

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL  
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

**DIVISIÓN DE EDUCACIÓN  
ESCUELA DE POSGRADO**

Comunidades vegetales en áreas de sucesión secundaria temprana  
en diferentes usos de suelo anterior dentro del Corredor Biológico  
Volcánica Central - Talamanca, Costa Rica

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y la  
Escuela de Posgrado como requisito para optar al grado de**

***MAGISTER SCIENTIAE***

**en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y  
Biodiversidad**

**Laura Brito Pérez**

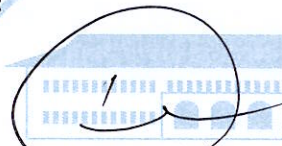
**Turrialba, Costa Rica**

**2025**

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero de la estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

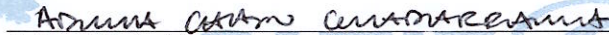
**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE  
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

**FIRMANTES:**



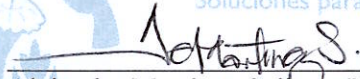
---

Diego Delgado Rodríguez, M.Sc.  
Codirector de tesis



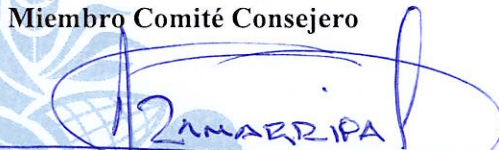
---

Adina Chain Guadarrama, Ph.D.  
Codirectora de tesis



---

Alejandra Martínez-Salinas, Ph.D.  
Miembro Comité Consejero



---

Alfredo Zamarripa Colmenero, Ph.D.  
Decano, Escuela de Posgrado



---

Laura Brito Pérez  
Candidata

**A mis padres.**  
**A mis hijas, mi razón de ser.**

## Agradecimientos

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), Ministerio de Recursos Naturales del Gobierno de Canadá y la Red Latinoamericana de Bosques Modelo por el apoyo financiero brindado a través de una beca para realizar mis estudios de posgrados en CATIE.

A mi comité de tesis, Diego Delgado, Adina Chain Guadarrama y Alejandra Martínez Salinas, por la confianza depositada en mí para desarrollar esta investigación y por su apoyo en el transcurso de ella.

A todos los propietarios y administradores de las fincas, que me permitieron realizar mi investigación en sus áreas.

A Leonel Coto, por la paciencia, humildad y conocimiento, por enseñarme todo lo que sé en campo, por no dejar que me rindiera.

A Sergio Vílchez, por todo el apoyo con el procesamiento de los datos y por lo cual le estaré siempre agradecida.

A mi madre, Juanita, por su apoyo incondicional, por su fortaleza, por enseñarme a no rendirme a pesar de los obstáculos y por la cual me embarqué en esta aventura de superación buscando un mejor futuro.

A mi hermana Yadira, por estar siempre incondicionalmente para la familia, la mejor tía que mis hijas pudieron tener.

A mis tías Gisselle y Zoe, a mi abuela Zoraida, pues en cada una de ustedes tengo un pedacito de mi padre y que hoy estén orgullosas de mí es sentir el orgullo de él.

A mis comadres Weiny y Gabrielle, por ser las mejores madrinas para mis niñas, por darles esos besos y abrazos en mi nombre. No me equivoqué al escogerlas.

A mi uruguayo, Alexander Tió, por escucharme, por ser mi terapeuta, por apoyarme siempre. A ti Ale, gracias por tu amistad incondicional, has demostrado que no importa la distancia cuando se tiene un amigo verdadero.

A Lis y Migue, por abrirme las puertas de su casa y formar esta linda familia cubana que somos en tierras ticas.

A mi familia venezolana, Deisy Rebolledo por el acompañamiento y por hacerme ver la vida desde otra cosmovisión, y José Martín Pinto por la confianza y por darme la oportunidad de crecerme en lo profesional y personal.

A Luis Diego Jiménez, por compartir sus conocimientos y ayudarme con la interpretación de mis datos.

A Yohana, mi pepilla cubana que Costa Rica me regaló y que me ha brindado todo su corazón.

A mis chapinas favoritas: Priscila, gracias por tu amistad sincera; Dilia, gracias por tu apoyo en campo aún sin conocerme, gracias por tu amistad.

