

UNIVERSIDAD NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA TIERRA Y EL MAR
ESCUELA DE CIENCIAS AMBIENTALES

**DIVERSIDAD FLORÍSTICA Y FUNCIONAL EN TRES TIPOS DE
FORMACIONES VEGETALES DE BOSQUE MUY HÚMEDO TROPICAL,
PENÍNSULA DE OSA, COSTA RICA**

Tesis para optar al grado de Licenciatura en
Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal

Presentada por:
Alejandro Jiménez Fonseca

Heredia, Costa Rica

Agosto, 2019

Hoja miembros del tribunal

Tesis de Grado presentada a la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal.

Tribunal examinador

Decano de la Facultad de Ciencias
de la Tierra y el Mar.

Representante de la dirección de la
Escuela de Ciencias Ambientales.

M. Sc. Albert Morera Beita
Tutor de tesis

M.Sc. Carola Scholz
Lectora de tesis

Dr. Manuel Spínola Parrallada
Lector de tesis

Alejandro Jiménez Fonseca
Estudiante

Fecha:

Resumen

Los bosques naturales tropicales se caracterizan por su gran compleja dinámica, alta biodiversidad y cambios ecosistémicos, es por ello que ha surgido nuevas estrategias y enfoques de investigación como la diversidad funcional. La presente investigación tiene como objetivo evaluar la composición florística, estructural y funcional de tres tipos de formaciones vegetales, como herramientas de manejo y conservación de los bosques naturales. Los tipos de formaciones vegetales estudiados corresponden a bosque primario de cima (BPC), bosque primario de ladera (BPL) y bosque primario de influencia hídrica (BPIH) en el sector de Agua Buena, Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa. Se trabajó en parcelas permanentes de muestreo de 10000 m² (1 ha), donde se identificó y se midió el diámetro (DAP) y altura de todos los individuos con un DAP igual o superior a 10 cm. Se evaluaron rasgos funcionales de aquellas especies que presentaron 5 o más individuos en cada bosque para el análisis de diversidad funcional. Desde el punto de vista taxonómico, las familias con más riqueza de especies son Fabaceae, Moraceae, Rubiaceae y Lauraceae. Los índices de diversidad florística indican que existe una alta heterogeneidad en los tres tipos de formaciones estudiados. La distribución de los árboles por clase de diámetro muestra la forma de “J” invertida, donde se acumula la mayor cantidad de árboles en las primeras clases, mostrando un equilibrio estructural en el ecosistema. Este comportamiento es similar a la comparación de estratos verticales, donde la concentración de los árboles se localiza en los pisos bajo y medio. De acuerdo con el análisis multivariado, se identificaron 3 Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) en cada bosque y a nivel general. Destaca *Garcinia magnifolia* como la especie con el valor más alto del rasgo fuerza tensil foliar, y *Apeiba tibourbou* con el mayor contenido de nitrógeno foliar. Los índices de diversidad funcional muestran una alta diversidad funcional en los ecosistemas, debido a la alta riqueza y diversidad florística presente en este sitio. Las especies heliófitas durables dominan los bosques estudiados, seguido de las esciófitas y heliófitas efímeras, demostrando la poca perturbación que ha sufrido el sitio de estudio. La clasificación por medio de TFPs y grupos ecológicos funcionales permite entender mejor el funcionamiento ecosistémico y dinámica de los bosques naturales, información importante para mejorar la toma de decisiones desde la óptica de manejo forestal.

Palabras clave: diversidad florística, diversidad funcional, funciones ecosistémicas, manejo forestal.

Dedicatoria

A las dos personas más especiales en mi vida:

 Mi madre y mi hija.

Agradecimiento

A Dios, por darnos la oportunidad de ser parte del gran aprendizaje que es la vida.

Al Laboratorio de Dinámica y Restauración de Ecosistemas, especialmente al coordinador Albert Morera Beita, por la confianza y la oportunidad de realizar esta investigación.

A los lectores, Manolo y Carola por dedicar su tiempo a la revisión de la tesis.

A mi familia, en especial a mi madre por el sacrificio realizado a través del tiempo para lograr nuestras metas y alcances profesionales.

A la Escuela de Ciencias Ambientales (EDECA) por la formación académica brindada y llegar a cumplir esta meta profesional.

A los estudiantes, compañeros y amigos que formaron parte de este proceso. Principalmente a Damián, Wouter, José y Javier por la ayuda brindada en el trabajo de campo.

Índice general

I.	INTRODUCCIÓN	11
II.	JUSTIFICACIÓN.....	12
III.	OBJETIVOS.....	14
	3.1. Objetivo general	14
	3.2. Objetivos específicos.....	14
IV.	MARCO TEÓRICO.....	15
	4.1. Diversidad florística y estructural en de Bosques Tropicales.....	15
	4.2. Manejo forestal con enfoque de diversidad funcional.....	15
	4.3. Tipos Funcionales de Plantas (TFPs)	17
	4.4. Grupos ecológicos funcionales.....	19
V.	MARCO METODOLÓGICO.....	20
	5.1. Descripción del área de estudio.....	20
	5.2. Tipos de formaciones vegetales.....	22
	5.3. Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM).....	23
	5.5. Caracterización estructural	25
	5.6. Determinación y medición de rasgos funcionales	27
	5.7. Selección de especies.....	27
	5.8. Recolección de datos	28

5.9. Diversidad funcional.....	29
5.10. Grupos ecológicos funcionales	30
VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	31
6.1. Composición y diversidad florística.....	31
6.1.1. Riqueza florística.....	31
6.1.2. Índices de diversidad florística	32
6.1.3. Índice de Valor de Importancia (IVI)	33
6.2. Caracterización estructural	35
6.2.1. Estructura horizontal.....	35
6.2.2. Estructura vertical.....	39
6.3. Diversidad funcional.....	41
6.3.1. Rasgos funcionales	41
6.3.2. Tipos Funcionales de Plantas	43
6.3.3. Índices de diversidad funcional	53
6.4. Grupos ecológicos funcionales.....	55
6.5. Diversidad Funcional en el Manejo Forestal.....	57
VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	59
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	61
VIII. APÉNDICES	69

Índice de cuadros

Cuadro 1. Delimitación de las PPM (1 ha) y subparcelas (100 m ²) en tres bosques primarios de la Península de Osa, 2013.	23
Cuadro 2. Plantilla para el levantamiento de la información en el trabajo de campo, Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	24
Cuadro 3. Rasgos evaluados en tres formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa.	27
Cuadro 4. Plantilla de campo para la recolección de muestras de los rasgos funcionales, Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	29
Cuadro 5. Índices de diversidad de Shannon (H') y Simpson (D) para tres tipos de formaciones vegetales evaluados en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	33
Cuadro 6. Valores descriptivos de los rasgos funcionales para las 22 especies evaluadas en el bosque de cima (BPC), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica..	42
Cuadro 7. Valores descriptivos de los rasgos funcionales para las 21 especies evaluadas en un bosque de ladera (BPL), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	42
Cuadro 8. Valores descriptivos de los rasgos funcionales para las 25 especies evaluadas en un bosque de influencia hídrica (BPIH), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	43
Cuadro 9. Especies agrupadas por TFP en tres bosques evaluados en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	50
Cuadro 10. Índices de diversidad funcional estimados para tres tipos de formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	55

Índice de figuras

Figura 1. Esquema de conceptualización ecología funcional de plantas.	16
Figura 2. Ubicación geográfica del sitio de estudio, Península de Osa.	21
Figura 3. Familias más abundantes en tres bosques en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	32
Figura 4. Especies con mayor peso ecológico en tres tipos de formaciones vegetales en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	35
Figura 5. Distribución diamétrica del número de individuos para tres tipos de formaciones vegetales en Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.	37
Figura 6. Área basal promedio por clase diamétrica para tres tipos de formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.	39
Figura 7. Número de individuos según estrato de altura para tres tipos de formaciones vegetales en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.	40
Figura 8. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C para un bosque de cima en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	45
Figura 9. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en el bosque de cima y la relación con las variables evaluadas.	45
Figura 10. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C para un bosque de ladera en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	46

Figura 11. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en el bosque de ladera y la relación con las variables evaluadas.	47
Figura 12. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C para un bosque de influencia hídrica en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.	48
Figura 13. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en el bosque de influencia hídrica y la relación con las variables evaluadas.....	49
Figura 14. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C en tres bosques evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	52
Figura 15. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en los tres bosques estudiados y la relación con las variables evaluadas.....	53
Figura 16. Número de individuos según grupo ecológico funcional para tres tipos de formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.	56

Índice de apéndices

Apéndice 1. Lista de especies registradas en el bosque de cima (BPC), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	69
Apéndice 2. Lista de especies registradas en el bosque de ladera (BPL), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	72
Apéndice 3. Lista de especies registradas en el bosque de influencia hídrica (BPIH), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.....	75

I. INTRODUCCIÓN

Los bosques naturales tropicales se caracterizan por su gran complejidad dinámica, alta biodiversidad y cambios ecosistémicos debido a su degradación (Salgado 2007; Fernández 2007). La riqueza y diversidad florística de los bosques depende de los agentes biológicos, comportamiento de las especies, disponibilidad de iluminación, silvicultura, disponibilidad de semillas, grado de fragmentación, plagas o enfermedades, actividades antropogénicas y la edad de sucesión del bosque (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza [CATIE], 2001).

Debido a que estas características son cada vez más variables producto de la perturbación y de las variantes ambientales, es que se ha generado múltiples respuestas por parte de las especies vegetales. Por tanto, han surgido nuevas formas de estudiar la biodiversidad, con un enfoque donde no solamente se tome en consideración la cantidad y distribución de las especies, sino también su entorno con el ecosistema y los servicios ecológicos que este ofrece a la sociedad (López, González, Díaz, Castro, y Llorente, 2007). Es decir, se debe complementar la información de riqueza y diversidad florística con la variedad de funciones que cumplen las especies en los ecosistemas (*diversidad funcional*). La diversidad florística permite conocer el número y abundancia de las especies en un sitio, mientras que la diversidad funcional evalúa las funciones de las especies a través de rasgos funcionales en los distintos tipos de formaciones vegetales como respuesta a determinadas condiciones ambientales (variables climáticas y disturbios), las cuales afectan los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido, 2001; Petchey y Gaston, 2006; Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza [CATIE], 2011).

La evaluación y análisis de los rasgos funcionales permite agrupar las especies en Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) de acuerdo a un patrón similar de funcionamiento como respuesta o efecto a las condiciones ambientales y en índices de diversidad funcional (Walker, 1992; Lavorel et al. 2007). Estas dos clasificaciones se convierten en herramientas útiles y válidas de uso práctico para el manejo y conservación de los bosques naturales, ya que genera datos sobre el comportamiento y funciones de las especies forestales basados en correlaciones de caracteres funcionales según las condiciones ambientales en las que se encuentran.

Por otro lado, con respecto a los grupos ecológicos funcionales (también denominados gremios ecológicos), estos varían de acuerdo a las condiciones y requerimientos de luz de las especies forestales, las cuales son fundamentales para el cumplimiento del ciclo de vida (Godínez y López, 2002). Por lo tanto, desde el punto de vista de manejo, estos grupos funcionales se convierten en un instrumento que permite establecer el grado de perturbación o degradación de un sitio de acuerdo a las especies más abundantes en cada clasificación (heliófita efímera, heliófita durable o esciófita).

La presente investigación tiene como objetivo principal evaluar el bosque tropical de la Península de Osa por medio de su diversidad florística y funcional en tres diferentes tipos de formaciones vegetales (cima, ladera, de influencia hídrica). El estudio forma parte del proyecto denominado “Evaluación de la heterogeneidad de hábitats de Bosques Muy Húmedos Tropicales en el Suroeste de Costa Rica”, el cual es llevado a cabo por el Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada y tiene como fin obtener información a largo plazo sobre el comportamiento con respecto a sucesión y dinámica de los bosques naturales de la zona por efecto climático mediante parcelas permanentes de muestreo (PPM) en esta zona.

II. JUSTIFICACIÓN

Los bosques naturales del trópico húmedo se caracterizan por la presencia de una alta diversidad y composición florística (Lamprecht, 1990; CATIE, 2001; Godínez y López, 2002). No obstante, en la región del Neotrópico las investigaciones destinadas al conocimiento del tema son pocas (Guariguata y Kattan, 2002; Berry, 2002) y la importancia de estos estudios no solamente radica en conocer el estado actual del recurso forestal de un sitio, sino que ayuda a comparar con zonas de características semejantes facilitando la toma de decisiones en cuanto al manejo y conservación de estos ecosistemas.

Uno de los factores que afectan las condiciones del suelo y los procesos ecológicos de un ecosistema es la topografía (Guariguata y Kattan, 2002), ya que según las condiciones del suelo pueden favorecer o perjudicar el crecimiento de la vegetación. De allí la importancia de realizar estudios de diversidad florística en formaciones vegetales con diferentes niveles fisiográficos.

Las especies vegetales responden cada vez más a las distintas condiciones ambientales a las que son sometidas, lo cual conlleva a la generación de cambios ecosistémicos (Von Gadow, Sánchez, y Aguirre, 2004). Debido a ello, surgen nuevas estrategias de investigación en la ecología vegetal, tal es el caso de la *Diversidad Funcional* (DF). El objetivo de la DF es dar a conocer de mejor manera la relación que existe entre la biodiversidad, los factores abióticos y los cambios en el ecosistema (Díaz, Gurvich, Pérez, y Cabido, 2002; Díaz y Cabido, 2001). De esta forma no sólo se clasifican las especies por su taxonomía o abundancia, sino también por sus funciones ecosistémicas. En este contexto, Cardoza (2011) señala que lo más común es relacionar el funcionamiento de los bosques con la riqueza de especies por su fácil medición a nivel general, no obstante, quedan vacíos de información y es por ello que surge la diversidad funcional como medio para establecer relaciones entre las especies y su composición funcional mediante los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) e Índices de Diversidad Funcional (IDF).

Los TFPs se contextualizan como una manera de clasificar las especies de acuerdo a un papel similar en las funciones ecosistémicas o como respuesta a variaciones ambientales (Hooper et al. 2005), y poseen la gran ventaja que logran reducir la alta complejidad de los estudios de especies individuales y las necesidades poblacionales por medio de un número reducido de patrones (Díaz y Cabido, 1997). Es decir, los recursos disponibles se invierten en un trabajo que abarca varias especies y no solamente una o pocas. La clasificación de las especies a través de TFPs es fundamental en el manejo forestal de los bosques tropicales, ya que se agrupa gran cantidad de especies por medio de rasgos funcionales según las características ecosistémicas, permitiendo conocer la respuesta y efecto de estas especies a las diferentes condiciones ambientales en cada hábitat o tipo de ecosistema.

De acuerdo con López et al. (2007) es trascendental que la DF sea considerada en la toma de decisiones dentro del ámbito forestal porque logra implementar técnicas para una óptima valoración de funciones y provisión de servicios ecosistémicos. Además, permite establecer un panorama de cuál es el beneficio o respuesta de las especies como parte del proceso de regulación o degradación del funcionamiento de estos ecosistemas (Chan, 2010; López et al. 2007).

Por otro lado, los grupos ecológicos funcionales (GEF), también denominados gremios ecológicos (heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas), permiten clasificar las especies forestales según las condiciones o tolerancia a la luminosidad. Esta agrupación se ha convertido en una de las principales bases ecológicas para manejar bosques con gran diversidad florística como lo es en los trópicos, en comparación al manejo de especies individuales (Sanchún y González, 2006; Gallegos, González, Hernández, y Castañeda, s.f.), porque logra establecer una línea base y comprender de mejor manera la dinámica e importancia ecológica de los bosques naturales (Guzmán, 1997).

Con base en lo anterior, el principal problema que se pretende abarcar en la investigación está relacionado con la diversidad de funciones, rasgos y variaciones en el comportamiento de las especies en los bosques tropicales muy húmedos en diferentes formaciones vegetales en la Península de Osa, sitio en el cual se encuentra uno de los bosques lluviosos tropicales más importantes de la costa pacífica de América Central (CATIE, 2001). Para ello, se pretende utilizar los TFPs, IDF y los GEF, y lograr fortalecer las decisiones para la planificación futura y un adecuado manejo y conservación de los recursos forestales en este sitio.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Evaluar la composición florística y estructural de tres tipos de formaciones vegetales de Bosques Muy Húmedos Tropicales y su relación con la diversidad funcional, Península de Osa, Costa Rica.

3.2. Objetivos específicos

Determinar la composición florística y estructural en los tres tipos de formaciones vegetales.

Describir y comparar la diversidad funcional a través de Tipos Funcionales de Plantas e Índices de Diversidad Funcional en los tres tipos de formaciones vegetales.

Comparar los gremios ecológicos funcionales para fustales en los tres tipos de formaciones vegetales, como una herramienta de planificación en el manejo forestal y conservación.

IV. MARCO TEÓRICO

4.1. Diversidad florística y estructural en bosques tropicales

En los bosques del trópico, los estudios en términos de diversidad florística han sido en su mayoría sobre especies arbóreas (Chan, 2010); y se ha determinado que esta varía según su dinámica, factores ambientales (geografía, clima, suelos y topografía) y ecología de las especies (CATIE, 2001); así como por su estado de madurez (Morales, 2010). En este sentido, Lamprecht (1990) destaca que la diversidad florística disminuye conforme incrementa la altitud y latitud, y aumenta en función de la edad del bosque (a mayor edad, mayor diversidad).

Adicionalmente, Poorter, Jans, Bongers, y Van Rompaey (1994) señalan que los ecosistemas con topografía irregular tienden a aumentar la formación de claros; y Chan (2010) menciona que el dosel es más bajo en los hábitats con pendiente que en superficies planas. Igualmente, Chauvel et al. (1987), como se citó en Cardoza (2011), destacan que la pendiente altera la cantidad de agua, pH, cantidad de nutrientes y la textura del suelo, afectando así la distribución de especies y las funciones del ecosistema.

Chan (2010) menciona que los bosques neotropicales, al contar con una alta biodiversidad es que la información obtenida con respecto a la caracterización florística y estructural se vuelve en un elemento útil para el manejo y conservación de estos ecosistemas. Es por ello que la utilización de índices de comparación florística y de similitud entre distintos tipos de formaciones vegetales permite comparar y priorizar la toma de decisiones.

4.2. Manejo forestal con enfoque de diversidad funcional

Las nuevas tendencias de manejo forestal sugieren una óptica de los bosques naturales más integrada, y surge debido a que están inmersos dentro de una dinámica y procesos ecosistémicos complejos. Guariguata y Kattan (2002) mencionan que los ecosistemas forestales son dinámicos y están influenciados por un amplio espectro de procesos ambientales, donde interactúan gran cantidad de factores físicos y bióticos, convirtiendo esos sitios en áreas complejas con una enorme riqueza en su composición y estructura. De esta forma es que se propone y se recomienda el enfoque

de diversidad funcional, no solamente como una ciencia reciente, sino como una estrategia de entendimiento de las relaciones entre factores bióticos y abióticos en los procesos ecosistémicos (Díaz et ál. 2002), mediante una relación con la diversidad florística. Por medio de este enfoque se tiende a predecir cierto comportamiento de las especies como medio de respuesta a las variaciones ambientales, influencia en el funcionamiento y provisión de servicios del ecosistema, extrayendo así parámetros técnicos de comparación (Aquino, 2009).

