L. ; Bawa, K. ; Hespeneide, H. ; Hartshorn (Eds) La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest. Hicogo, USA. 142-160 p.
- Ramírez, E. 2000. Estudio de la regeneración natural en bosques intervenidos, la Vigen, Sarapiquí, sector Boca Tapada, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. ITCR. Cartago, Costa Rica. 118 p.
- Sánchez-Azofeifa, Quesada-Mateo C.; Gonzales-Quesada, P.; Dayanandan, S.; Bawa, K. 1999. Protected areas and conservation of biodiversity in the tropics. Conservation Biology 13: 407-411.
- Saunders, D.; Hobbs, R.; Margules, C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conservation Biology 5(1): 18-32.
- Schelhas, J.; Sánchez-Azofeifa, A. 2006. Post-frontier forest change adjacent to Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. Human Ecology.
- Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). 1996. Forest patches in tropical landscapes. US. Island. 426 p.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. Biotropica 24(2b): 283-292.
- Turton, S. M. ; Freiburger, H.J. 1997. Edge and aspects effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, Northeast Australia. In Laurance, W.; Bierregaard, R. (Eds) Tropical Forest Remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press. USA. 45-54 pp.
- Whitmore, T. C. 1998. An introduction to Tropical rain forest. 2 ed. Oxford. US. 282 p.
- Wright, S.J.; Zeballos, H.; Domínguez, I.; Gallardo, M.M.; Moreno, M.; Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal and seed predation in a Neotropical forest. Conservation Biology 14(1): 227-239.
- Zamora, J.; Quirós, D. (compil). 2000. Terminología forestal de uso común en Centroamérica. Manejo Forestal Tropical N° 14. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 8 p.

Ponencia presentada en:

V Simposio Internacional sobre Manejo Sostenible de los Recursos Forestales. SIMFOR. 26 al 28 de abril del 2008

Universidad de Pinar del Río "Hnos. Saiz Montes de Oca"