A Ada, por convertirse en una amiga especial, por tu calidez y por tu acompañamiento.

A mis chicas de la promoción por ser parte de mi red de apoyo, por mostrarme que somos unas mujeres fuertes y merecedoras de todo lo bueno.

A todos mis compañeros de promoción por mostrarme un poquito de cada una de sus culturas y que de una forma u otra contribuyeron a esta nueva versión en la que me he convertido.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>1. Introducción</b> .....	1
<b>2. Materiales y Métodos</b> .....	3
<b>2.1. Área de estudio</b> .....	3
<b>2.2. Diseño de muestreo</b> .....	4
<b>2.3. Medición de la vegetación y variables de suelo</b> .....	5
<b>2.4. Análisis de los datos</b> .....	6
2.4.1. <i>Estructura, riqueza y diversidad de especies</i> .....	6
2.4.2. <i>Composición de especies</i> .....	7
2.4.3. <i>Relación entre la vegetación por uso de suelo anterior y los factores ecológicos (pendiente, elevación, suelo) y antrópicos (uso de suelo anterior, edad de abandono)</i> ..	7
<b>3. Resultados</b> .....	8
3.1. Descripción general de la vegetación.....	8
3.2. Estructura de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior .....	9
3.3. Riqueza y diversidad de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior .....	11
3.4. Composición de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior	13
3.5. Características del suelo en los sitios muestreados .....	17
3.6. Relación entre elevación, pendiente, suelo y edad de abandono y el área basal, abundancia y diversidad de la vegetación .....	19
<b>4. Discusión</b> .....	23
4.1. Estructura, riqueza, diversidad y composición de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior.....	23
4.2. Relación de los factores ecológicos y antrópicos con la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior.....	26
<b>5. Conclusiones</b> .....	27
<b>6. Literatura Citada</b> .....	29
<b>Anexos</b> .....	38
Anexo 1. Rango de elevación, pendiente, uso de suelo anterior y edad de abandono de los sitios perteneciente a la red de parcelas permanentes y temporales establecida en el CBVCT.....	38
Anexo 2. Características ecológicas de las especies indicadoras según la base de datos de Tropico.org de Missouri Botanical Garden y del Sistema de Información Forestal de Costa Rica. ....	39

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de la fertilidad del suelo según la metodología para la determinación de la capacidad de uso de la tierra en Costa Rica por MGA y MINAE (2019) .....	6
Cuadro 2. Promedio y desviación estándar de la abundancia y área basal para cada uso de suelo anterior con los resultados del ANOVA mediante modelos lineales generalizados y mixtos y el método de comparación de medias de a pares DGC. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tipos de uso de suelo anterior ( $p < 0.05$ ). .....	9
Cuadro 3. Promedio y desviación estándar de los números efectivos de Hill para cada uso de suelo anterior con los resultados del ANOVA mediante modelos lineales generalizados y mixtos y del método de comparación de medias de a pares DGC. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tipos de uso de suelo anterior ( $p < 0.05$ ). .....	12
Cuadro 4. Especies indicadoras ( $p < 0.05$ ) de la vegetación secundaria temprana según uso de suelo anterior, ordenadas por su valor indicador de manera descendente. ....	15
Cuadro 5. Promedio y desviación estándar de pendiente, elevación, edad de abandono y variables físicas y químicas del suelo para cada grupo de vegetación según el uso de suelo anterior con los resultados del ANOVA mediante modelos lineales generalizados y mixtos y del método de comparación de medias de a pares DGC. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tipos de uso de suelo anterior ( $p < 0.05$ ). .....	18
Cuadro 6. Resultados de las regresiones a partir de los modelos lineales generalizadas y mixtos entre las variables de diversidad ( $q_0$ , $q$ , $q_2$ ) y abundancia con las variables físicas y químicas medidas en cada grupo según uso de suelo anterior y donde la elevación obtuvo valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). .....	19
Cuadro 7. Resultados de las regresiones a partir de los modelos lineales mixtos entre el área basal con las variables físicas y químicas medidas en cada grupo según uso de suelo anterior y donde la elevación, concentraciones de fósforo (P) y densidad aparente obtuvieron valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). .....	20
Cuadro 8. Variables de importancia para la composición de especies obtenidas del análisis de redundancia. ....	21