La diversidad funcional de las plantas trata de estudiar un amplio número de especies, pero sin trabajar de forma independiente, sino por medio de una clasificación de manera tal que simplifique y minimice los recursos en cada uno de los métodos de análisis. De acuerdo con CATIE (2011) para conocer la ecología funcional, se debe medir la diversidad funcional, que a la vez se puede obtener a través de variables continuas como lo son los índices de diversidad funcional (IDF) y discontinuas, a través de los TFPs (figura 1). De esta manera, la diversidad funcional (el tipo y rango de caracteres funcionales presentes en un ecosistema) es considerado como un componente más de la biodiversidad, y no solamente el número de especies para determinar los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido, 2001).

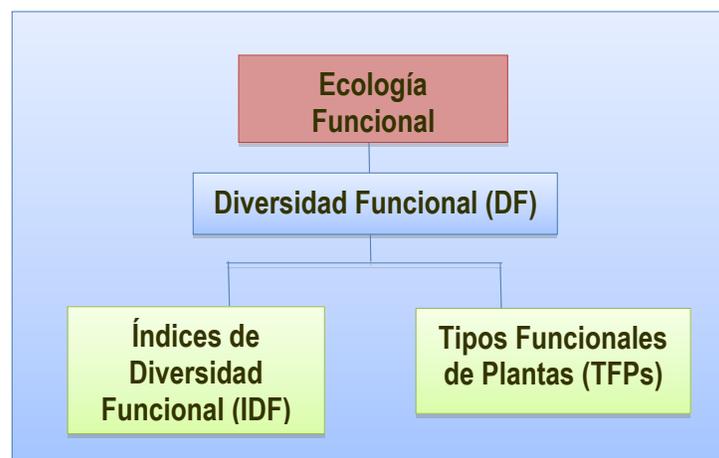


Figura 1. Esquema de conceptualización ecología funcional de plantas.

Es fundamental entender la diferencia entre la diversidad florística y la diversidad funcional. El primer concepto consiste en la cantidad de especies y su abundancia en un determinado ecosistema,

mientras el segundo va más allá, y se refiere al valor, rango, distribución y abundancia relativa de las características funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema (CATIE, 2011). Entendiendo como carácter funcional al rasgo, de tipo morfológico, florístico, fisiológico o fenológico capaz de ser medido en un organismo y que se relaciona con un efecto de procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más factores ambientales (López et al. 2007). Es decir, la diversidad funcional nos brinda mayor información de un bosque por medio de caracteres funcionales de las plantas, mientras que la diversidad florística solamente el grado de heterogeneidad del sitio.

4.3. Tipos Funcionales de Plantas (TFPs)

Como se mencionó en el apartado anterior, los TFPs son una forma de medir la diversidad funcional, agrupando un determinado número de especies de acuerdo a sus funciones dentro de un ecosistema. Al contar con este tipo de clasificación se reduce la complejidad de análisis de especies individuales y se genera información más amplia acerca del comportamiento y cambios generados en los bosques naturales; de manera tal que permite la comparación de la diversidad funcional en los distintos tipos de formaciones vegetales que conforman este tipo de bosques.

Lo anterior se complementa con lo que menciona Vilà (1998), que para evaluar el efecto de la diversidad de especies y comparar los distintos procesos de funcionamiento ecosistémico, es necesario clasificarlas de acuerdo a una jerarquía más amplia que la de especies, pero menor a la de productoras/consumidoras o por su gremio ecológico. Adicionalmente, Walker (1992) señala que los TFPs es una forma de conseguir el objetivo de manejo forestal, ya que aborda características ecológicas entre las especies. Por su parte, Hooper et al. (2005) los define como una categorización de especies de acuerdo a un papel análogo en las funciones ecosistémicas.

Los TFPs se obtienen midiendo rasgos funcionales, los cuales son elegidos de acuerdo a los objetivos del estudio y brindan información de la respuesta o efecto de las especies en un determinado ecosistema (Lavorel y Garnier, 2002). Cada vez cobra más fuerza el hecho que los efectos de diversidad sobre los procesos ecosistémicos se debe a la interacción de estos rasgos,

creando la teoría que la diversidad funcional afecta la dinámica de los recursos en el corto plazo y la estabilización de los ecosistemas a largo plazo (Díaz y Cabido, 2001).

Por otro lado, algunos autores (Lavorel y Garnier, 2002; Cornelissen et al. 2003; Grime, 2001 como se citó en Salgado, 2007) definen los tipos funcionales de plantas como grupos de especies que poseen similar funcionamiento a nivel de organismo, similar respuesta a factores ambientales y/o semejante papel en el ecosistema. Incluso, Lavorel y Garnier (2002) señalan que los TFPs se pueden clasificar en dos:

- a) *Tipos funcionales efecto*: consisten en el grupo de especies con similar efecto en una o varias funciones ecosistémicas.
- b) *Tipos funcionales respuesta*: corresponde a los grupos de especies con respuestas análogas a algunos factores ambientales en particular.

Existen dos formas esenciales de identificar tipos funcionales, a) por medio de métodos a priori y b) métodos a posteriori. Los primeros se basan en un solo carácter o rasgo funcional para la definición de los TFPs, como por ejemplo las distinciones entre gramíneas con vía metabólica C3 y C4 (Díaz y Cabido, 1997; CATIE, 2011). Mientras los métodos a posteriori consisten en recolectar información de un conjunto de rasgos funcionales de tal manera que permiten definir los TFPs (Díaz y Cabido, 1997; Fernández, 2007; Salgado, 2007).

En Costa Rica existen algunas investigaciones que muestran avances en el empleo de los tipos funcionales de plantas. Por ejemplo, algunos autores (Aquino, 2009; Salgado, 2007; Fernández, 2007) han utilizado en bosques muy húmedos tropicales del noreste de Costa Rica (Tirimina y Corinto) rasgos funcionales como área foliar específica, área foliar, contenido de materia seca, contenido de nitrógeno y fósforo, fenología foliar, densidad de la madera, textura de corteza, ángulo de inserción de las ramas y altura máxima, entre otros. Es importante destacar que en este tipo de estudios se han utilizado las especies dominantes, que abarcan entre el 70-80 % del sitio (Díaz, Fargione, Stuart, y Tilman, 2006; Walker, Kinzing, y Langridge, 1999; Cornelissen et al. 2003), esto debido a que la cantidad de especies que se encuentran en los bosques tropicales dificulta la recolección, procesamiento y análisis de la información.

Por otro lado, cada vez más autores (Díaz y Cabido, 2001, Hooper et al. 2005, Tilman, 2001) consideran que la composición funcional de las comunidades biológicas debería dar a conocer, además de la diversidad florística, las respuestas al ambiente o efectos ecosistémicos de las especies. No obstante, es importante indicar que con este enfoque de ecología funcional no se pretende cambiar las formas tradicionales de estudiar y sistematizar la biodiversidad o las formas de entender la evolución de las características interespecíficas; si no que más bien está dirigida como un nuevo paradigma que ayude a entender cómo varía la composición de rasgos funcionales entre los grupos, su influencia y su respuesta en los procesos ecosistémicos (Díaz et al. 2002), más aún cuando se trabaja en sitios tan complejos y heterogéneos como lo son los bosques tropicales, tanto espacial como temporalmente.

4.4. Grupos ecológicos funcionales

Los grupos ecológicos funcionales es una forma de distribuir a las especies vegetales de acuerdo a ciertas características lumínicas que cada una requiere para lograr un desarrollo óptimo. Se han clasificado en función de su respuesta a la variación de la luz porque es el factor ambiental que presenta mayor variabilidad en los bosques naturales (Guzmán, 1997), y siguiendo el gradiente de luz en el ambiente, las especies han desarrollado dos estrategias biológicas conocidas como esciofitismo (tolerancia a la sombra) y heliofitismo (intolerancia) (Guzmán, 1997). CATIE (2001) menciona que tradicionalmente se contextualizan los grupos ecológicos como una manera de reconocer y agrupar a las especies de acuerdo a características similares, tanto biológicas como ecológicas, donde las especies de un mismo gremio comparten, además de los patrones generales de regeneración natural, su potencial de crecimiento, propiedades de la madera y usos generales (Guzmán, 1997).

Hace unas décadas existían varias formas de denominar a los grupos ecológicos funcionales. Lamprecht (1990) se basaba en tres categorías: a) *especies arbóreas de luz o heliófitas*, que son las requieren sol durante toda su vida; b) *especies arbóreas esciófitas* que corresponde a los individuos que regeneran bajo sombra y posiblemente todo su desarrollo; y c) *especies parcialmente tolerantes de sombra o hemisciófitas*, que son las especies capaces de regenerar tanto en luz como en sombra, pero que en alguna etapa del ciclo de vida requieren plena luz. Otros autores (Manzareno y Pinelo,

s.f.; Linares, 2000; Todd, Contreras, y Pariona, 2001) señalan que se deben clasificar en cuatro categorías: heliófitas efímeras, heliófitas durables, esciófitas parciales y esciófitas totales. Donde las heliófitas durables y esciófitas parciales se consideran muy semejantes porque son aquellas especies que en algún periodo de su vida requieren de luz para desarrollarse. Posteriormente, Finegan (1993) y Finegan y Delgado (1997), como se citó en CATIE (2001) sugieren una nomenclatura de los grupos en solamente tres categorías: heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas; uniendo esciófitas parciales a heliófitas durables (debido a cierto grado de incertidumbre entre estas dos categorías). Esta clasificación es la más utilizada actualmente a nivel nacional, a tal punto que se han oficializado listas como la de Sanchún y González (2006) en la Cordillera Volcánica Central, utilizada en los Planes de Manejo Forestal.

V. MARCO METODOLÓGICO

5.1. Descripción del área de estudio

El sitio de estudio comprende la Península de Osa, la cual forma parte del Área de Conservación Osa (ACOSA) y es de gran importancia ecológica porque protege parte de los últimos remanentes de bosque lluvioso tropical de la vertiente del Pacífico de América Central. Posee una elevación máxima de 782 msnm y se caracteriza por contar con sectores de topografía abrupta y quebrada, así como sectores planos con humedales, en donde aproximadamente el 70% de las tierras tienen capacidad de uso forestal (Maldonado, 1997).

Dentro de la Península de Osa se encuentran algunas Áreas Protegidas como el Parque Nacional Corcovado y la Reserva Forestal Golfo Dulce, siendo esta última el sitio de estudio del trabajo, específicamente en el sector de Rincón (figura 2). Esta reserva fue creada mediante el Decreto Ejecutivo No. 8494-A, publicado el 28 de abril de 1978. Dicho decreto fue modificado mediante Decretos Ejecutivos Nos. 9388-A y 10142-A del 30 de noviembre de 1978 y 12 de junio de 1979 respectivamente. Se encuentra entre las coordenadas geográficas: 80°23'37'' a 80°49'45'' latitud norte y 83°15'53'' a 83°43'42'' longitud oeste y ocupa una superficie cercana a los 577.97 km². De acuerdo a mapas topográficos publicados por el Instituto Geográfico Nacional a escala 1:50 000, la

Reserva comprende las hojas topográficas Llorona, Sierpe, Rincón, Carate y Golfo Dulce (González Mantilla, 2011).

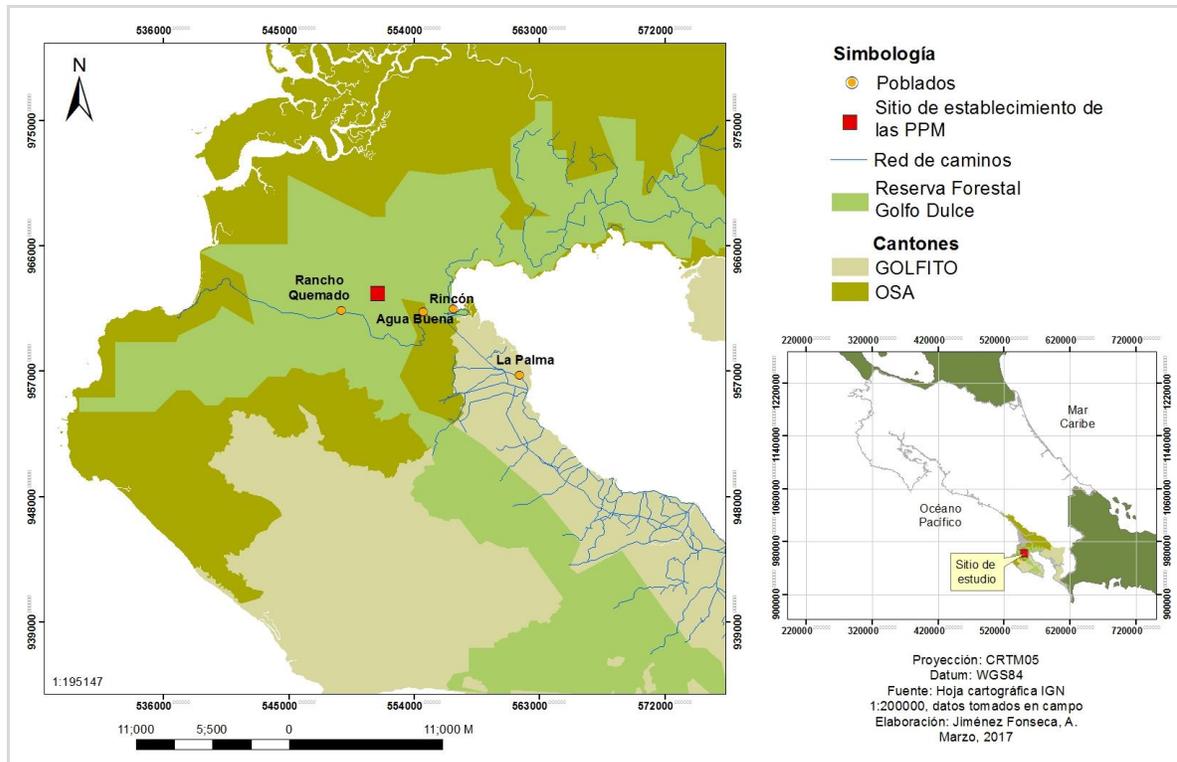


Figura 2. Ubicación geográfica del sitio de estudio, Península de Osa.

La temperatura promedio en la Reserva Forestal Golfo Dulce es de 27° C (Instituto Meteorológico Nacional [IMN], 2013). Para el periodo 2000-2005 el promedio de lluvia anual estimado en la estación de Rincón de Osa del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) fue de 4191,6 mm. Solano (2007) señala que los meses más lluviosos son setiembre (634,7 mm) y octubre (748 mm.) y los meses más secos son enero, febrero y marzo (68.3 mm, 36.0 mm y 101.7 mm. respectivamente). Estos datos concuerdan con lo reportado por Kapelle, Castro, Acevedo, González, y Monge, 2002, donde mencionan que la precipitación varía entre 3500 y más de 5000 mm anuales en este sitio. Además, debido a la extensión de la reserva existen varios tipos de suelos; sin embargo, en su mayoría está compuesta por ultisoles (Kapelle *et al.*2002).

De acuerdo a la clasificación de Holdridge (1978), el sitio de estudio se encuentra dentro de la Zona de Vida Bosque Muy Húmedo Tropical. Este ecosistema se caracteriza por poseer bosques con una estructura de 4 a 5 estratos perennifolios, bien diferenciados, abundante sotobosque y dominado por diferentes especies de palmeras, con árboles emergentes que sobrepasan los 50 m de altura. Algunas de las especies que se pueden presenciar esta zona de vida son: ceiba (*Ceiba pentandra*), pilón (*Hieronima alchornoides*), jabillo (*Hura crepitans*) y chancho (*Vochysia guatemalensis*), entre otras (Quesada, 2007).

Según la categorización de Unidades Fitogeográficas para Ecosistemas Terrestres de Costa Rica (Zamora, 2008), identificó las Cimas de la Península de Osa como tierras de topografía quebrada, con altitudes hasta los 745 msnm y con condiciones climatológicas especiales, que permite la formación de bosques nubosos a baja elevación. Además, estos ecosistemas determinan una mezcla entre elementos montanos y de zona núcleo que permite una composición única dentro de esta unidad fitogeográfica (Zamora, 2008).

5.2. Tipos de formaciones vegetales

Se evaluó la diversidad funcional en tres tipos de formaciones vegetales de bosque primario, relacionados a nivel de fisiografía y ecosistema, a saber:

- a) *Bosque primario cima (BPC)*: son aquellos sitios con fisiografía asociada a las partes más elevadas de una montaña o cordillera, o un área con expresión máxima de altitud en el terreno.
- b) *Bosque primario ladera (BPL)*: son los sitios que presentan un grado considerable de pendiente y donde esta se extiende a lo largo de la ladera del bosque.
- c) *Bosque primario con influencia hídrica (río o quebrada) (BPIH)*: se refiere a los bosques que se encuentran colindantes a lo largo de un río o quebrada, independientemente de su altitud y fisiografía.

5.3. Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM)

Se trabajó en PPM de 10000 m² (1 ha) en cada tipo de formación vegetal, de forma cuadrada (100m x 100m). Cada parcela se dividió en subparcelas de 10m x 10m (100 en total) con el fin de facilitar la toma de datos (cuadro 1).

Cuadro 1. Delimitación de las PPM (1 ha) y subparcelas (100 m²) en tres bosques primarios de la Península de Osa, 2013.

100	90	80	70	60	50	40	30	20	10
99	89	79	69	59	49	39	29	19	9
98	88	78	68	58	48	38	28	18	8
97	87	77	67	57	47	37	27	17	7
96	86	76	66	56	46	36	26	16	6
95	85	75	65	55	45	35	25	15	5
94	84	74	64	54	44	34	24	14	4
93	83	73	63	53	43	33	23	13	3
92	82	72	62	52	42	32	22	12	2
91	81	71	61	51	41	31	21	11	1

Dentro de cada PPM se registró la información taxonómica a nivel de familia, género y especie, el diámetro a 1.3 metros sobre el nivel del suelo (DAP) por medio de una cinta diamétrica (en caso de presencia de gambas se mide el diámetro 30 cm arriba del efecto de las mismas), altura comercial y altura total a través del hipsómetro vertex IV Haglof y Transponder T3, de todos aquellos individuos con ≥ 10 cm (cuadro 2). Las especies no identificadas a ningún nivel taxonómico se les denominaron morfoespecies.

Cuadro 2. Plantilla para el levantamiento de la información en el trabajo de campo, Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

# Subparcela	# individuo	Nombre científico	Nombre común	Coordenadas		DAP (cm)	Forma de fuste	Forma de copa	Iluminación	Altura comercial	Altura total	Obs.
				X	Y							

Fuente: Elaboración propia

5.4. Diversidad florística

Para el cálculo de la diversidad florística, se utilizaron los siguientes índices:

5.4.1. Índice de Shannon-Wiener (Magurran, 1988): Se calcula mediante la siguiente fórmula: - H'

$$= \sum p_i \ln p_i$$

Donde:

H': Promedio de incertidumbre por especie en una comunidad finita

p_i = Abundancia proporcional de la i-ésima especie.

$p_i = n_i / N$ = Número de individuos pertenecientes a la i-ésima especie en la muestra

N = Número total de individuos en la muestra

ln = Logaritmo natural

5.4.2. Índice de Simpson (Simpson, 1949, como se citó en Morera, 1998): $D = \sum p_i^2$

Donde:

D = Probabilidad de que dos individuos tomados al azar de determinada muestra, pertenezcan a la misma especie

p_i = Abundancia proporcional de la i-ésima especie

Por otro lado, para la comparación de las comunidades se utilizarán:

5.4.3. Índice de Valor de Importancia

Se calculó el índice de valor de importancia (IVI) para conocer las 10 especies con mayor peso ecológico, y se calcula por medio del siguiente procedimiento:

Abundancia: se obtiene en valores absolutos con total de individuos de una especie, y la relativa (%) con respecto al total de individuos de todas las especies.

$$\text{Abundancia absoluta} = n \text{ esp}$$

$$\text{Abundancia relativa} = (n \text{ esp}/N) * 100$$

Donde:

$n \text{ esp}$ = número de especies que aparecen

N = número de individuos

Dominancia: se calcula a través de la suma de las áreas basales de las especies, y es expresada en m^2 (absoluta); la relativa (%) se obtiene al dividir el área basal de cada especie entre el total de las áreas basales de todas las especies.

$$\text{Dominancia absoluta} = \sum G \text{ esp}$$

$$G = \pi/4 * (\text{dap}/100)^2$$

$$\text{Dominancia relativa} = G \text{ esp}/G \text{ total} * 100$$

Donde:

$G \text{ esp}$ = área basal de los individuos de una especie

$G \text{ total}$ = área basal total del área.

dap = diámetro a la altura del pecho (cm)

Frecuencia: se expresa en porcentaje del total de unidades muestreadas.

$$\text{Frecuencia absoluta} = (\text{min}/m) * 100$$

$$\text{Frecuencia relativa} = (\text{freabs} / \sum \text{freabs}) * 100$$

Donde:

min = número de parcelas en que aparece la especie m =
número de parcelas muestreadas

freabs = frecuencia absoluta

Índice de valor de importancia (IVI): se calcula sumando la dominancia, frecuencia y abundancia en términos relativos (%).

$$\text{IVI} = (\text{ab}\% + \text{dom}\% + \text{frec}\%)$$

Donde:

ab = abundancia

dom = dominancia

frec = frecuencia

5.5. Caracterización estructural

5.5.1. Estructura horizontal

Se evaluó la estructura horizontal mediante el número de individuos (N/ha) y área basal (m²/ha) a través de clases diamétricas de 10 cm.

5.5.2. Estructura vertical

La estructura vertical se expresó de acuerdo a la metodología propuesta por la Unión Internacional de Organizaciones de Investigación Forestal (IUFRO) (Lamprecht, 1990), clasificando las alturas en pisos altimétricos de la siguiente manera:

- a) Piso inferior: <1/3 de la altura superior del vuelo
- b) Piso medio: <2/3 y >1/3 de la altura superior del vuelo
- c) Piso superior: altura >2/3 de la altura superior del vuelo

5.6. Determinación y medición de rasgos funcionales

Se utilizó como referencia el protocolo para la medición de rasgos funcionales de plantas (Cornelissen et al. 2003), donde se recomienda utilizar rasgos foliares y de tallo (cuadro 3) para evaluar respuestas sobre factores ambientales en distintos sitios. Aunado a estos rasgos funcionales se añadió la altura máxima (Ht max), área basal y abundancia como variables para la determinación de los TFPs.

Cuadro 3. Rasgos evaluados en tres formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa.

Rasgo funcional	Unidad de medición
Rasgos foliares	
Área Foliar (AF)	mm ²
Área Foliar Específica (AFE)	mm ² /mg
Contenido Foliar de Materia Seca (CFMS)	mg/g
Fuerza Tensil Foliar (FTF)	N/mm
Contenido de carbono	%C
Contenido de nitrógeno	%N
Rasgos de tallo	
Densidad de madera	g/cm ³

5.7. Selección de especies

Para la evaluación de la diversidad funcional se seleccionaron las especies con 5 o más individuos por parcela, debido a la gran riqueza y diversidad de especies presentes en el sitio de estudio. Del total de individuos por especie se seleccionaron 3 para registrar los rasgos funcionales, seleccionados en distintas clases diamétricas de manera tal que represente a la especie en diferentes estados sucesionales.

5.8. Recolección de datos

Para la recolección de datos, se tomaron como base los protocolos de Cornelissen et al. (2003) y Garnier, Shipley, Roumet, y Laurent, 2001. El primero describe cada paso para la colecta de muestras en el campo y sus respectivas mediciones, y el segundo se enfoca en la medición de los rasgos de AF, AFE y CFMS. A continuación, se describen los métodos utilizados en cada uno de los rasgos funcionales evaluados.

Área Foliar (AF): se obtuvieron muestras de hojas que se encuentren en buenas condiciones de luz, enteras y sin daños por herbivoría o patógenos, de tres individuos por especie. Las hojas se colocaron en bolsas plásticas nombradas correctamente y se almacenaron para su posterior procesamiento. De las hojas colectadas, se tomaron cinco al azar y se llevaron al laboratorio para medir el área foliar a través de un medidor LICOR LI-3000C. La colecta del material se realizó con cortadoras, vareta u otro equipo especializado para este fin; y en el caso de los individuos de porte alto se procedió al escalamiento para la debida colecta.

Área Foliar Específica (AFE): una vez obtenida el AF, cada muestra se secó al horno a 65° C durante un periodo de 72 horas y posteriormente se pesó en una balanza analítica. El AFE es el resultado del AF dividido entre el peso seco.

Contenido Foliar de Materia Seca (CFMS): se refiere a la relación entre el peso seco de la hoja y el peso fresco. Las hojas frescas se pesaron en una balanza analítica en campo.

Fuerza Tensil Foliar (FTF): consiste en la máxima fuerza que resiste una hoja al someterse a una ruptura. Se tomó una hoja sana de cada individuo muestreado y se le cortó una sección longitudinal de 1 cm de ancho por 4 cm de largo (en caso de hojas pequeñas se miden de forma completa). Las secciones u hojas fueron sometidas a tracción en un Tearing Apparatus, el cual estima la resistencia a la ruptura en Newtons (N) (Hendry y Grime ,1993).

Contenido de carbono y nitrógeno: para la obtención del %C y %N foliar, se procedió a colectar una muestra de 300 gramos aproximadamente y se realizó el análisis en el Laboratorio de Suelos de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional.

Densidad de madera: la densidad de la madera se obtuvo a través de consultas en diferentes fuentes bibliográficas (Zanne et al. 2009; Dossantos Macedo, 2014; Quintero y Amado, 2017; Ordoñez Díaz et al. 2015). En caso de no encontrar la densidad de la madera de alguna especie, se utilizó el promedio de las especies del género en cuestión.

Para la recolección de cada una de las muestras para la medición de los rasgos, se utilizó una plantilla (cuadro 4) con el fin de llevar un orden e identificación de cada ejemplar.

Cuadro 4. Plantilla de campo para la recolección de muestras de los rasgos funcionales, Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Parcela	# Individuo	# muestra	Código de especie*
---------	-------------	-----------	--------------------

* Se refiere a una identificación de la muestra según la parcela y las tres primeras letras del género y epíteto de la especie. Por ejemplo, el código para el primer individuo de la especie *Amphitecna isthmica* en la parcela ubicada en el bosque de ladera es: L-Amp-ist-1.

5.9. Diversidad funcional

Se procedió a determinar los TFPs por medio de un análisis de conglomerados, a través de una matriz de objetos (especies) y atributos (rasgos funcionales) (Bermeo, 2010), a partir del método Ward y la distancia Euclídea, recomendado por CATIE (2011) cuando se trata de variables cuantitativas como en este caso (rasgos funcionales). Este proceso se llevó a cabo por medio del software estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2017).

Además, se calcularon índices de diversidad funcional mutirasgos: Índices de Diversidad Funcional de Atributos (FAD1 y FAD2) (Walker et al. 1999), Riqueza Funcional (FRic), Divergencia Funcional Multirasgo (FDiv) (Mason, Lee, y Bastow, 2005) y el Índice de Dispersión Funcional (FDis) (Laliberte y Legendre, 2010). Para el cálculo de estos índices se utilizó el software FDiversity (Casanoves, 2011).

5.10. Grupos ecológicos funcionales

Las especies se clasificaron en tres categorías (heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas), a través de una revisión bibliográfica de investigaciones realizadas y la lista de especies oficializada por el Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE), de Sanchún y González (2006). En aquellas especies que no se encontró información se evaluaron algunas consideraciones propuestas por Guzmán (1997) para asignar gremios ecológicos de especies forestales en Bosques Húmedos Tropicales. Además, se consultó expertos sobre ecología de determinadas especies para lograr clasificarlas. Los tres grupos ecológicos funcionales son los siguientes (CATIE, 2001):

Heliófitas efímeras: son aquellas especies intolerantes a la sombra, reproducción masiva y precoz; con un crecimiento rápido en buenas condiciones de luz y posee vida corta, son capaces de colonizar espacios abiertos. Las semillas mantienen una viabilidad por largo tiempo y muy común en banco de semillas, tanto en bosques primarios como en áreas cultivadas. Pocas especies de valor comercial pertenecen a esta categoría, no obstante, destacan *Jacaranda copaia* y *Schizolobium parayba*.

Heliófitas durables: al igual que las efímeras, son intolerantes a la sombra, pero con una vida relativamente larga. Las semillas mantienen una viabilidad por menos tiempo que las efímeras. Aparte de colonizar espacios abiertos, las especies de este grupo pueden regenerarse en claros más pequeños en el bosque, aunque necesitan niveles elevados de luz para establecerse y sobrevivir. Estas especies se caracterizan por tener un alto valor comercial de madera (géneros como *Swietenia*, *Qualea* y *Vochysia*, entre otros).

Esciófitas: corresponde a las especies tolerantes a la sombra, sin embargo, la mayor parte de su vida aumentan su crecimiento más lento que las heliófitas debido a la reacción por la apertura del dosel. Gran parte de su energía la utilizan en producir estructuras permanentes que favorecen una vida larga de los individuos. Generalmente poseen semillas, plántulas y frutos de tamaño mediano a grande. Bastantes especies cuentan con un potencial de mercadeo no tradicional, principalmente especies que responden con un crecimiento acelerado al aumento al nivel de radiación lumínica. Dentro de las especies que se encuentran en este grupo están: *Carapa guianensis*, *Minquartia guianensis* y *Pentaclethra macroloba*, entre otras.

Una vez clasificadas las especies en los grupos funcionales de plantas, se comparó tanto el número de especies como la cantidad de individuos en cada categoría, con el fin de relacionar esa información con algunas variables que caracterizan ciertos comportamientos del gremio ecológico como diámetro y altura en los tres distintos tipos de formaciones vegetales a evaluar.

VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1. Composición y diversidad florística

6.1.1. Riqueza florística

En total se registraron 1826 individuos en los tres tipos de formaciones vegetales, distribuidos en 1586 árboles, 202 palmas y 38 bejucos y lianas. Estos individuos, a su vez, pertenecen a 62 familias, 180 géneros, 275 especies y no se logró identificar un total de 162 individuos. De acuerdo con Estrada Chavarría, Rodríguez González, y Sánchez González, 2005, 19 especies presentan algún grado de amenaza por distintas condiciones y, según Decreto Ejecutivo N° 25700-MINAE (MINAE, 1997) se registraron 2 especies en condición de veda en Costa Rica, a saber, *Copaifera camibar* (camíbar) y *Caryodaphnopsis burgeri* (quira). De igual manera, 15 especies se encuentran en condición de endémicas, dentro de las cuales destacan *Licaria pergamentacea* y *Williamodendron glaucophyllum*, de la familia Lauraceae, lo cual coincide con lo mencionado por Morales Salazar et al. 2012, quienes reportan a esta familia con el mayor número de especies endémicas en el Corredor Biológico Osa, por encima de las familias Fabaceae, Annonaceae y Myrsinaceae.

En general, las familias con más riqueza de especies son: Fabaceae con 28 especies, seguida de Moraceae, Lauraceae y Rubiaceae con 20, 19 y 14 especies respectivamente; asimismo están las familias Malvaceae y Sapotaceae con 13 especies cada una. Estas 6 familias representan el 39% del total de las especies presentes en los tres tipos de formaciones (figura 3). Estos resultados concuerdan con algunos estudios realizados en la Península de Osa (Thomsen, 1997; Morales Salazar et al. 2012), donde se reportaron Moraceae y Sapotaceae como las familias que mayor cantidad de especies presentan en los bosques primarios. Asimismo, Morales (2010) menciona que,

en el Corredor Biológico Osa los bosques primarios se encuentran dominados por las familias Moraceae y Fabaceae.

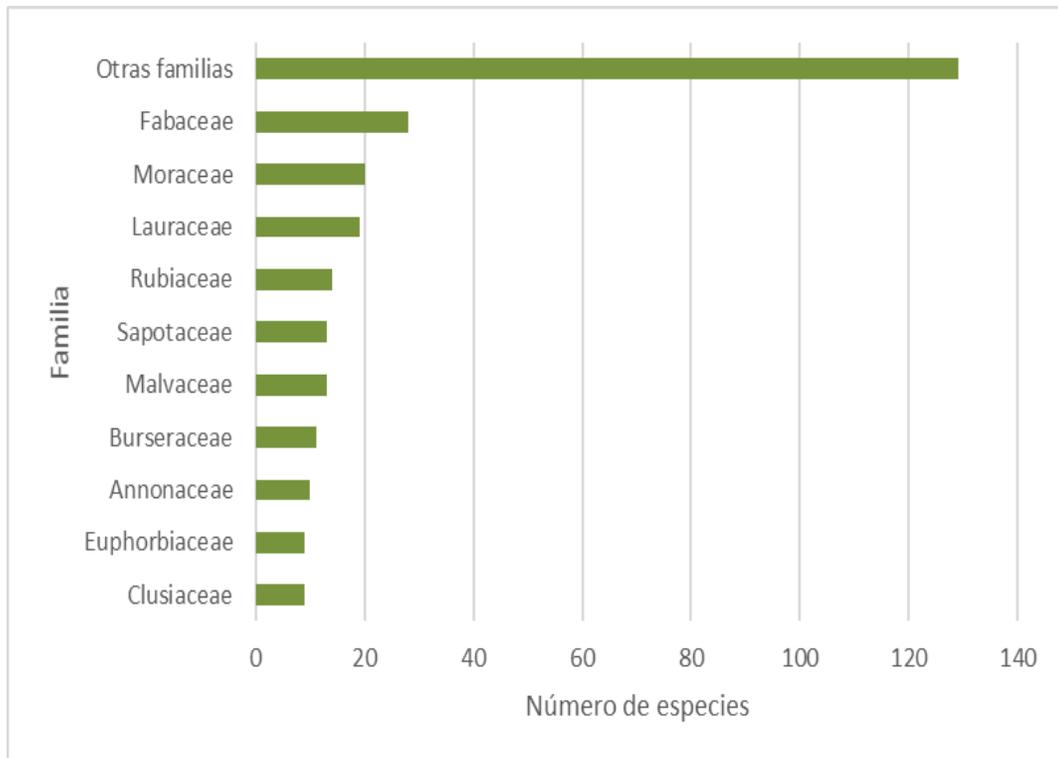


Figura 3. Familias más abundantes en tres bosques en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

6.1.2. Índices de diversidad florística

Por un lado, el índice de Shannon-Wiener suele variar entre 1.5 a 3.5 y que rara vez alcanza valores mayores a 4. En este caso, el bosque de influencia hídrica refleja ser el menos diverso. Sin embargo, todos los tipos de formaciones vegetales reportan valores mayores a 4, por lo que deja en evidencia que existe una alta heterogeneidad en este sitio (cuadro 5).

Por su parte, el índice de Simpson varía entre 0 y 1 e indica el grado de probabilidad de que dos individuos elegidos al azar en una misma población pertenezcan a la misma especie (Morera, 1998), por tanto, entre más se acerque a cero más diversa es la población. En este caso, los tres bosques registran valores cercanos a cero (cuadro 5), indicando que al hacer un muestreo es poco probable

que dos individuos seleccionados sean de la misma especie. En este contexto, Ferreira et al. 2002, como se citó en Guardia (2004) indican que los valores de riqueza y diversidad crecen conforme aumenta la edad del bosque, por lo que la similitud en la diversidad entre los tres tipos de formaciones estudiados se puede deber a que poseen un grado de madurez bastante similar.

Algunos autores (Chan, 2010; Godínez y López, 2002) reportaron para algunos bosques del trópico muy húmedo valores que no sobrepasan a 3 y a 0.1 los índices de Shannon-Wiener y Simpson respectivamente, por tanto, se considera la Península de Osa como uno de los sitios más heterogéneos florísticamente dentro de este tipo de bosques. Además, algunas investigaciones (Morales Salazar et al. 2012) determinaron valores de 3.95 en el índice de Shannon-Wiener y 0.04 en el caso del índice de Simpson en el Corredor Biológico de Osa. Al comparar con zonas cercanas, se podría catalogar el sector de Agua Buena como una de las zonas con los ecosistemas más diversos dentro de la península. En este contexto, Thömsen (1997) señala que los bosques maduros situados en el sitio de Agua Buena de Rincón ocuparon el tercer lugar en riqueza de especies comparado con 89 regiones del Neotrópico, en las que se incluyen a México, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Guyana, Surinam, Brasil, Venezuela y Perú.

Cuadro 5. Índices de diversidad de Shannon (H') y Simpson (D) para tres tipos de formaciones vegetales evaluados en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Índice	Tipo de formación vegetal		
	BPC	BPL	BPIH
Shannon (H')	4.29	4.25	4.09
Simpson (D)	0.03	0.04	0.04

6.1.3. Índice de Valor de Importancia (IVI)

El Índice de Valor de Importancia (IVI) permite evaluar las especies que se encuentran con un mayor peso ecológico en un ecosistema, tomando en consideración la abundancia, frecuencia y dominancia de cada una de las especies.

En este caso se encontró que, en los tres tipos de formaciones, nueve de las diez especies de mayor IVI son árboles y solamente una corresponde a palma (*Iriartea deltoidea*) (figura 4). Dentro de las especies arbóreas con mayor IVI destaca *Otoba novogranatensis*, la cual se encuentra en los tres bosques debido a que se caracteriza no solamente por su abundancia sino también por altos valores de dominancia (área basal). En el caso de la palma (*Iriartea deltoidea*) solamente en el bosque de cima se ubica en el segundo lugar, en BPL y BPIH es la especie de mayor peso debido a la gran abundancia que registra (entre 10 y 14% del total de individuos). También destacan especies como *Tapirira guianensis* en BPC, *Hymenaea courbaril* en BPL y *Poulsenia armata* en BPIH, que 7, 3 y 6 individuos respectivamente se ubican dentro de las más importantes debido a la gran dominancia que presentan, es decir, existen pocos individuos, pero estos son de gran tamaño y abarcan una gran ocupación de sitio.

En un bosque amazónico preandino, Bolivia, De la Quintana (2005) reportó a *Iriartea deltoidea* como la especie con mayor peso ecológico, y menciona que es común encontrar esta palma dentro de esta lista en los bosques muy húmedos del trópico debido a la alta presencia que posee y no a la dominancia. Además, otros estudios en la Península de Osa (Thomsen, 1997; Morales, 2010) reportaron para bosques primarios resultados similares al presente estudio, donde la palma *Iriartea deltoidea* junto a especies arbóreas como *Symphonia globulifera*, *Carapa nicaraguensis* y *Tapirira guianensis*, entre otras son las más importantes desde el punto de vista ecológico.