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de cobertura terrestre en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca según Morán-Ordóñez et al. (2022). Los triángulos representan la ubicación de los sitios de muestro seleccionados en el estudio. PPM: parcela permanente de medición, PT: parcela temporal. ....	4
Figura 2. Esquema de las parcelas permanentes de medición en los sitios de estudio. ....	5
Figura 3. Distribución según las clases diamétricas de <b>A.</b> número promedio de individuos y <b>B.</b> área basal para cada tipo de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior. Las barras verticales representan la desviación estándar. Medias con letras comunes no son significativamente diferentes ( $p>0.05$ ). ....	11
Figura 4. Curvas de extrapolación entre el número de especies estimadas( $q_0$ ) y los individuos muestreados para cada grupo de vegetación según el uso de suelo anterior....	12
Figura 5. Distribución según las clases diamétricas del número promedio de especies ( $q_0$ ) para cada tipo de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior. Las barras verticales representan el error estándar. Medias con letras comunes no son significativamente diferentes ( $p>0.05$ ). ....	13
Figura 6. Curvas de rango-abundancia elaboradas para cada uso de suelo. <i>Cecropia obtusifolia</i> (CECROBT), <i>Erythrina poeppigiana</i> (ERYTPOE), <i>Hedyosmum bonplandianum</i> (HEDYBON), <i>Miconia xalapensis</i> (MICOXAL), <i>Musa textilis</i> (MUSATEX) y <i>Vernonanthura patens</i> (VERNPAT). ....	14
Figura 7. Diagrama de ordenación que muestra la relación entre las 39 parcelas de 0.25 ha y las especies indicadoras. Se graficaron los ejes MDS 1 y MDS 2 los cuales explican el 50.8% de la varianza. ....	17
Figura 8. Relación entre las variables de diversidad de $q_0$ ( <b>A</b> ), $q_1$ ( <b>B</b> ), $q_2$ ( <b>C</b> ) y número de individuos ( <b>D</b> ) y la elevación para cada grupo de vegetación según el uso de suelo anterior. ....	20
Figura 9. Relación entre la abundancia y <b>A.</b> elevación, <b>B.</b> concentración de fósforo y <b>C.</b> densidad aparente para cada grupo de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior. ....	21
Figura 10. Diagrama obtenido con el análisis de redundancia RDA que muestra la relación entre la composición de la vegetación con los factores ecológicos y antrópicos para cada uso de suelo anterior. Se graficaron los ejes RDA 1 y RDA 2 los cuales explican el 33.9% de la varianza encontrada. ....	22



## **LISTA DE ACRÓNIMOS, ABREVIATURAS Y UNIDADES**

ANOVA: Análisis de Varianza Univariado

CICE: Capacidad de Intercambio Catiónico Efectiva.

CO<sub>2</sub>: Dióxido de carbono

CBVCT: Corredor Biológico Volcánica - Central Talamanca

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

dap: Diámetro a la altura del pecho

DA: Densidad aparente

GPS: Global Positioning System (Sistema de Posicionamiento Global)

ICE: Instituto Costarricense de Electricidad

IELP: Investigación ecológica a largo plazo

IVI: Índice de Valor de Importancia

m.s.n.m: Metros sobre el nivel del mar

NMDS: Nometric Multidimensional Scaling

PPM: Parcela permanente de medición

RDA: Análisis de redundancia

# Comunidades vegetales en áreas de sucesión secundaria temprana en diferentes usos de suelo anterior dentro del Corredor Biológico Volcánica Central - Talamanca, Costa Rica

Laura Brito Pérez, Diego Delgado, Adina Chain-Guadarrama y Alejandra Martínez

## Resumen

La presente investigación analiza las características de la vegetación en áreas bajo sucesión secundaria temprana con diferentes historias de uso de suelo dentro del Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica y evalúa su relación con factores ecológicos y antrópicos, como base para la gestión forestal sostenible. El estudio abarcó 24 sitios, de los cuales en 15 se establecieron parcelas permanentes (PPM=30) y en nueve parcelas temporales (PT=9) de 50 x 50 m. Estas áreas, previamente dedicadas a potrero, caña o café, tenían entre 1 y 15 años desde su abandono. En cada parcela se midió toda la vegetación con  $\text{dap} \geq 5$  cm y se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. También se tomaron muestras de suelo para un análisis químico completo y se midió la densidad aparente como indicador de compactación. Las variables de estructura (abundancia y área basal) y diversidad (riqueza) se compararon entre los usos de suelo anterior mediante análisis de varianza con modelos lineales mixtos y generalizados. Además, se emplearon análisis multivariados de ordenación y redundancia para explorar las relaciones entre la composición y factores ecológicos (elevación, pendiente, suelo) y antrópicos (uso previo y tiempo de abandono). Los resultados mostraron que existen diferencias significativas entre potrero y café en la abundancia, área basal y riqueza de especies, pero ambos sí difirieron significativamente del uso previo de caña. El uso previo de potrero tuvo la mayor abundancia ( $177.9 \pm 40.4$  individuos/parcela), mientras que el café presentó la mayor área basal ( $3.30 \pm 0.69$  m<sup>2</sup>/parcela). Por el contrario, la caña tuvo los valores más bajos en ambas variables con  $37.9 \pm 10.6$  individuos/parcela y un área basal de  $0.31 \pm 0.83$  m<sup>2</sup>/parcela. En términos de riqueza, los potreros destacaron con los mayores valores ( $18.6 \pm 2.7$  especies), seguidos por el café ( $12.5 \pm 1.9$ ) y la caña ( $6.0 \pm 1.2$ ). En relación con la composición, las especies más importantes en potrero incluyeron *Miconia xalapensis*, *Hedyosmum bonplandianum*, *Vismia macrophylla* y *Urera baccifera*. En café, sobresalieron *Cupressus lusitanica*, *Erythrina poeppigiana*, *Cordia alliodora*, *Montanoa hibiscifolia* y *Cecropia obtusifolia*, mientras que en caña destacaron *Lippia myriocephala*, *Cecropia obtusifolia*, *M. xalapensis* y *Vernonanthura patens*. Se identificaron 25 especies indicadoras, con el mayor número en potreros (n=15), seguido de café (n=9) y caña (n=1). Estas especies se clasificaron en dos gremios ecológicos: heliófitas efímeras y durables, predominando las primeras en café y caña, y las segundas en potreros. No se observaron diferencias significativas en las propiedades del suelo entre los usos previos. Sin embargo, se encontró una relación negativa entre la elevación y las variables abundancia, riqueza, diversidad y área basal. Además, el área basal mostró una relación positiva con las concentraciones de fósforo en el suelo y la densidad aparente. Las variables más importantes para explicar la variación en la composición vegetal incluyeron edad de abandono, pH, acidez, densidad aparente, manganeso y cobre. Los resultados reflejan que la estructura, riqueza y diversidad de la vegetación varían según el uso previo del suelo. La composición de las comunidades vegetales se ajusta a las características descritas en las primeras fases de la sucesión secundaria, con un predominio inicial de especies pioneras heliófitas efímeras que con el tiempo son gradualmente reemplazadas por heliófitas durables. Este estudio constituye un

esfuerzo pionero para caracterizar la vegetación secundaria temprana en el CBVCT y establece la primera red de parcelas permanentes en esta región, lo que permitirá monitorear a largo plazo el proceso de sucesión secundaria en áreas abandonadas. Los hallazgos son esenciales para la conservación y gestión sostenible de los bosques, contribuyendo al entendimiento de las dinámicas ecológicas en paisajes tropicales.

**Palabras claves:** sucesión secundaria temprana, bosque secundario, heliófitas efímeras, heliófitas durables, edad de abandono,