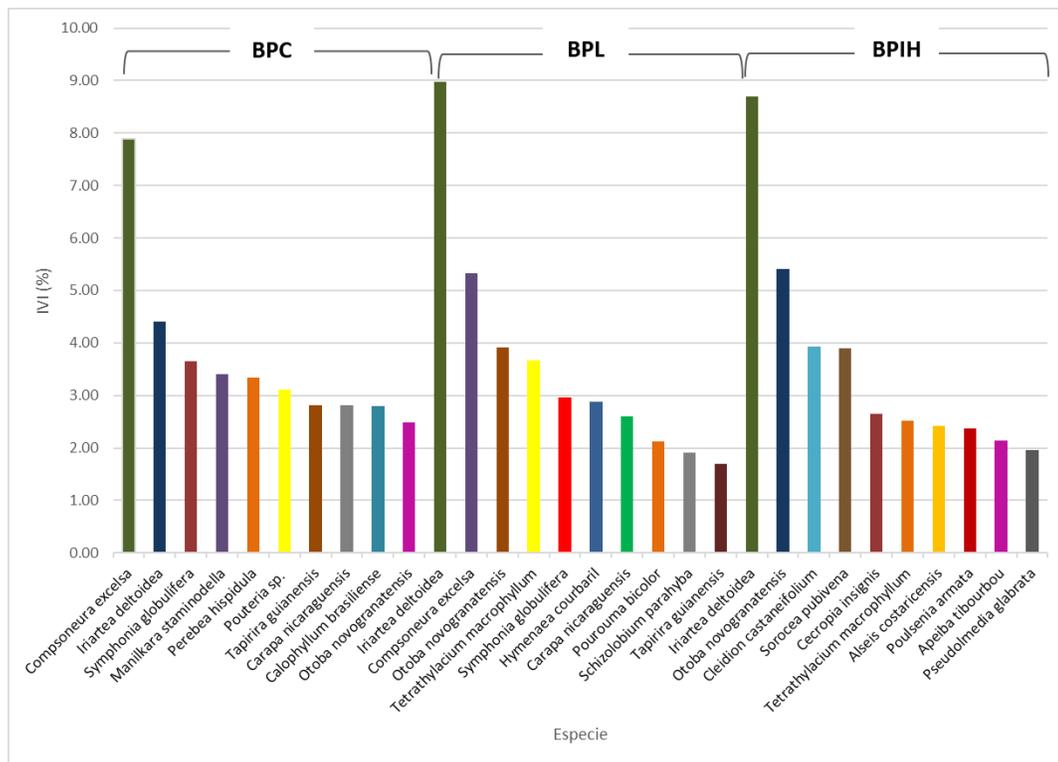


Figura 4. Especies con mayor peso ecológico en tres tipos de formaciones vegetales en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

6.2. Caracterización estructural

6.2.1. Estructura horizontal

6.2.1.1. Cantidad de individuos por clase diamétrica

La distribución diamétrica muestra una concentración de más del 80% en las dos primeras clases (10-30 cm) en los tres tipos de formaciones evaluadas (figura 5). Además, estas clases diamétricas son las que presentan mayores diferencias en la cantidad de individuos (459 en BPL, 503 en BPC y 528 en BPIH), comportamiento que disminuye conforme aumenta la clase diamétrica hasta llegar a la clase >100 cm donde la diferencia es de 2 individuos del mayor con respecto al menor. Monge, Solano, y Castillo (2009) señalan que la mayor abundancia de individuos en las primeras clases de diámetro en los bosques naturales se debe a la gran cantidad de árboles que son capaces de

establecerse durante los primeros años, y conforme aumenta la clase la cantidad de individuos disminuye debido a la competencia y las exigencias lumínicas que requieren algunas especies para mantenerse dentro el bosque, condición que produce una alta mortalidad de individuos de especies que no logran adaptarse a nuevas condiciones.

Además, algunos autores (CATIE, 2001; Lamprecht, 1990) indican que este comportamiento es típico de bosques naturales, muestra de una estructura discetánea y una distribución de J invertida, donde las clases diamétricas inferiores poseen un elevado número de individuos y a medida que aumenta el diámetro el número de individuos disminuye proporcionalmente. De acuerdo con Monge Tenorio et al. (2009) esta distribución demuestra la tendencia del bosque a entrar en un equilibrio entre los individuos que mueren y los que nacen, lo cual se ve caracterizado por el comportamiento de individuos entre las clases diamétricas.

La cantidad total de individuos muestra una mayor abundancia en el bosque de influencia hídrica (637), seguido de bosque de cima (622) y bosque de ladera (568). Lamprecht (1990) indica que en los bosques primarios siempreverdes es común encontrar cerca de 600 árboles por hectárea, lo cual, a excepción de BPL concuerda con lo encontrado en este estudio. No obstante, otros estudios realizados en bosques siempreverdes en Costa Rica se reporta cantidades de individuos menores a estos valores. Cascante y Estrada (2001) registraron en la Zona Protectora el Rodeo un promedio de 509 ind/ha; Quirós (2002) reportó una abundancia por hectárea de 452 individuos en la zona de Boca Tapada y 446 individuos para bosques primarios de la Estación Biológica La Selva.

Según Vilchez, Chazdon, y Milla (2008), los ecosistemas boscosos con mayor edad presentan mayor cantidad de individuos. Esto demuestra que los bosques estudiados se caracterizan por contar con gran cantidad de individuos por área muestreada y que se encuentran en un estado de madurez avanzado.

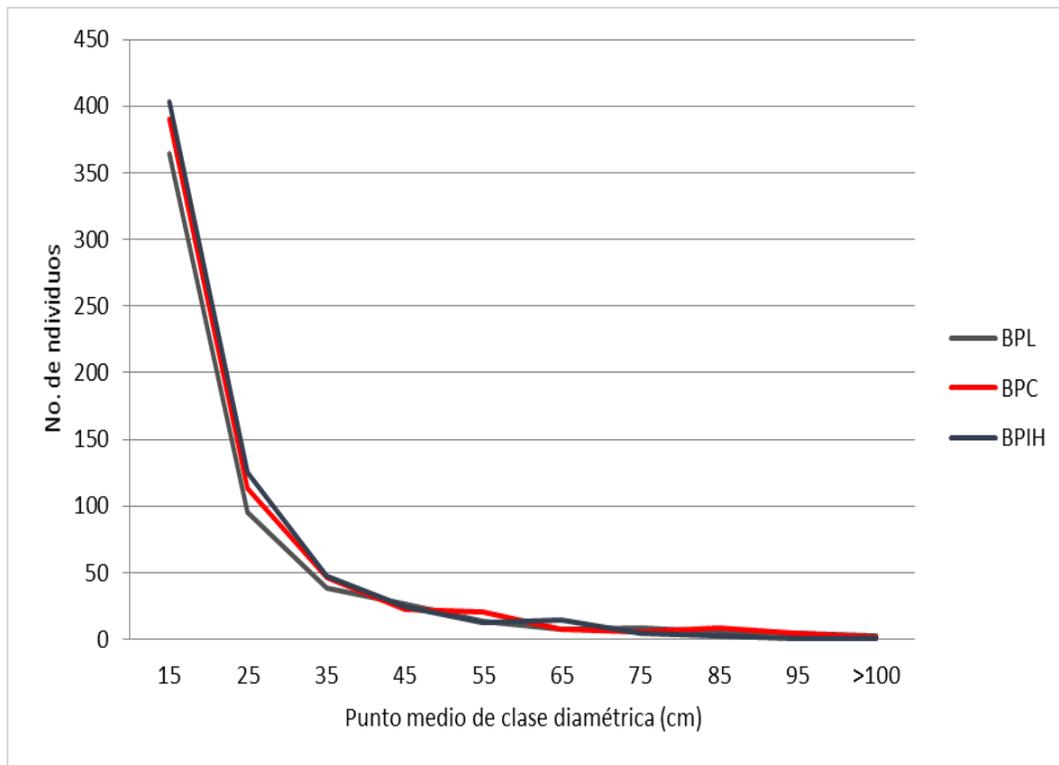


Figura 5. Distribución diamétrica del número de individuos para tres tipos de formaciones vegetales en Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.

6.2.1.2. Área basal por clase diamétrica

El área basal es un parámetro que se utiliza como indicador de la capacidad de carga que posee un ecosistema forestal. No obstante, para determinar el grado de desarrollo y la estructura de un bosque es necesario complementar la información de área basal con la composición florística y la cantidad de árboles por clase diamétrica (CATIE, 2001).

Los valores de área basal reflejan una alta dominancia en la primera clase diamétrica en los tres tipos de formaciones estudiados, a saber $5.69 \text{ m}^2/\text{ha}$, $5.98 \text{ m}^2/\text{ha}$ y $6.17 \text{ m}^2/\text{ha}$ en BPL, BPC y BPIH respectivamente (figura 6). Posterior a esta clase, para el caso de BPL y BPC se sigue un comportamiento discontinuo y la diferencia entre el máximo y mínimo valor es baja ($2.96 \text{ m}^2/\text{ha}$ y

3.49 m²/ha respectivamente). En BPIH, a excepción de la clase diamétrica 60-70 cm, se sigue un patrón descendente hasta alcanzar un mínimo de 0.89 m²/ha en la última clase, donde hay una diferencia de 6.17 m²/ha con respecto a la primera (mayor). Morales (2010) reportó un comportamiento homogéneo hasta la clase diamétrica 75-85 cm para los bosques primarios del Corredor Biológico de Osa.

Con respecto a los valores totales, BPC registró 40.20 m²/ha, seguido de BPL con 37.5 m²/ha y BPIH con 33.36 m²/ha. Estos datos se encuentran dentro de lo señalado por Lamprecht (1990), el cual menciona que para bosques de tierras bajas el área basal total tiende a oscilar entre 30 y 40 m²/ha. No obstante, algunos estudios arrojan datos de área basal inferiores a los encontrados en el presente estudio. Por ejemplo, Quirós (2002) reportó 30.1 m²/ha para un bosque primario en Boca Tapada de San Carlos. Además, para la zona de la Península de Osa, Morales (2010) obtuvo un área basal de 35 m²/ha en los bosques primarios del Corredor Biológico y Thomsen (1997) 37.7 m²/ha para un sitio cercano al estudiado. Esto refleja la mayor capacidad de ocupación de sitio de los bosques primarios de esta zona aunado a la gran cantidad de individuos que se encuentran en un área determinada.

Además, CATIE (2001) menciona que el área basal permite determinar el grado de intervención de un bosque, ya que por lo general los bosques no intervenidos reflejan acumulación de área basal en la última clase diamétrica y valores altos de área basal total. En este contexto se puede prever que el bosque de influencia hídrica ha sido sometido a cierto grado de aprovechamiento por que presenta los valores más bajos de área basal en las últimas clases diamétricas y además los datos totales más bajos. Mientras que los bosques de cima y ladera indican que estos ecosistemas no han sufrido alteraciones.

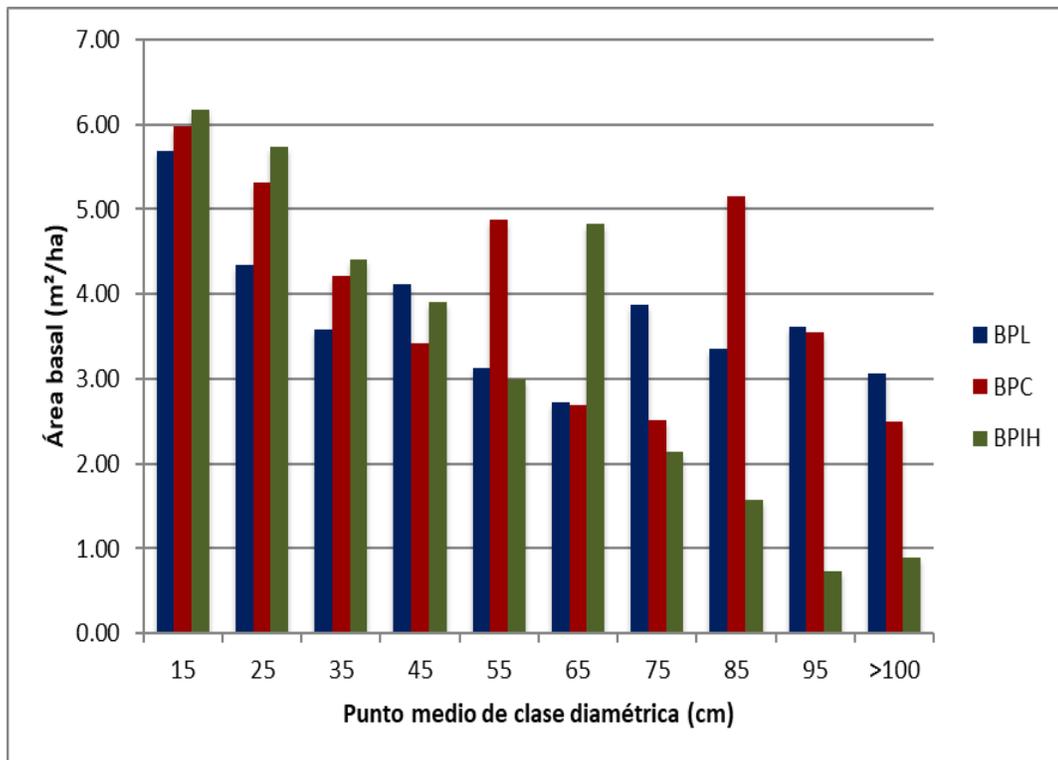


Figura 6. Área basal promedio por clase diamétrica para tres tipos de formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.

6.2.2. Estructura vertical

La clasificación de los estratos verticales muestra que hay un orden decreciente en los tres tipos de formaciones con respecto a la cantidad de individuos y las alturas totales, siendo el piso bajo el que presenta la mayor cantidad, seguido del piso medio y por último el piso alto (figura 7).

Solamente cerca del 2% de las especies se encuentran en los tres pisos para los tres tipos de formaciones vegetales, lo cual indica una gran diversidad florística. Entre estas especies se encuentran *Carapa nicaraguensis* y *Manilkara staminodella* en BPC; *Prioria copaifera* y *Symphonia globulifera* en BPL y *Eschweilera collinsii* en BPIH. Dentro de este contexto, Lamprecht (1990) señala que en los bosques naturales cerca de un 6% del total de especies se ubican en los tres pisos, las cuales son definidas como especies con una distribución vertical continua.

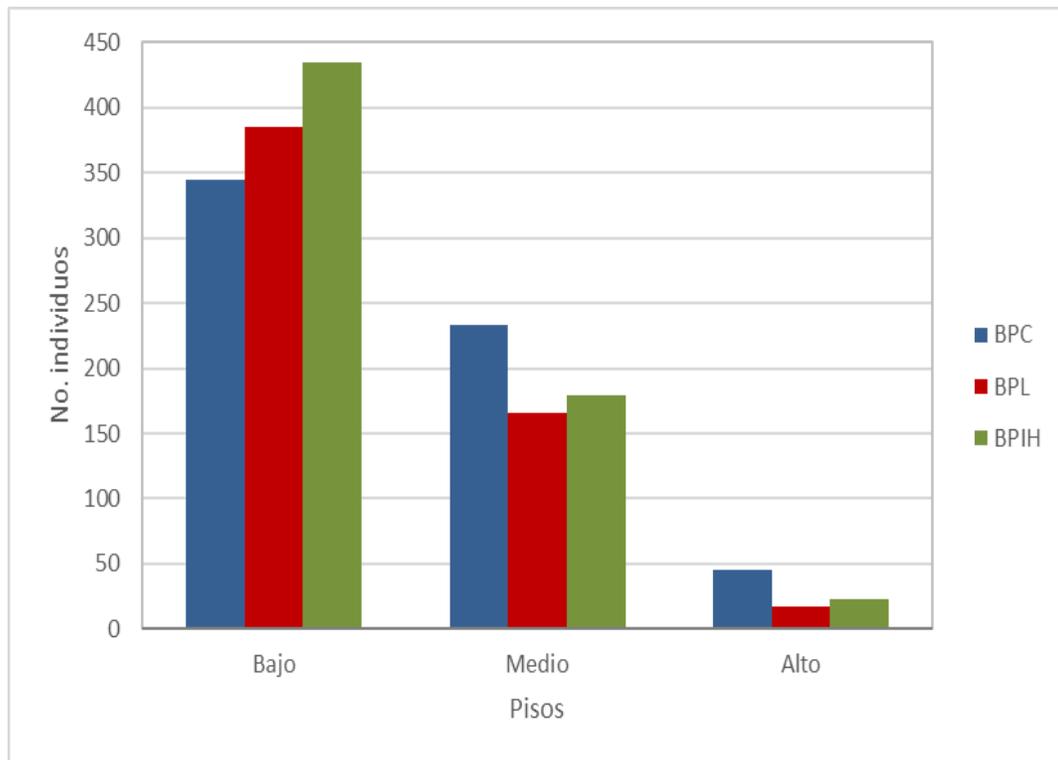


Figura 7. Número de individuos según estrato de altura para tres tipos de formaciones vegetales en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.

Destaca que en el piso bajo el BPC es el que presenta la menor cantidad de individuos (344), no obstante, es el que reporta mayor cantidad en los otros dos pisos (233 y 45 respectivamente). En este sentido, Monge Tenorio et al. (2009) reportaron para un bosque primario intervenido en la Zona Norte de Costa Rica la misma tendencia, donde el piso inferior domina en la cantidad de individuos, seguido del piso medio y el piso alto. Además, Morales (2010) encontró en el Corredor Biológico de Osa mayor abundancia en el piso medio para bosques secundarios menores a 30 años, no así para los bosques secundarios mayores a 30 años y bosques primarios, donde la mayor presencia de individuos se reportó en el piso inferior; demostrando que conforme aumenta la edad del bosque se encuentran más árboles de tamaño pequeño y disminuye la presencia de árboles porte alto.

En el caso BPL y BPIH, se muestra una gran proporción de individuos en el piso inferior (68%) con respecto al piso alto (3%), por lo que se puede prever que estos ecosistemas han sufrido alteraciones

que provocan la apertura de claros al caer individuos de gran tamaño y favorece a la vez el crecimiento de nuevos individuos. En este sentido, Alegría et al. S.f. mencionan que existen especies con una alta capacidad reproductiva que les permite adaptarse rápidamente en un área perturbada y logran un crecimiento rápido en las primeras etapas de vida para lograr establecerse dentro del ecosistema.

6.3. Diversidad funcional

6.3.1. Rasgos funcionales

Los valores descriptivos de los rasgos funcionales (cuadros 6, 7 y 8) muestran que, en general, el BPIH obtuvo los promedios más bajos (a excepción de AFE y %N) con respecto a BPC y BPL. En el caso específico de área foliar, el BPC presenta los datos más altos, lo cual se debe a que hay más especies con hojas compuestas u hojas simples grandes, tal es el caso de *Carapa nicaraguensis*, *Garcinia magnifolia* y *Protium pecuniosum* que representan más del 60% del área foliar total.

Además, se obtuvo un coeficiente de variación (CV) mayor a 150 en el rasgo funcional de área foliar (AF) en los tres bosques evaluados. Esto se debe principalmente a la alta variabilidad que existe entre el área foliar de las especies con hojas simples con respecto a las de hojas compuestas. Un ejemplo de ello se puede apreciar al comparar el área foliar de *Carapa nicaraguensis*, la cual es de 11015.72 cm² con respecto al área foliar de *Symphonia globulifera* que es de 135.2 cm².