## Abstract

This research analyzes the characteristics of vegetation in areas undergoing early secondary succession with different land-use histories within the Volcánica Central Talamanca Biological Corridor (CBVCT), Costa Rica, and evaluates its relationship with ecological and anthropogenic factors as a basis for sustainable forest management. The study encompassed 24 sites, including 15 sites where permanent plots were established (PPM=30) and 9 sites where temporary plots (PT=9) were measured. Plots were of 50 x 50 m. These areas, previously used for pasture, sugarcane, or coffee, were abandoned between 1 to 15 years ago. In each plot, all vegetation with a diameter at breast height (DBH)  $\geq 5$  cm was measured and identified to the lowest possible taxonomic level. Soil samples were also collected for complete chemical analysis, and bulk density was measured as an indicator of soil compaction. Structural variables (abundance and basal area) and diversity (species richness) were analyzed using ANOVA with mixed and generalized linear models. Additionally, ordination (NMDS) and redundancy analysis (RDA) were employed to explore the relationship between species composition and ecological (elevation, slope, soil) and anthropogenic factors (previous use and abandonment time). The results showed that for abundance, basal area, and richness, no significant differences were found between pasture and coffee, but both differed significantly from sugarcane. Areas previously used for pasture had the highest abundance ( $177.9 \pm 40.4$  individuals/plot), while coffee presented the greatest basal area ( $3.30 \pm 0.69$  m<sup>2</sup>/plot). In contrast, sugarcane showed the lowest values in both variables, with  $37.9 \pm 10.6$  individuals/plot and a basal area of  $0.31 \pm 0.83$  m<sup>2</sup>/plot. Regarding species richness, pasture areas had the highest values ( $18.6 \pm 2.7$  species), followed by coffee ( $12.5 \pm 1.9$ ) and sugarcane ( $6.0 \pm 1.2$ ). In terms of composition, the most important species in pasture included *Miconia xalapensis*, *Hedyosmum bonplandianum*, *Vismia macrophylla*, and *Urera baccifera*. In coffee, key species included *Cupressus lusitanica*, *Erythrina poeppigiana*, *Cordia alliodora*, *Montanoa hibiscifolia*, and *Cecropia obtusifolia*, while sugarcane areas were dominated by *Lippia myriocephala*, *Cecropia obtusifolia*, *M. xalapensis*, and *Vernonanthura patens*. A total of 25 indicator species were identified, with pasture having the highest number (n=15), followed by coffee (n=9) and sugarcane (n=1). These species were classified into two ecological guilds: ephemeral heliophytes and durable heliophytes, with the former predominating in coffee and sugarcane and the latter in pasture. No significant differences in soil properties were observed among previous land uses. However, elevation showed a negative relationship with abundance, richness, diversity, and basal area. Additionally, basal area had a positive relationship with soil phosphorus concentrations and bulk density. The most important variables explaining vegetation composition variability included abandonment age, pH,

acidity, bulk density, manganese, and copper. The results demonstrate that vegetation structure, richness, and diversity vary depending on previous land use. The composition of plant communities aligns with the characteristics described for early secondary succession phases, initially dominated by pioneer ephemeral heliophytes, which are gradually replaced by durable heliophytes over time. This study represents a pioneering effort to characterize early secondary vegetation in the CBVCT and establishes the first network of permanent plots in the region, enabling long-term monitoring of secondary succession in abandoned areas. The findings are essential for forest conservation and sustainable management, contributing to the understanding of ecological dynamics in tropical landscapes.

**Keywords:** early secondary succession, secondary forest, ephemeral heliophytes, durable heliophytes, age of abandonment

## 1. Introducción

Los bosques tropicales han sido deforestados como resultado de la expansión e intensificación de las actividades agrícolas y ganaderas (Cortés-Calderón *et al.*, 2021; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Aide *et al.*, 2012, 2000). A nivel global, la FAO (2020) reporta que entre 1990 y 2020, se perdieron 420 millones de hectáreas por deforestación y para el periodo del 2015 al 2020 más del 90% de esta deforestación ocurrió en la región tropical, con una tasa promedio de 10 millones ha/año (FAO, 2022; 2020). En particular, para la región de Latinoamérica y el Caribe, otros autores reportan aproximadamente 541 835 km<sup>2</sup> de deforestación en el periodo 2001-2010 (Aide *et al.*, 2013), con el 92% de ella ubicada en la región suramericana donde grandes áreas fueron destinadas a producción agropecuaria (Aide *et al.*, 2013).

Sin embargo, en las últimas décadas, en los trópicos las áreas agrícolas han sido con frecuencia, abandonadas y se ha observado un crecimiento del área ocupada por nuevos bosques (Chazdon y Uriarte, 2016; Aide *et al.* 2013). El abandono ocurre principalmente por una reducción en la productividad y rentabilidad de la tierra consecuencia de su sobreexplotación y la consecuente degradación y erosión del suelo (Munroe *et al.*, 2013; Rey *et al.*, 2007), así como también a cambios socioeconómicos o políticos que han influido en los sistemas de tenencia de la tierra, o a los incentivos de mercado, provocando la migración de la población rural hacia zonas urbanas (Rocha *et al.*, 2019; Munroe *et al.*, 2013; Díaz *et al.*, 2011; Aide *et al.*, 2000).