Cuadro 6. Valores descriptivos de los rasgos funcionales para las 22 especies evaluadas en el bosque de cima (BPC), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Rasgo Funcional	n	Media	Mediana	Desv. Est.	C.V.	Mínimo	Máximo
AF (cm²)	22	1664.22	419.61	2914.16	175.11	135.20	11015.72
AFE (mm²/mg)	22	12.20	12.50	2.78	22.81	5.29	17.95
CFMS (mg/g)	22	376.76	380.60	46.64	12.38	300.85	493.79
FTF (N/mm)	22	0.79	0.70	0.38	47.75	0.29	2.13
DM (g/cm³)	22	0.63	0.61	0.16	24.92	0.35	0.90
%N	22	1.35	1.33	0.31	23.20	0.86	1.95
%C	22	42.42	41.92	4.00	9.43	34.71	49.84

Asimismo, el rasgo funcional *fuerza tensil foliar* (FTF) presenta valores de coeficiente de variación altos, debido a las diferentes características de las especies en cuanto a la resistencia de ruptura de las hojas. Por ejemplo, en BPC la especie *Garcinia magnifolia* obtuvo una FTF de 2.13 N/mm mientras que en el caso de *Lacmellea panamensis* fue de apenas 0.29 N/mm. Los demás rasgos funcionales muestran un coeficiente de variación menor a 35%, lo cual indica que los datos son más homogéneos.

Cuadro 7. Valores descriptivos de los rasgos funcionales para las 21 especies evaluadas en un bosque de ladera (BPL), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Rasgo Funcional	n	Media	Mediana	Desv. Est.	C.V.	Mínimo	Máximo
AF (cm²)	21	1412.03	583.00	2181.92	154.52	153.86	9831.41
AFE (mm²/mg)	21	13.70	14.29	3.22	23.50	5.77	20.42
CFMS (mg/g)	21	355.71	361.39	47.57	13.37	266.40	426.54
FTF (N/mm)	21	0.84	0.76	0.41	49.22	0.42	2.38
DM (g/cm³)	21	0.61	0.62	0.14	22.60	0.35	0.90
%N	21	1.57	1.59	0.40	25.22	0.85	2.32
%C	21	41.38	42.27	3.59	8.69	34.23	45.79

Algunos autores (Aquino 2009; Fernández 2007) reportaron datos similares para bosques muy húmedos en la zona de Sarapiquí, Costa Rica, donde el área foliar (AF) obtuvo el mayor coeficiente de variación, seguido del rasgo de unidad mínima foliar (FOL) y fuerza tensil foliar (FTF) y, donde rasgos funcionales como AFE, CFMS, DM y N alcanzaron los CV menores a 30%. Ambos autores

mencionan que el alto CV en el rasgo de área foliar se debe a la elevada variabilidad generada por parte de las hojas de las palmas.

Con respecto al contenido nutricional foliar, el BPC es el que reporta el promedio más bajo en nitrógeno (1.35%), no obstante, muestra el promedio más alto de carbono (42.42%) en comparación con los otros bosques estudiados. Asimismo, en el BPIH se encontró la media más elevada en el contenido de nitrógeno (1.89%) y el contenido más bajo de carbono (40.96%). Montes-Pulido et al. (2017) reportaron en promedio 42.98% de carbono (C) y 2.38% de nitrógeno (N) en un bosque seco en el Caribe colombiano, e indican que estos rasgos funcionales, junto con AFE y CFMS, están determinados con el ingreso que se obtiene de carbono por medio del proceso fotosintético.

Cuadro 8. Valores descriptivos de los rasgos funcionales para las 25 especies evaluadas en un bosque de influencia hídrica (BPIH), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Rasgo Funcional	n	Media	Mediana	Desv. Est.	C.V.	Mínimo	Máximo
AF (cm²)	25	1548.92	700.01	2444.73	157.83	141.49	10256.10
AFE (mm²/mg)	25	14.84	14.79	4.74	31.91	5.96	26.93
CFMS (mg/g)	25	324.67	308.29	65.24	20.09	214.62	472.49
FTF (N/mm)	25	0.66	0.66	0.25	37.47	0.39	1.58
DM (g/cm³)	25	0.56	0.55	0.16	29.22	0.20	0.84
%N	25	1.89	1.91	0.33	17.52	1.31	2.81
%C	25	40.96	41.25	3.32	8.11	31.92	46.08

6.3.2. Tipos Funcionales de Plantas

Se identificaron tres Tipos Funcionales de Plantas (TFP) para cada tipo de formación vegetal evaluado y para el conjunto de especies a nivel general. A continuación, se describen los TFP en cada parcela y a nivel general.

6.3.2.1. Bosque de cima (BPC)

El dendrograma muestra que, para el BPC, el TFP1, TFP2 y TFP3 están conformados por 9, 8 y 5 especies respectivamente (figura 8). El TFP1 se caracteriza por contener especies con valores bajos

de área foliar (AF), al igual que la fuerza tensil foliar (FTF) y el contenido de carbono (%C). No obstante, reporta altos valores de área foliar específica (AFE) y contenido de nitrógeno (%N). Destaca la especie *Brosimum guianensis* con mayor contenido de nitrógeno (1.95%) en este TFP. El TFP2 abarca especies con baja densidad de madera (DM), valores medios de contenido de carbono (%C) y un área basal alta (figura 9). En este sentido, Monge-Pulido et al. 2017 mencionan que la alta combinación de AFE y contenido de nitrógeno puede representar un alto impacto en cuanto a productividad primaria y ciclaje de nutrientes a nivel de ecosistema.

En el caso del TFP3, se encuentran especies con área foliar específica (AFE) baja, al igual que el contenido de nitrógeno (%N). No obstante, poseen altos valores de densidad de madera (DM), fuerza tensil foliar (FTF) y contenido de carbono (%C) (figura 9). Destaca la especie *Garcinia madruno* como la que posee el valor más elevado de DM con 0.9 g/m^3 , y *Garcinia magnifolia* con la FTF más alta (2.13 N/mm). Además, la especie *Heisteria concinna* es la que reporta el contenido de carbono más alto con 49.84%.

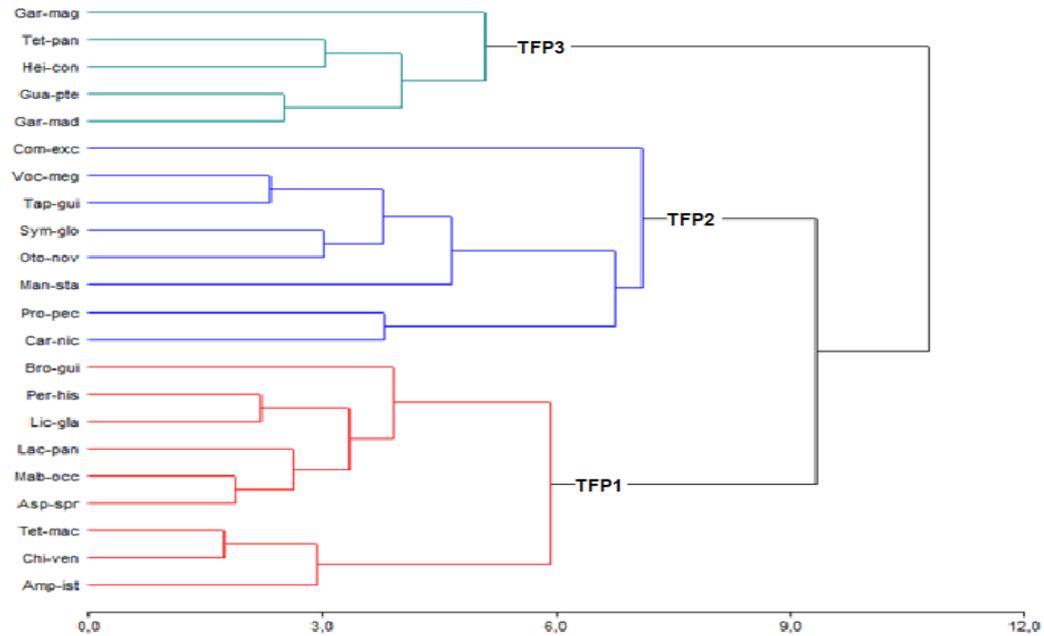


Figura 8. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C para un bosque de cima en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

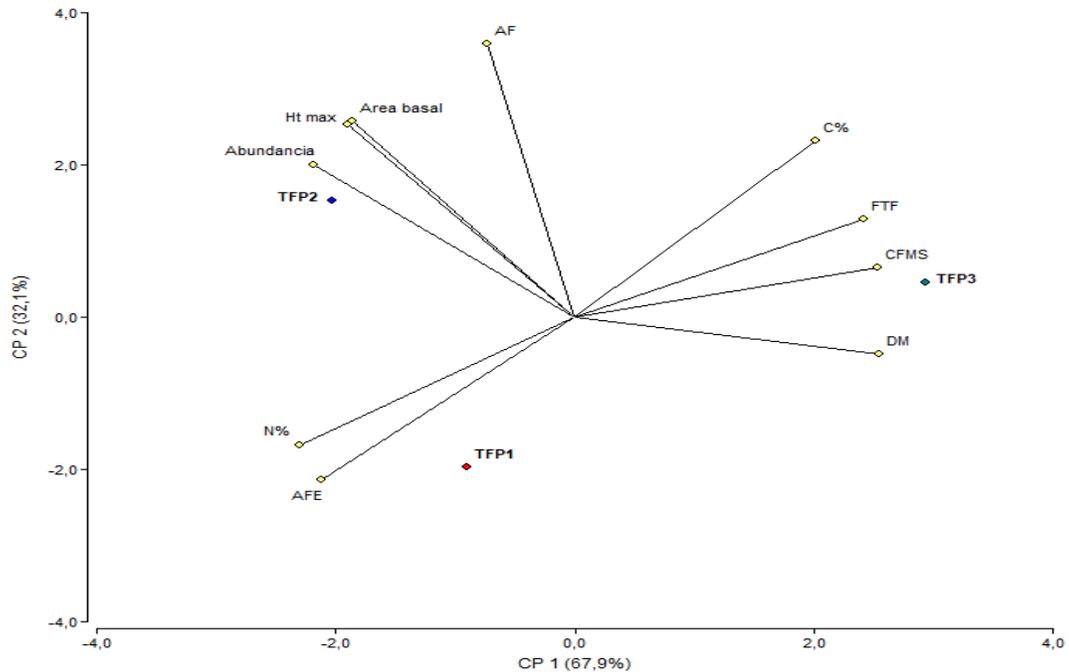


Figura 9. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en el bosque de cima y la relación con las variables evaluadas.

6.3.2.2. Bosque de ladera (BPL)

En este bosque los TFP1, TFP2 y TFP3 están compuestos por 14, 2 y 5 especies respectivamente (figura 10). En el TFP1 predominan especies con alto CFMS y DM, además de valores bajos de fuerza tensil foliar y contenido de nitrógeno. Por su parte, el TFP2 se caracteriza por poseer especies con elevada área AF y FTF (valor más alto *Garcinia madruno* con 2.38 N/mm) (figura 11), aunado a una baja AFE y bajo contenido de nitrógeno. En el TFP2 resalta *Carapa nicaraguensis* como la especie que reporta mayor AF (9831.4 cm²) y el menor contenido de nitrógeno (0.85%).

El TFP3 está dominado por especies con bajo CFMS y DM. No obstante, es el que reporta los valores más altos de contenido de carbono (*Symphonia globulifera* con 45.79%) y nitrógeno (*Virola surinamensis* con 2.32%).

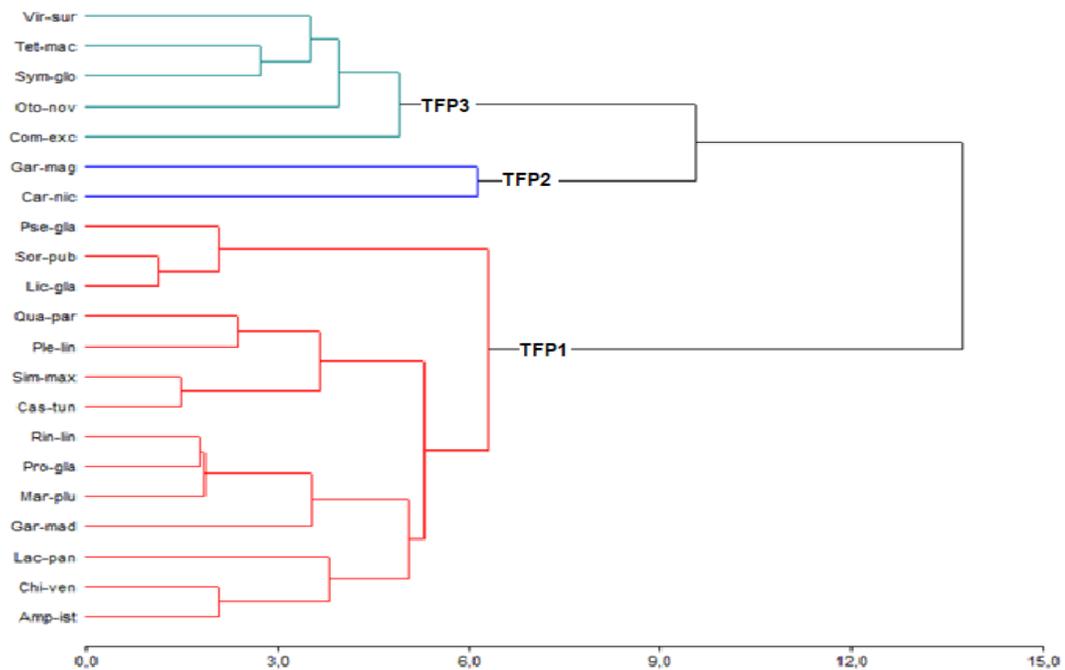


Figura 10. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C para un bosque de ladera en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

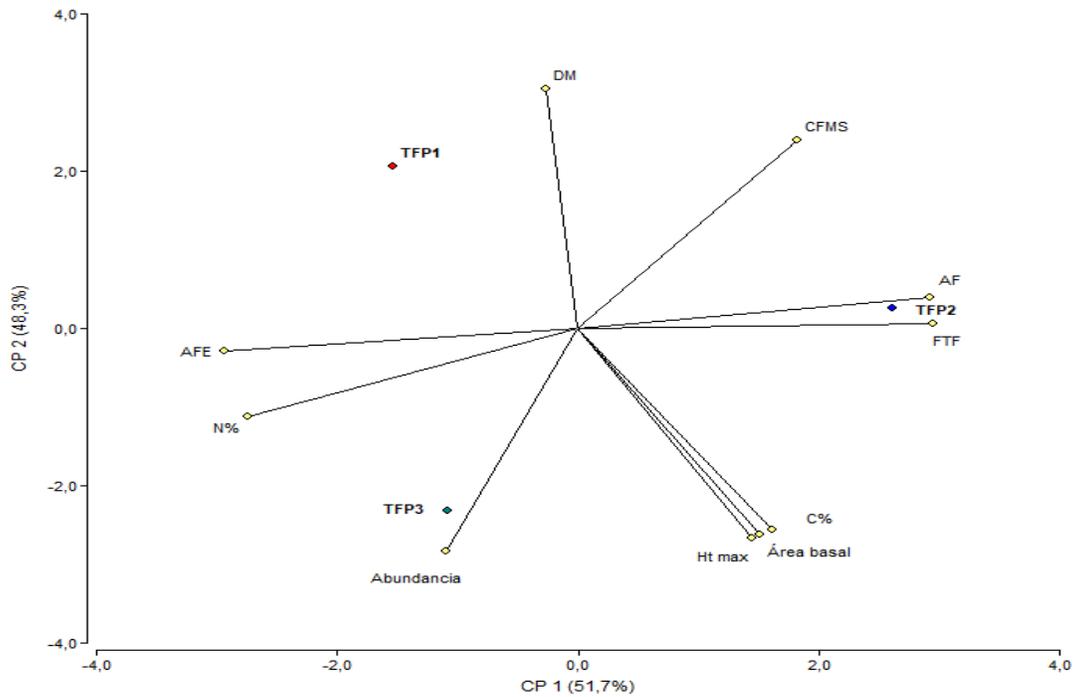


Figura 11. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en el bosque de ladera y la relación con las variables evaluadas.

6.3.2.3. Bosque de influencia hídrica (BPIH)

El TFP1 del bosque de influencia hídrica está compuesto de 12 especies, seguido del TFP2 y TFP3 con 8 y 5 especies respectivamente (figura 12).

En este bosque destaca *Apeiba tibourbou* como la especie que posee la densidad de madera más baja (0.2 g/cm^3), pero el valor más alto de contenido de nitrógeno (2.81%). Además, *Aspidosperma myristicifolium* con el mayor contenido de carbono (46.08%) y entre las especies con mayor FTF (0.88 N/mm), solamente por debajo de *Oecopetalum greenmanii* (1.58N/mm).

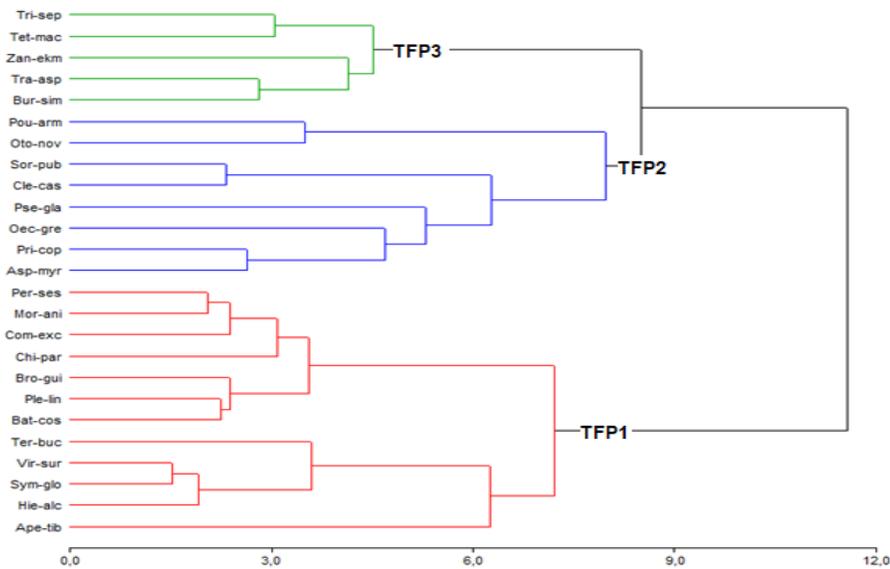


Figura 12. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C para un bosque de influencia hídrica en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

El TFP1 posee especies con alta AFE y contenido de nitrógeno, aunado a una baja FTF. El TFP2 contiene especies con alta FTF y valores bajos de AFE y contenido de nitrógeno. Por su parte, el TFP3 abarca especies con alta AF pero valores bajos de AFE, FTF, DM y contenido de nitrógeno (figura 13).

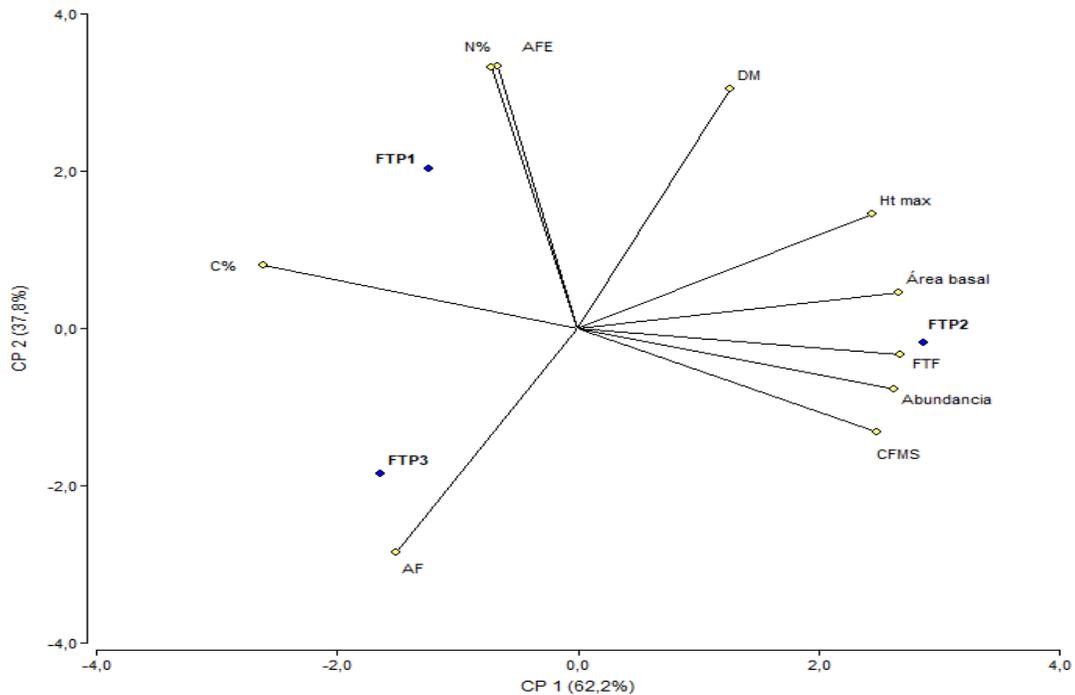


Figura 13. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en el bosque de influencia hídrica y la relación con las variables evaluadas.

6.3.2.4. Evaluación general

A nivel general, se analizaron los rasgos funcionales de las 47 especies presentes en los 3 tipos de formaciones vegetales (BPC, BPL y BPIH). El TFP1 se conformó por 19 especies, seguido del TFP2 con 17 y el TFP3 con 11 especies (figura 14).

El TFP1 está dominado por especies cuyos contenidos son bajos de AF, pero con valores altos de CFMS, DM y FTF. En este TFP destacan las especies *Garcinia magnifolia* y *Garcinia madruno* (cuadro 9). La primera reporta la FTF más elevada y la segunda la DM más alta de los tres tipos de formaciones vegetales estudiados; esto demuestra que el género *Garcinia* puede presentar una mayor capacidad de soportar ruptura de las hojas (Bermeo, 2010) y resistencia a daños a la madera por ataque de plagas y enfermedades (Martínez, Fernández, Álvarez, García y Martínez, 2014).

Cuadro 9. Especies agrupadas por TFP en tres bosques evaluados en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Tipo Funcional de Planta (TFP)	Especies
TFP1	<i>Amphitecna isthmica, Aspidosperma myristicifolium, Aspidosperma spruceanum, Batocarpus costaricensis, Chimarris parviflorum, Garcinia madruno, Garcinia magnifolia, Guarea pterorhachis, Heisteria concinna, Licania glabriflora, Mabea occidentalis, Marila pluricostata, Oecopetalum greenmanii, Protium glabrum, Pseudolmedia glabrata, Qualea paraensis, Rinorea lindeniana, Sorocea pubivena, Tetragastris panamensis</i>
TFP2	<i>Apeiba tibourbou, Brosimum guianense, Castilla tunu, Cleidion castaneifolium, Compsonera excelsa, Hieronyma alchorneoides, Lacmellea panamensis, Mortoniodendron anisophyllum, Otoba novogranatensis, Perebea hispidula, Perrottetia sessiliflora, Pleuranthodendron lindenii, Simira maxonii, Symphonia globulifera, Terminalia bucidoides, Tetrathylacium macrophyllum, Virola surinamensis</i>
TFP3	<i>Bursera simaruba, Carapa nicaraguensis, Manilkara staminodella, Poulsonia armata, Prioria copaifera, Protium pecuniosum, Tapirira guianensis, Trattinnickia aspera, Trichilia septentrionalis, Vochysia megalophylla, Zanthoxylum ekmanii</i>

El TFP2 está compuesto por especies con bajo CFMS y alta AFE y contenido de nitrógeno. En este TFP es relevante destacar la especie *Apeiba tibourbou*, ya que es la que posee el valor más bajo de FTF (0.39 N/mm) y DM (0.20 g/cm³), sin embargo, es la que reporta el contenido de nitrógeno más elevado (2.81%).

En el caso del TFP3, está conformado por especies con bajos contenidos de AFE y DM, además de valores altos de AF y AB (figura 15). En este TFP se puede recalcar que más del 70% de las especies poseen hojas compuestas, lo que hace que reporte valores altos de AF, además por la alta

capacidad de dominar el ecosistema (alta AB), sin embargo, se caracterizan por sus maderas poco densas. Bermeo (2010) clasifica este grupo de especies como adquisitivas.

Para entender mejor la agrupación por medio de los tipos funcionales de plantas, cuando se categorizan las especies según el valor obtenido de un rasgo funcional en un determinado sitio y momento se denomina atributo (López et al. 2007). Por ello, al variar algunos atributos funcionales de algunas especies, por medio de gradientes ambientales o tipos de formaciones vegetales, implica que diferentes individuos o fenotipos, ecotipos o estadíos de una misma especie puedan abarcar distintos grupos funcionales (Burgos 2012; López et al. 2007); ya sea de respuesta o efecto, al sujetarse a los caracteres funcionales utilizados (fisiológico, florístico, morfológico o fenológico).

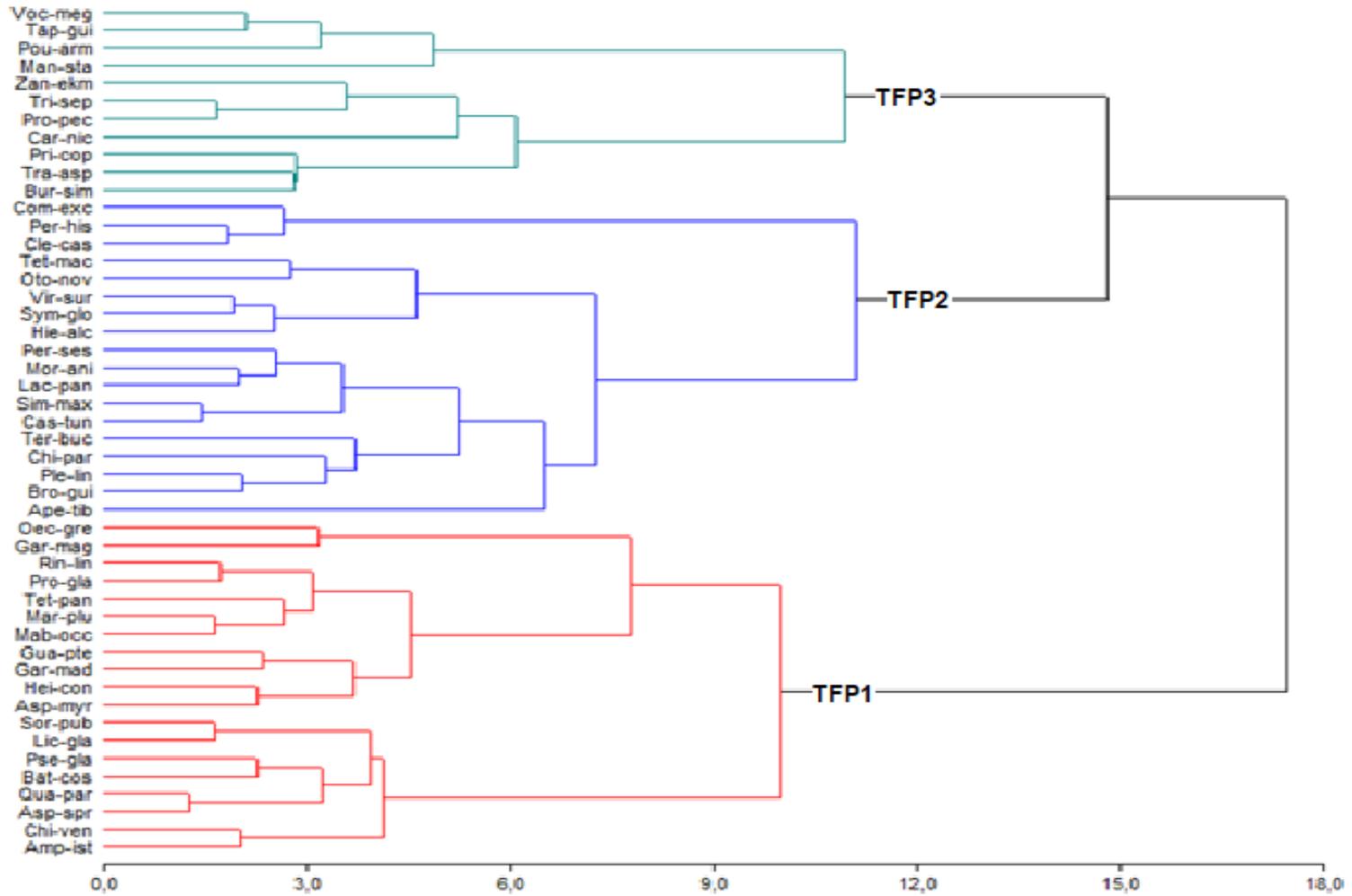


Figura 14. Dendrograma a través de los rasgos funcionales AF, AFE, CFMS, FTF, DM, N y C en tres bosques evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

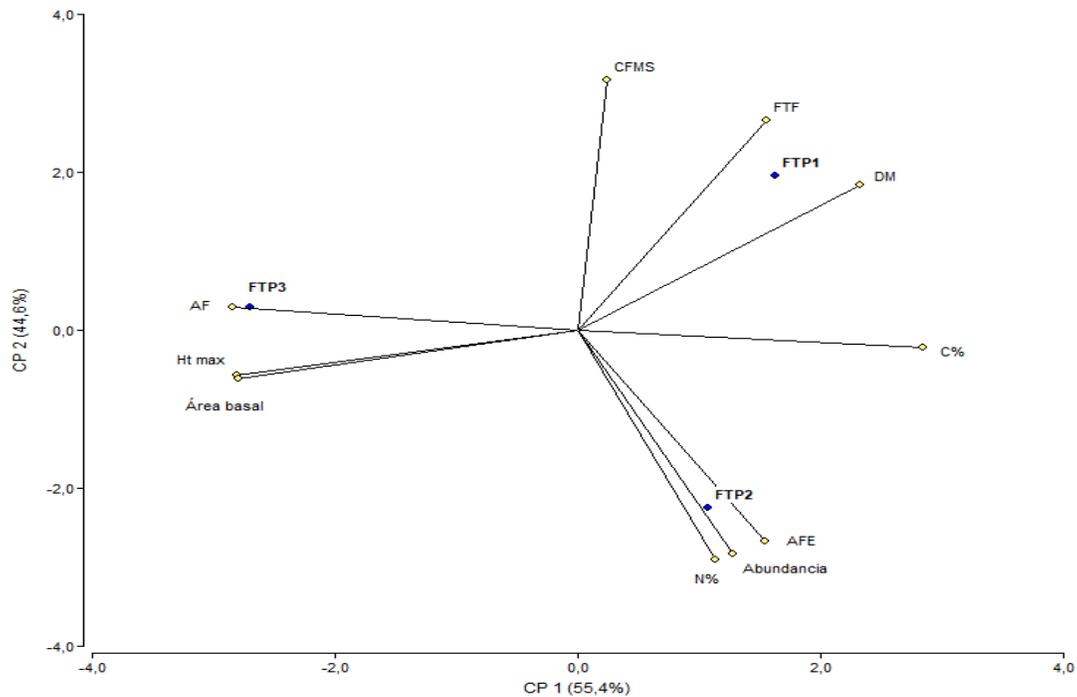


Figura 15. Análisis de componentes principales de los tres tipos funcionales de plantas identificados en los tres bosques estudiados y la relación con las variables evaluadas.

6.3.3. Índices de diversidad funcional

El índice FAD1 se refiere al número de combinaciones distintas de rasgos dentro de la comunidad (Walker et al. 1999). En este caso corresponde al número de especies muestreadas en cada tipo de formación vegetal, el cual es de 25 en BPIH, 22 en BPC y 21 en BPL (cuadro 10).

Con respecto al índice FAD2, representa la suma de las distancias estandarizadas entre todos los pares de especies en el espacio de los rasgos funcionales (Walker et al. 1999). El bosque de influencia hídrica, al ser el ecosistema que reporta la mayor cantidad de especies, es el que registra el valor más alto de este índice funcional con 1137.08, seguido de BPC con 843.15 y BPL con 768.6.

El índice de Riqueza Funcional (FRic) estima el volumen funcional de las especies en el espacio de los rasgos en la comunidad (Villéger, Mason, y Mouillot, 2008). En el presente estudio, el BPIH es

el que reporta mayor valor en este índice (6.21), mientras que BPC y BPL (3.13) representan la misma riqueza funcional entre las especies (cuadro 10).

El índice de divergencia funcional (FDiv) refleja cómo se distribuye la abundancia dentro del volumen del espacio de los rasgos funcionales. El rango de este índice varía entre 0 y 1, cuanto más se acerca el valor a cero indica que las especies dominantes se encuentran dentro del centro de gravedad del volumen ocupado, mientras que entre más se acerca a uno indica que estas especies están más alejadas del centro de gravedad (Villéger et.al. 2008). En este caso, los valores se distribuyen en 0.80 para BPC, 0.84 y 0.88 para BPIH y BPL respectivamente, lo cual refleja que en todos los bosques estudiados hay especies dominantes, tal es el caso de *Compsonaura excelsa* en BL y BPC, así como *Cleidion castaneifolium* en BPIH.

Con respecto al índice de dispersión funcional (FDis), se refiere a la distancia promedio de cada especie al centroide de todas las especies en el espacio rasgo de toda la comunidad (Laliberté y Legendre, 2010). El centroide es afectado por las especies con alta dominancia, al tomar en cuenta la abundancia de estas y, además, es escasamente afectado por la riqueza de las mismas (Botta-Dukát, 2005, como se citó en Cardoza, 2011). Este índice presenta la misma tendencia de FDiv, donde BPL posee el mayor valor (2.69), seguido de BPIH (2.56) y BPC (2.39) respectivamente (cuadro 10). No obstante, los 3 bosques reportan valores muy altos en este índice, lo cual muestra una amplia dispersión funcional en estos ecosistemas, independientemente del tipo de formación vegetal.

El estudio de los ecosistemas por medio de los índices de diversidad funcional es de gran importancia, ya que abarca la diversidad y riqueza florística y simplifica las funciones de las especies (Walker 1992; Díaz y Cabido, 1997, Petchey y Gaston, 2002). Es por ello que la aplicación de este enfoque en un sitio como la Península de Osa, donde se registra cerca del 50% de todas las especies conocidas en el territorio de Costa Rica (Rosero-Bixby, Maltonado Ulloa, y Bonilla Carrión, 2002), se vuelve trascendental desde la óptica del manejo forestal.

Cuadro 10. Índices de diversidad funcional estimados para tres tipos de formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

<u>Tipo de formación vegetal</u>	<u>FAD1</u>	<u>FAD2</u>	<u>FRic</u>	<u>FDiv</u>	<u>FDis</u>
BPC	22	843.15	3.13	0.80	2.39
BPIH	25	1137.08	6.21	0.84	2.56
BPL	21	768.6	3.13	0.88	2.69

6.4. Grupos ecológicos funcionales

La clasificación de las especies de acuerdo a los grupos ecológicos funcionales (gremios ecológicos) mostraron una gran abundancia de especies heliófitas durables en los tres bosques, seguido de las esciófitas y en menor cantidad las heliófitas efímeras (figura 16). La dominancia de especies heliófitas durables y esciófitas demuestra que los bosques evaluados no han sufrido procesos de perturbación elevados que favorezcan la apertura de claros y por ende el desarrollo de especies con requerimientos de luz altos (heliófitas efímeras).

Dentro de las especies heliófitas efímeras se encontraron *Gloeospermum diversipetalum*, *Cecropia insignis*, *Cecropia obtusifolia* y *Trichospermum galeottii*. Ejemplos de especies heliófitas durables son *Hymenaea courbaril*, *Ruptiliocarpon caracolito*, *Aspidosperma myristicifolium*, *Protium pecuniosum*, *Tapirira guianensis*, *Terminalia bucidoides* y *Virola surinamensis*. Como parte de especies esciófitas, se reportaron *Brosimum guianense*, *Calatola costaricensis*, *Cynometra hemitomophylla*, *Garcinia madruno*, *Minquartia guianensis*, *Vantanea barbourii* y *Stephanopodium costaricense*.

Algunos autores (Budowski, 1965; Finegan, 1996, como se citó en Sanchún y González, 2006) indican que tanto las especies heliófitas efímeras y heliófitas durables logran establecerse en estadios de sucesión jóvenes, sin embargo, las primeras llegan a desaparecer debido a que los rangos de luz requeridos para desarrollarse son más amplios y hace que lleguen a tener una vida más corta. En el caso de las heliófitas durables tienen una mayor longevidad y dominan la sucesión secundaria, además se caracterizan por tener altas tasas de crecimiento, lo cual las hace ser importantes desde el punto de vista económico para la producción de madera.

Por su parte, las especies del grupo ecológico funcional esciófita llegan a desarrollarse con bajos niveles de luminosidad, por lo que se les facilita el crecimiento una vez que las especies heliófitas llegan a establecerse en el ecosistema (Panayotou & Ashton, 1992). Esto hace que la competencia a nivel de dosel crezca y por ende las especies heliófitas efímeras empiezan a disminuir su presencia. De esta manera, los grupos ecológicos permiten clasificar las especies de tal manera que permiten tener una opción práctica de manejo de los bosques naturales con gran diversidad florística en contraste con el manejo de las especies a nivel individual (Panayotou y Ashton, 1992; Guariguata y Kattan, 2002).

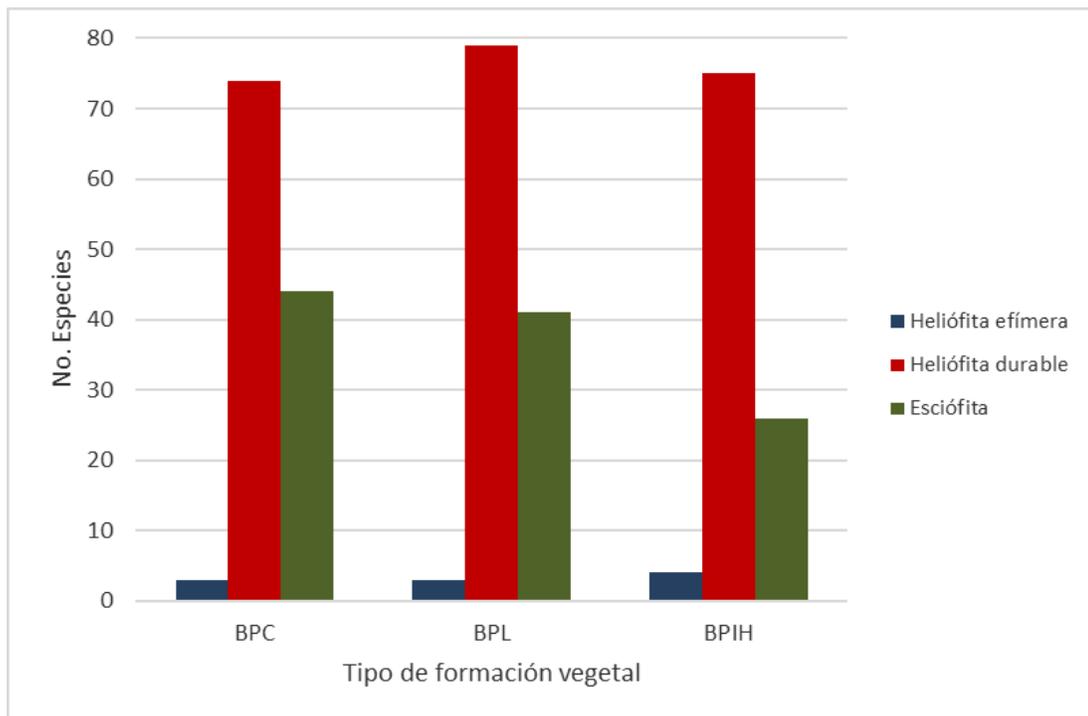


Figura 16. Número de especies según grupo ecológico funcional para tres tipos de formaciones vegetales de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica. BPL: bosque de ladera; BPC: bosque de cima; BPIH: bosque de influencia hídrica.

6.5. Diversidad Funcional en el Manejo Forestal

Algunos autores (Díaz y Cabido 2001, CATIE 2011) mencionan que los nuevos estudios deberían informar más sobre el comportamiento y respuesta funcional de los bosques naturales, y no deberían basarse solamente en la diversidad y riqueza de especies, más aún en sitios florísticamente diversos. Estas nuevas tendencias de investigación contribuyen en la toma de decisiones en cuanto al manejo forestal, ya que dan a conocer el funcionamiento ecosistémico que cumplen las especies dentro del bosque, aunado a su abundancia y distribución.

En el caso de la presente investigación, al ser esta zona altamente diversa, el estudio individualizado de especies se dificulta y la diversidad funcional (específicamente los TFPs), se vuelve en una herramienta muy útil. Por ejemplo, el análisis de los rasgos funcionales permitió identificar especies como *Garcinia madruno* en el bosque de cima, *Licania glabriflora* en el bosque de ladera y *Aspidosperma myristicifolium* en el bosque de influencia hídrica, con densidades de madera de 0.9 g/cm³, 0.81 g/cm³ y 0.75 g/cm³ respectivamente, pero que a la vez registran poca abundancia. Estas especies, al tener altos contenidos de densidad de la madera, se pueden convertir atractivas desde la óptica del aprovechamiento forestal, pero su poca abundancia podría ser una limitante y eventualmente provocar la disminución de la población; por lo que los agrupamientos como los Tipos Funcionales de Plantas toman mayor relevancia porque permiten identificar aquellas especies que cumplen similares e importantes funciones ecosistémicas dentro del bosque y ayudan a tomar decisiones en cuanto a su manejo y conservación.

Igualmente, algunos rasgos funcionales como fuerza tensil foliar y densidad de la madera permitieron identificar que especies como *Garcinia madruno* y *Garcinia magnifolia*, contienen no solamente propiedades importantes en la madera, sino que también se caracterizan por tener una alta capacidad de resistencia a herbívoros por poseer gran capacidad de ruptura de sus hojas. Esto indica que estas especies deben ser estudiadas desde distintas ópticas, como capacidad de reproducción, tasas de crecimiento y desarrollo, ya que cumple funciones ecosistémicas importantes, y además podrían tener un gran potencial comercial.

De igual manera, existen rasgos como tasa de crecimiento en diámetro y altura que permiten clasificar especies con funciones específicas dentro de la dinámica del bosque, pero que solamente se pueden determinar con un monitoreo continuo a través del tiempo. De ahí la importancia de

contar con investigaciones que permitan utilizar herramientas como las parcelas permanentes de muestreo para monitorear parámetros de manejo forestal a través del tiempo.

Estas características de la evaluación de los rasgos funcionales logran determinar y reforzar las ideas de los distintos investigadores, al indicar que el manejo forestal no solamente debe analizarse desde la perspectiva de la diversidad y riqueza de las especies, sino que también se debe trabajar en grupos funcionales y asociado a las distintas funciones ecosistémicas que cumplen estas en el bosque como un criterio más y que permita la toma decisiones en el manejo y conservación.

VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

En total se registraron 62 familias, distribuidas en 180 géneros y 275 especies. La familia más abundante es Fabaceae, seguida de Moraceae y Lauraceae, mostrando un comportamiento similar con respecto a otros estudios realizados en la Península de Osa.

Los índices de diversidad florística indican que los bosques de cima y ladera son más diversos. No obstante, a nivel general se evidencia una gran diversidad de los sitios estudiados con respecto a otros bosques naturales.

A nivel estructural, los tres tipos de formaciones vegetales muestran un alto grado de equilibrio en el ecosistema, al haber gran cantidad de árboles de diámetros menores acompañados de ejemplares de gran desarrollo a lo largo de las clases diamétricas.

Los índices de diversidad funcional lograron determinar que los tres bosques son funcionalmente diversos. Esto se debe en gran parte a la alta riqueza que se registra en cada uno de los sitios estudiados.

Por medio del análisis multivariado de conglomerados se determinaron 3 tipos funcionales de plantas en cada bosque y a nivel general. En BPC sobresale *Garcinia magnifolia* como una de las especies con mayor DM, FTF y % C, sin embargo, registra los valores más bajos de AFE y %N. En BPL destaca la especie *Carapa nicaraguensis* con el mayor AF reportada y el menor contenido de nitrógeno. La especie *Apeiba tibourbou* resalta en BPIH por presentar el valor más bajo de densidad de madera y el contenido de nitrógeno más alto.

El grupo ecológico funcional de heliófitas durables agrupa la mayor cantidad de especies en los tres bosques, seguido de esciófitas y heliófitas efímeras, mostrando la baja perturbación (poca apertura de claros) y un nivel bajo de desarrollo de las especies con altos requerimientos de luminosidad.

El estudio por medio de los tipos funcionales de plantas e índices de diversidad funcional a partir de rasgos funcionales, representa una herramienta práctica para el manejo de los bosques naturales ante las variaciones climáticas y comportamiento de las especies como respuesta o efecto a factores

ambientales. Esto contribuye a entender mejor el funcionamiento ecosistémico y dinámica de los bosques naturales y a mejorar la toma de decisiones desde la óptica de manejo forestal.

Es importante potenciar investigaciones futuras sobre ecología funcional con un mayor número de rasgos funcionales y en diferentes sitios de muestreo para aportar más en cuanto a los procesos de funcionamiento ecosistémico y al comportamiento de las especies bajo diferentes condiciones ambientales.

Es de gran importancia mantener los sitios de muestreo con la mínima intervención humana posible, para realizar este y otros tipos de estudios que permitan monitorear la dinámica de los bosques naturales.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alegría, M., Tello E., Panduro, M., Álvarez V., Macedo B., Rojas, T.,... y Encinas, M. (S.f.). Dinámica de la regeneración natural en claros y frecuencia de claros en bosques de terraza baja, Iquitos- Perú. Centro de Investigación y Enseñanza Forestal (CIEFOR), Perú.
- Aquino, S. (2009). Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional (tesis de maestría). CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Bermeo Estrella, DF. (2010). Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas (tesis de maestría). CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Berry, P. (2002). Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. En MR Guariguata y GH Kattan (Eds.). *Biología y Conservación de Bosques Neotropicales* (83-96). Cartago, Costa Rica.
- Burgos, A. (2012). Diversidad funcional y servicios ecosistémicos en paisajes de Páramo y Bosque Altoandino en Boyacá. *Cultura científica*, 10, 90-100.
- Cardoza Ruiz, F. (2011). Diversidad y composición florística y funcional de los bosques del Parque Nacional Montecristo, El Salvador (tesis de maestría). CATIE, Turrialba, CR.
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J., Díaz, S. (2011). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution*, 2, 233-237.
- Cascante, A., y Estrada, A. (2001). Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica. *Revista Biológica Tropical* 49 (1), 213-225.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). (2001). *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. B Louman, D Quirós; M Nilsson (Eds.). Turrialba, Costa Rica.

- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. F Casanoves, L Pla, J Di Renzo (Eds.). Serie técnica, Informe técnico 384.
- Chan Dzul, A. (2010). Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México (tesis de maestría). CATIE, Turrialba, CR.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.,... y Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- De la Quintana, D. (2005). Diversidad florística y estructura de una parcela permanente en un bosque amazónico preandino del sector del Río Hondo, Área Natural de Manejo Integrado Madidi (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 40, 418-442.
- Díaz, S., y Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463-474.
- Díaz, S; Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646-655.
- Díaz, S., Fargione, J., Stuart Chapin, F., y Tilman, D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biol*, 4(8), 1300-1305.
- Díaz, S., Gurvich, D., Pérez, N., y Cabido, M. (2002). ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 37 (1-2), 135-140.
- Di Rienzo J., Casanoves F., Balzarini, M., Gonzalez L., Tablada, M., y Robledo, C. (2017). InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dossantos Macedo, E. (2014). Almacenamiento de carbono en la biomasa aérea del bosque primario y bosque secundario de la parcela "Muro Huayra", en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Iquitos-Perú. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana.

- Estrada Chavarría, A., Rodríguez González, A., y Sánchez González, J. (2005). Evaluación y Categorización del Estado de las Plantas de Costa Rica. Ed. INBio.
- Fernández Méndez, F. (2007). Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera (tesis de maestría). CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Gallegos Rodríguez, A., González Cueva, G., Hernández Álvarez, E., y Castañeda González, J. (S.f). Determinación de gremios ecológicos de ocho especies arbóreas de un Bosque Tropical de Jalisco, México. Ponencia, V Simposio Internacional sobre Manejo Sostenible de los Recursos Forestales, México.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., y Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry content. *Functional Ecology*, 15, 688–695.
- Godínez Ibarra, O., y López Mata, L. (2002). Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Universidad Autónoma de México. Serie botánica*, 73 (2), 283-314.
- González Mantilla, S. (2011). Análisis integral del aprovechamiento de madera caída en las subcuencas de los ríos Agujas, Drake, Rincón y Tigre, Reserva Forestal Golfo Dulce, Costa Rica (tesis de maestría). Turrialba, Costa Rica.
- Guardia Vaca, S. (2004). Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultural en el bosque secundario "Florencia", San Carlos, Costa Rica (tesis de maestría). CATIE, Turrialba, CR.
- Guariguata, M., y Kattan, G. (2002). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.
- Guzmán, RA. (1997). *Consideraciones Teóricas y Metodologías Prácticas para la Asignación de Gremios Ecológicos para las Especies Forestales de Bosques Húmedos Tropicales*. Santa Cruz, Bolivia.
- Hendry, G., y Grime, J. (1993). *Methods in comparative plant ecology: A laboratory manual*. Chapman & Hall. London, Reino Unido.

- Holdridge, L. (1978). *Ecología basada en las zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica.
- Hooper, D., Chapin, F., Ewe, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S.,... y Wardle, D. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75 (1), 3-35.
- IMN (Instituto Meteorológico Nacional). (2013). Pronóstico de las condiciones climáticas por ciudades. Recuperado de <http://www.imn.ac.cr/>
- Kapelle, M., Castro, M., Acevedo, H., González, L., y Monge, H. (2002). *Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA)=Ecosystems of the Osa Conservation Area (ACOSA)*. D Rueda Araya (Ed.). INBio, Heredia, Costa Rica.
- Laliberté, E., y Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- 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*. Rossdorf, Alemania.
- Lavorel, S., y Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, H., Garnier, E., Harrison, S., McIntyre,... y Urcelay, C. (2007). Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?. JG Canadell, L Pataki (Eds.). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, 13, 149-160.
- Linares Prieto, R. (2000). Bases ecológicas para la silvicultura del bosque natural. Estudio de caso del Catival (*Pnoretum copaiferae*). *Colombia Forestal*, 6 (13), 5-36.
- López, M., González, J., Díaz, S., Castro, I., y Llorente, M. (2007). Biodiversidad y bienestar humano. *Ecosistemas*, 16 (3): 69-80.
- Magurran, A. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London- Sydney.

- Maldonado, T. (1997). Uso de la tierra y fragmentación de bosques. Algunas áreas críticas en el Área de Conservación Osa, Costa Rica. Centro de Estudios Ambientales y Políticas, Fundación Neotrópica. San José, Costa Rica.
- Mason, N., Mouillot, D., Lee, W., y Bastow, W. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- Manzarena, M., y Pinelo, G. (S.f.). Plan silvicultural en unidades de manejo forestal: Reserva de la Biósfera Maya, Petén, Guatemala. E Mora (Ed.). Serie técnica número 3. GT. Recuperado de <http://awsassets.panda.org/downloads/plansilvicultural.pdf>
- Martínez, Y., Fernández, R., Álvarez, D., García, M., y Martínez, E. Evaluación de las propiedades físico-mecánicas de los tableros de madera plástica producidos en cuba respecto a los tableros convencionales. *Revista Chapingo*, 20 (3), 227-236.
- MINAE (Ministerio de Ambiente y Energía). (1997). Decreto Ejecutivo N° 25700-MINAE: Veda de 18 especies forestales. *La Gaceta. Diario Oficial (CR)*, 119 (16), 9-10.
- Monge Tenorio, C., Solano Durán, J., y Castillo Ugalde, M. (2009). Evaluación de la composición florística y estructural en un Bosque Primario intervenido en la zona norte de Costa Rica. *Revista Forestal Kurú*, 6 (19).
- Montes Pulido, C., Parrado Rosselli, A., y Álvarez Dávila, E. (2017). Tipos funcionales de plantas como estimadores de carbono en bosque seco del Caribe colombiano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 241-249.
- Morales Salazar, M. 2010. Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de Bosques Tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica (tesis de licenciatura). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Morales Salazar, M., Vílchez Alvarado, B., Chazdon, R., Ortega Gutiérrez, M., Malavassi Ortiz, E., y Bonilla Guevara, M. (2012). Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú Costa Rica*, 9 (23): 19-28.

- Morera Beita, A. (1998). Estructura y composición florística de los bosques secundarios del piso montano alto en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica (tesis de maestría). Universidad Georgia Augusta de Göttingen, Alemania.
- Ordoñez Díaz, J., Galicia Naranjo, A., Venegas Mancera, N., Hernández Tejeda, T., Ordoñez Díaz, J., y Dávalos Sotelo, R. (2015). Densidad de las maderas mexicanas por tipo de vegetación con base en la clasificación de J. Rzedowski: compilación. *Madera y bosques*, 21, 77-126.
- Panayotou, T., y Ashton, P. (1992). *Not by Timber Alone: Economics and Ecology for Sustaining Tropical Forests*.
- Petchey, O., y Gaston, K. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Petchey, O., Gaston, K. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.
- Poorter, L., Jans, F., Bongers, F., y Van Rompaey, R. (1994). Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 10, 385-398.
- Quesada, R. (2007). *Los Bosques de Costa Rica*. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.
- Quintero Gómez, A., y Amado Ariza, S. (2017). *Análisis de rasgos funcionales asociados a la madera en tres tipos de bosques en Colombia*. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia.
- Quirós Brenes, K. (2002). Informe de Práctica de Especialidad: Composición florística y estructural para el bosque primario del hotel La Laguna del Lagarto Lodge, Boca Tapada de Pital, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. Cartago, Costa Rica.
- Rosero Bixby, L., Maltonado Ulloa, T., y Bonilla Carrión, R. (2002). Bosque y población en la Península de Osa, Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*, 50 (2), 585-598.

- Salgado Negret, B. (2007). Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un Bosque Muy Húmedo Tropical Mesoamericano (tesis de maestría). CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Sanchún, A., y González, J. (2006). Lista de especies arbóreas por gremio ecológico para el Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCVC). Sarapiquí, Costa Rica.
- Solano Rojas, D. (2007). Evaluación del hábitat, paisaje y la población del mono tití (*Cebidae*, *Plathyrrini*: *Saimiri oerstedii oerstedii*) en la Península de Osa, Costa Rica (tesis de maestría). Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- Thomsen, K. (1997). Potential of non-timber forest products in tropical rain forest in Costa Rica (tesis de doctorado). University of Copenhagen. Copenhagen, Dinamarca.
- Tilman, D. (2001). Functional Diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity*. SA Levin (Ed.). San Diego, California, Estados Unidos.
- Todd Fredericksen, T., Contreras, F., y Pariona, W. (2001). Guía de Silvicultura para Bosques Tropicales de Bolivia. Editorial El País. Santa Cruz, Bolivia.
- Vilà, M. (1998). Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis*. 13, 105-117.
- Vílchez Alvarado, B., Chazdon, R., y Milla Quesada, V. (2008). Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica: Su valor para la conservación o uso comercial. *Recursos Naturales y Ambiente*, 55: 118-128. Recuperado de <http://www.neoselvas.org/cms/admin/uploads/Vilchez%20et%20al%20118-128.pdf>
- Villéger, S., Mason, N., y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89 (8), 2290-2301.
- Von Gadow, K., Sánchez Orois, S., y Aguirre Calderón, O. (2004). Manejo forestal con bases científicas. *Madera y Bosques*, 10 (2), 3-16.

Walker, B., Kinzing, A., y Langridge, J. (1999). Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, 2: 95-113.

Walker, B. (1992). Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 6 (1), 18-23.

Zamora, N. (2008). Unidades fitogeográficas para la clasificación de ecosistemas terrestres en Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente*, 54:14-20.

Zanne, A., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S y Chave, J. (2009). Global wood density database. Dryad. Recuperado de <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.

VIII. APÉNDICES

Apéndice 1. Lista de especies registradas en el bosque primario de cima (BPC), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Actinidiaceae
<i>Saurauia yasicae</i>
Anacardiaceae
<i>Tapirira guianensis</i>
Annonaceae
<i>Annonaceae</i>
<i>Cymbopetalum costaricense</i>
<i>Guatteria lucens</i>
<i>Oxandra venezuelana</i>
<i>Xylopia sericophylla</i>
Apocynaceae
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>
<i>Aspidosperma spruceanum</i>
<i>Lacmellea panamensis</i>
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i>
Araliaceae
<i>Dendropanax arboreus</i>
Arecaceae
<i>Iriarteia deltoidea</i>
<i>Socratea exorrhiza</i>
Bignoniaceae
<i>Amphitecna isthmica</i>
<i>Macfadyena unguis-cati</i>
Boraginaceae
<i>Bourreria rinconensis</i>
<i>Cordia cymosa</i>
<i>Cordia sp.</i>
Burseraceae
<i>Protium glabrum</i>
<i>Protium panamense</i>
<i>Protium pecuniosum</i>
<i>Protium ravenii</i>
<i>Tetragastris panamensis</i>
<i>Trattinnickia aspera</i>
Calophyllaceae

<i>Calophyllum brasiliense</i>
Caryocaraceae
<i>Caryocar costaricense</i>
Chrysobalanaceae
<i>Chrysobalanaceae</i>
<i>Hirtella sp.</i>
<i>Hirtella tubiflora</i>
<i>Licania glabriflora</i>
<i>Licania operculipetala</i>
<i>Licania sp.</i>
<i>Maranthes panamensis</i>
Clusiaceae
<i>Clusia sp.</i>
<i>Garcinia madruno</i>
<i>Garcinia magnifolia</i>
<i>Symphonia globulifera</i>
Combretaceae
<i>Terminalia bucidoides</i>
Dichapetalaceae
<i>Stephanopodium costaricense</i>
Elaeocarpaceae
<i>Sloanea laurifolia</i>
<i>Sloanea petenensis</i>
Euphorbiaceae
<i>Croton tenuicaudatus</i>
<i>Drypetes standleyi</i>
<i>Mabea occidentalis</i>
<i>Pausandra trianae</i>
Fabaceae
<i>Andira inermis</i>
<i>Copaifera camibar</i>
<i>Hymenaea courbaril</i>
<i>Inga alba</i>
<i>Inga sp.</i>
<i>Inga sp. 3</i>

<i>Inga umbellifera</i>
<i>Lecointea amazonica</i>
<i>Lonchocarpus sp.</i>
<i>Machaerium sp.</i>
<i>Ormosia panamensis</i>
<i>Ormosia sp.</i>
<i>Platymiscium curuense</i>
<i>Prioria copaifera</i>
<i>Pterocarpus violaceus</i>
<i>Swartzia ochracea</i>
<i>Vachellia allenii</i>
Humiriaceae
<i>Vantanea barbourii</i>
Lacistemataceae
<i>Lacistema aggregatum</i>
Lauraceae
<i>Cinnamomum sp.</i>
<i>Lauraceae</i>
<i>Licaria misantlae</i>
<i>Licaria pergamentacea</i>
<i>Licaria sp.</i>
<i>Nectandra hypoleuca</i>
<i>Ocotea laetevirens</i>
<i>Williamodendron glaucophyllum</i>
Lecythidaceae
<i>Couratari guianensis</i>
<i>Eschweilera biflora</i>
<i>Eschweilera integrifolia</i>
<i>Gustavia brachycarpa</i>
Lepidobotryaceae
<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>
Loganiaceae
<i>Strychnos chlorantha</i>
<i>Strychnos peckii</i>
<i>Strychnos sp.</i>
<i>Strychnos sp.</i>
Magnoliaceae
<i>Talauma gloriensis</i>
Malvaceae
<i>Apeiba membranacea</i>
<i>Apeiba tibourbou</i>

<i>Mortoniiodendron cauliflorum</i>
<i>Pachira aquatica</i>
<i>Sterculia allenii</i>
<i>Sterculia recordiana</i>
Marcgraviaceae
<i>Sarcopera sessiliflora</i>
Meliaceae
<i>Carapa nicaraguensis</i>
<i>Guarea guidonia</i>
<i>Guarea pterorhachis</i>
<i>Guarea sp.</i>
Menispermaceae
<i>Anomospermum reticulatum</i>
Metteniusaceae
<i>Calatola costaricensis</i>
<i>Dendrobangia boliviana</i>
Monimiaceae
<i>Siparuna guianensis</i>
Moraceae
<i>Batocarpus costaricensis</i>
<i>Brosimum guianense</i>
<i>Brosimum lactescens</i>
<i>Brosimum utile</i>
<i>Clarisia racemosa</i>
<i>Maquira costaricana</i>
<i>Maquira guianensis</i>
<i>Moraceae</i>
<i>Naucleopsis ulei</i>
<i>Perebea hispidula</i>
<i>Pseudolmedia glabrata</i>
<i>Pseudolmedia spuria</i>
<i>Sorocea affinis</i>
<i>Sorocea pubivena</i>
Myristicaceae
<i>Compsonera excelsa</i>
<i>Otoba novogranatensis</i>
<i>Viola koschnyi</i>
<i>Viola macrocarpa</i>
<i>Viola sebifera</i>
<i>Viola surinamensis</i>
Myrtaceae

<i>Eugenia hammelii</i>
<i>Myrtaceae</i>
<i>Plinia puriscalensis</i>
Olacaceae
<i>Chaunochiton kappleri</i>
<i>Heisteria concinna</i>
<i>Heisteria scandens</i>
<i>Minuartia guianensis</i>
Passifloraceae
<i>Erblichia odorata</i>
Polygonaceae
<i>Coccoloba padiformis</i>
Primulaceae
<i>Ardisia dodgei</i>
<i>Parathesis acostensis</i>
Proteaceae
<i>Panopsis suaveolens</i>
Quinaceae
<i>Quiina macrophylla</i>
Rhizophoraceae
<i>Cassipourea elliptica</i>
Rubiaceae
<i>Chimarrhis latifolia</i>
<i>Chione venosa</i>
<i>Coussarea paniculata</i>
<i>Coussarea psychotriodes</i>
<i>Faramea occidentalis</i>
<i>Genipa americana</i>
<i>Guettarda sanblasensis</i>
Sabiaceae
<i>Meliosma allenii</i>
<i>Meliosma grandiflora</i>
Salicaceae
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>
Sapindaceae
<i>Talisia sp.</i>
Sapotaceae

<i>Chrysophyllum moralesianum</i>
<i>Chrysophyllum sp.</i>
<i>Manilkara staminodella</i>
<i>Micropholis melinoniana</i>
<i>Pouteria durlandii</i>
<i>Pouteria foveolata</i>
<i>Pouteria juruana</i>
<i>Pouteria laevigata</i>
<i>Pouteria sp.</i>
<i>Pouteria subrotata</i>
<i>Pouteria torta</i>
<i>Sarcaulus sp.</i>
Schlegeliaceae
<i>Schlegelia sp.</i>
Stemonuraceae
<i>Discophora guianensis</i>
Ulmaceae
<i>Ampelocera macrocarpa</i>
Urticaceae
<i>Cecropia insignis</i>
<i>Cecropia obtusifolia</i>
<i>Cecropia peltata</i>
<i>Cecropia sp.</i>
<i>Coussapoa parvifolia</i>
<i>Pourouma bicolor</i>
Violaceae
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>
<i>Rinorea hummelii</i>
<i>Rinorea paniculata</i>
<i>Rinorea sp 3.</i>
<i>Rinorea sp.</i>
<i>Rinorea sylvatica</i>
Vochysiaceae
<i>Qualea paraensis</i>
<i>Vochysia ferruginea</i>
<i>Vochysia megalophylla</i>

Apéndice 2. Lista de especies registradas en el bosque primario de ladera (BPL), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Anacardiaceae
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>
<i>Spondias mombin</i>
<i>Tapirira guianensis</i>
Annonaceae
<i>Annona pittieri</i>
<i>Annonaceae</i>
<i>Cymbopetalum costaricense</i>
<i>Duguetia confusa</i>
<i>Guatteria amplifolia</i>
<i>Guatteria diospyroides</i>
Apocynaceae
<i>Aspidosperma spruceanum</i>
<i>Lacmellea panamensis</i>
Araliaceae
<i>Dendropanax arboreus</i>
Arecaceae
<i>Astrocaryum standleyanum</i>
<i>Iriartea deltoidea</i>
Bignoniaceae
<i>Amphitecna isthmica</i>
<i>Amphitecna kennedyae</i>
Boraginaceae
<i>Cordia lucidula</i>
<i>Cordia sp.</i>
Burseraceae
<i>Protium arachouchini</i>
<i>Protium glabrum</i>
<i>Protium pecuniosum</i>
<i>Protium ravenii</i>
<i>Protium sp.</i>
<i>Tetragastris panamensis</i>
<i>Trattinnickia aspera</i>
Calophyllaceae
<i>Calophyllum brasiliense</i>
<i>Calophyllum longifolium</i>
Capparaceae
<i>Capparidastrum discolor</i>

Caryocaraceae
<i>Caryocar costaricense</i>
Celastraceae
<i>Cheiloclinium cognatum</i>
Chrysobalanaceae
<i>Hirtella papillata</i>
<i>Hirtella triandra</i>
<i>Hirtella tubiflora</i>
<i>Licania glabriflora</i>
Clusiaceae
<i>Chrysochlamys grandifolia</i>
<i>Clusia valerioi</i>
<i>Garcinia aguilari</i>
<i>Garcinia madruno</i>
<i>Garcinia magnifolia</i>
<i>Garcinia sp.</i>
<i>Marila pluricostata</i>
<i>Symphonia globulifera</i>
<i>Tovomita longifolia</i>
Combretaceae
<i>Terminalia amazonia</i>
Dichapetalaceae
<i>Stephanopodium costaricense</i>
Elaeocarpaceae
<i>Sloanea obtusifolia</i>
<i>Sloanea picapica</i>
<i>Sloanea rugosa</i>
<i>Sloanea sp.</i>
<i>Sloanea sulcata</i>
Euphorbiaceae
<i>Sapium sp.</i>
Fabaceae
<i>Andira inermis</i>
<i>Bauhinia sp.</i>
<i>Dialium guianense</i>
<i>Dussia sp.</i>
<i>Fairchildia panamensis</i>
<i>Hymenaea courbaril</i>

<i>Inga alba</i>
<i>Inga sp.</i>
<i>Ormosia sp.</i>
<i>Peltogyne purpurea</i>
<i>Prioria copaifera</i>
<i>Pterocarpus sp.</i>
<i>Pterocarpus violaceus</i>
<i>Schizolobium parahyba</i>
<i>Swartzia zeledonensis</i>
<i>Vachellia allenii</i>
Humiriaceae
<i>Vantanea barbourii</i>
Lauraceae
<i>Beilschmiedia brenesii</i>
<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>
<i>Endlicheria formosa</i>
<i>Lauraceae</i>
<i>Licaria misantlae</i>
<i>Licaria pergamentacea</i>
<i>Licaria sp.</i>
<i>Nectandra umbrosa</i>
<i>Ocotea cernua</i>
<i>Persea americana</i>
<i>Pleurothyrium golfodulcense</i>
<i>Williamodendron glaucophyllum</i>
Lecythidaceae
<i>Eschweilera integrifolia</i>
Lepidobotryaceae
<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>
Loganiaceae
<i>Strychnos peckii</i>
Malvaceae
<i>Apeiba membranacea</i>
<i>Mortoniiodendron anisophyllum</i>
<i>Pachira aquatica</i>
<i>Sterculia allenii</i>
Marcgraviaceae
<i>Marcgravia sp.</i>
Meliaceae
<i>Carapa nicaraguensis</i>
<i>Guarea grandiflora</i>

<i>Guarea pterorhachis</i>
<i>Guarea williamsii</i>
<i>Trichilia septentrionalis</i>
Metteniusaceae
<i>Calatola costaricensis</i>
<i>Dendrobangia boliviana</i>
Moraceae
<i>Batocarpus costaricensis</i>
<i>Brosimum costaricanum</i>
<i>Brosimum guianense</i>
<i>Brosimum lactescens</i>
<i>Brosimum utile</i>
<i>Castilla tunu</i>
<i>Clarisia biflora</i>
<i>Clarisia racemosa</i>
<i>Ficus tonduzii</i>
<i>Maquira guianensis</i>
<i>Moraceae</i>
<i>Perebea hispidula</i>
<i>Pseudolmedia glabrata</i>
<i>Sorocea affinis</i>
<i>Sorocea pubivena</i>
Myristicaceae
<i>Compsonaura excelsa</i>
<i>Otoba novogranatensis</i>
<i>Virola macrocarpa</i>
<i>Virola surinamensis</i>
Myrtaceae
<i>Calyptranthes longicalyptrata</i>
Olacaceae
<i>Chaunochiton kappleri</i>
<i>Heisteria concinna</i>
<i>Minquartia guianensis</i>
Oleaceae
<i>Chionanthus panamensis</i>
Passifloraceae
<i>Erblichia odorata</i>
Primulaceae
<i>Ardisia purpurascens</i>
Quinaceae
<i>Quiina cruegeriana</i>

Rhamnaceae
<i>Ziziphus chloroxylon</i>
Rhizophoraceae
<i>Cassipourea elliptica</i>
Rosaceae
<i>Prunus subcorymbosa</i>
Rubiaceae
<i>Chimarrhis parviflora</i>
<i>Chione venosa</i>
<i>Chomelia venulosa</i>
<i>Coussarea psychotriodes</i>
<i>Faramea occidentalis</i>
<i>Osa pulchra</i>
<i>Pittoniotis trichantha</i>
<i>Ruadgea sp.</i>
<i>Simira maxonii</i>
Rutaceae
<i>Galipea dasysperma</i>
Sabiaceae
<i>Meliosma allenii</i>
<i>Meliosma grandiflora</i>
<i>Meliosma sp.</i>
Salicaceae
<i>Casearia arborea</i>
<i>Casearia hirsuta</i>
<i>Laetia procera</i>
<i>Laetia thamnia</i>
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>
Sapindaceae
<i>Talisia allenii</i>

<i>Talisia nervosa</i>
Sapotaceae
<i>Chrysophyllum argenteum</i>
<i>Chrysophyllum moralesianum</i>
<i>Manilkara staminodella</i>
<i>Micropholis venulosa</i>
<i>Pouteria durlandii</i>
<i>Pouteria filipes</i>
<i>Pouteria glomerata</i>
<i>Pouteria juruana</i>
<i>Pouteria laevigata</i>
<i>Pouteria sp.</i>
<i>Pouteria torta</i>
<i>Sarcaulus sp.</i>
Simaroubaceae
<i>Simaba polyphylla</i>
Ulmaceae
<i>Ampelocera macrocarpa</i>
Urticaceae
<i>Cecropia insignis</i>
<i>Cecropia obtusifolia</i>
<i>Pourouma bicolor</i>
Violaceae
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>
<i>Rinorea lindeniana</i>
<i>Rinorea sp.</i>
<i>Rinorea sylvatica</i>
Vochysiaceae
<i>Qualea paraensis</i>
<i>Vochysia megalophylla</i>

Apéndice 3. Lista de especies registradas en el bosque primario de influencia hídrica (BPIH), Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

Anacardiaceae
<i>Spondias mombin</i>
<i>Spondias radlkoferi</i>
<i>Tapirira guianensis</i>
Annonaceae
<i>Annona papilionella</i>
<i>Annona pittieri</i>
<i>Annonaceae</i>
<i>Guatteria lucens</i>
<i>Guatteria pudica</i>
<i>Guatteria sp.</i>
<i>Unonopsis pittieri</i>
<i>Xylopia macrantha</i>
Apocynaceae
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>
<i>Lacmellea panamensis</i>
Araliaceae
<i>Dendropanax arboreus</i>
<i>Dendropanax caucanus</i>
Arecaceae
<i>Cryosophila guagara</i>
<i>Iriartea deltoidea</i>
Boraginaceae
<i>Cordia lucidula</i>
Burseraceae
<i>Bursera simaruba</i>
<i>Protium arachouchini</i>
<i>Protium glabrum</i>
<i>Protium panamense</i>
<i>Protium pecuniosum</i>
<i>Protium ravenii</i>
<i>Protium sp.</i>
<i>Tetragastris panamensis</i>
<i>Trattinnickia aspera</i>
Caryocaraceae
<i>Caryocar costaricense</i>
Celastraceae
<i>Perrottetia sessiliflora</i>

Chrysobalanaceae
<i>Licania operculipetala</i>
Clusiaceae
<i>Clusia sp.</i>
<i>Garcinia madruno</i>
<i>Garcinia magnifolia</i>
<i>Marila pluricostata</i>
<i>Symphonia globulifera</i>
Combretaceae
<i>Terminalia bucidoides</i>
Dichapetalaceae
<i>Stephanopodium costaricense</i>
Dilleniaceae
<i>Dilleniaceae</i>
Erythroxylaceae
<i>Erythroxylum macrophyllum</i>
Euphorbiaceae
<i>Alchornea costaricensis</i>
<i>Cleidion castaneifolium</i>
<i>Drypetes standleyi</i>
<i>Pausandra trianae</i>
<i>Sapium laurifolium</i>
Fabaceae
<i>Dussia sp.</i>
<i>Entada gigas</i>
<i>Fabaceae</i>
<i>Fairchildia panamensis</i>
<i>Inga alba</i>
<i>Inga pezizifera</i>
<i>Inga sp.</i>
<i>Lonchocarpus sp.</i>
<i>Peltogyne purpurea</i>
<i>Platymiscium curuense</i>
<i>Prioria copaifera</i>
<i>Pterocarpus sp.</i>
<i>Schizolobium parahyba</i>
Icacinaceae
<i>Oecopetalum greenmanii</i>

Lamiaceae
<i>Vitex cooperi</i>
Lauraceae
<i>Lauraceae</i>
<i>Licaria misantlae</i>
<i>Nectandra sp.</i>
<i>Ocotea helicterifolia</i>
<i>Ocotea insularis</i>
<i>Persea americana</i>
Lecythidaceae
<i>Eschweilera collinsii</i>
<i>Grias cauliflora</i>
Malvaceae
<i>Apeiba membranacea</i>
<i>Apeiba tibourbou</i>
<i>Ceiba pentandra</i>
<i>Goethalsia meiantha</i>
<i>Luehea seemanii</i>
<i>Mortoniendron anisophyllum</i>
<i>Mortoniendron cauliflorum</i>
<i>Mortoniendron sp.</i>
<i>Pachira aquatica</i>
<i>Sterculia recordiana</i>
<i>Trichospermum galeottii</i>
Marcgraviaceae
<i>Marcgravia sp.</i>
Melastomataceae
<i>Conostegia cinnamomea</i>
<i>Miconia multispicata</i>
Meliaceae
<i>Carapa nicaraguensis</i>
<i>Cedrela odorata</i>
<i>Guarea sp.</i>
<i>Guarea williamsii</i>
<i>Trichilia pallida</i>
<i>Trichilia septentrionalis</i>
<i>Trichilia sp.</i>
Metteniusaceae
<i>Calatola costaricensis</i>
Moraceae
<i>Batocarpus costaricensis</i>

<i>Brosimum costaricanum</i>
<i>Brosimum guianense</i>
<i>Brosimum lactescens</i>
<i>Brosimum sp.</i>
<i>Brosimum utile</i>
<i>Castilla tunu</i>
<i>Ficus sp.</i>
<i>Ficus tonduzii</i>
<i>Maclura tinctoria</i>
<i>Moraceae</i>
<i>Perebea hispidula</i>
<i>Poulsenia armata</i>
<i>Pseudolmedia glabrata</i>
<i>Pseudolmedia spuria</i>
<i>Sorocea pubivena</i>
<i>Sorocea affinis</i>
Myristicaceae
<i>Compsonera excelsa</i>
<i>Otoba novogranatensis</i>
<i>Virola koschnyi</i>
<i>Virola surinamensis</i>
Myrtaceae
<i>Calyptranthes chytraculia</i>
Olacaceae
<i>Heisteria concinna</i>
<i>Miquartia guianensis</i>
Oleaceae
<i>Chionanthus panamensis</i>
Phyllanthaceae
<i>Hieronyma alchorneoides</i>
Rubiaceae
<i>Chimarrhis latifolia</i>
<i>Chimarrhis parviflora</i>
<i>Chomelia panamensis</i>
<i>Coussarea psychotriodes</i>
<i>Faramea occidentalis</i>
<i>Faramea suerrensis</i>
<i>Guettarda sanblasensis</i>
<i>Hamelia macrantha</i>
<i>Macrocnemum roseum</i>
<i>Pentagonia sp.</i>

<i>Pittoniotis trichantha</i>
<i>Rubiaceae</i>
Rutaceae
<i>Zanthoxylum ekmanii</i>
Sabiaceae
<i>Meliosma glabrata</i>
Salicaceae
<i>Casearia arguta</i>
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>
<i>Xylosma oligandra</i>
Sapindaceae
<i>Sapindaceae</i>

Sapotaceae
<i>Micropholis melinoniana</i>
<i>Pouteria sp.</i>
<i>Pouteria subrotata</i>
<i>Sapotaceae</i>
Urticaceae
<i>Cecropia insignis</i>
<i>Cecropia obtusifolia</i>
Violaceae
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>
Vochysiaceae
<i>Vochysia megalophylla</i>