Luego del abandono, es común que en estas áreas inicie un proceso de sucesión secundaria natural, siguiendo procesos ecológicos de colonización de especies y ensamblaje de comunidades (Chazdon y Guariguata, 2016), y como resultado se obtenga el crecimiento de bosques secundarios. De esta manera, los bosques secundarios se definen como toda vegetación leñosa que crece por los procesos de sucesión natural en áreas abandonadas o dejadas en descanso donde la vegetación original fue destruida por la actividad humana (Chazdon y Guariguata, 2016; Guariguata y Ostertag, 2001; Finegan, 1992, 1984) o por perturbaciones naturales (Chokkalingam y De Jong 2001).

De manera general, a través del modelo de sucesión secundaria en un bosque tropical húmedo ocurre un recambio en la composición de especies. Los primeros 30 años de sucesión están dominados por especies pioneras de rápido crecimiento, dependientes de luz y de corta vida (heliófitas efímeras), las cuales son reemplazadas por especies de crecimiento lento y con baja tolerancia a la sombra (especies heliófitas durables) propias de bosques maduros (más de 75 años luego del abandono) (Finegan, 1996). No obstante, luego de 150 años, las heliófitas durables son reemplazadas por especies tolerantes a la sombra (especies esciófitas) características de los bosques primarios (Guariguata y Ostertag, 2001). Desde el punto de vista de la diversidad funcional, estas especies heliófitas efímeras poseen estrategias adquisitivas de recursos (e.g carbono o agua), mientras que las especies heliófitas durables poseen estrategias de conservación de estos (Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2017; Boukili y Chazdon, 2016; Craven *et al.*, 2018; Craven *et al.*, 2015).

En 100 años de sucesión natural, los bosques recuperan rápidamente la riqueza y estructura de especies alcanzando niveles similares a los de un bosque maduro. Sin embargo, la composición sigue siendo distinta, ya que en los bosques secundarios predominan especies diferentes (Finegan, 1996). La recuperación de la riqueza puede darse en unas pocas décadas (e.g. 20 años en campos agrícolas abandonados (Peña-Claros, 2003) o al menos 40

años en pasturas abandonadas (Aide *et al.*, 2000), mientras que la composición puede tardar más de 80-100 años, dependiendo factores como la intensidad del uso previo del suelo y la proximidad de fuentes de semillas (Guariguata y Ostertag, 2001; Finegan, 1996). Estudios recientes indican que, tras 20 años de sucesión, el bosque recupera el 78% de los atributos de un bosque antiguo, siendo el suelo el más rápido en restaurarse (10 años), seguido por la estructura y diversidad (2.5 - 6 décadas), y finalmente, la biomasa y composición (más de 12 décadas) (Poorter *et al.*, 2021).

Las diferencias en los patrones de sucesión secundaria están determinadas por factores limitantes que incluyen desde factores locales asociados al clima y características del suelo (Chazdon y Guariguata, 2016; Holl, 1999); la disponibilidad de bancos de semillas cercanos, la capacidad de dispersión y establecimiento de propágulos (Chazdon, 2008; Guariguata y Ostertag, 2001; Holl, 1999; Finegan, 1996); hasta la historia, estructura y composición del paisaje, con énfasis en la historia del uso del suelo y de la matriz paisajística (Hordijk *et al.*, 2023; Guzman *et al.*, 2021; Chazdon *et al.*, 2007; Chazdon, 2003).

En las últimas décadas, el área de BS en la región tropical ha incrementado, dominando así los paisajes tropicales (Chazdon y Uriarte, 2016; Aide *et al.* 2013). En la región del Neotrópico, se estima que la cubierta forestal secundaria ha aumentado en 0.25 millones de kilómetros cuadrados entre 2000 y 2012 (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Aide *et al.* (2013), en su estudio sobre deforestación y reforestación natural en América Latina y el Caribe, encontraron que entre los años 2001 y 2010, la vegetación leñosa tuvo un aumento neto en el área centroamericana, y específicamente en Costa Rica observaron un aumento de 1628 km<sup>2</sup>. Según el Inventario Nacional Forestal (REDD/CCAD-GIZ-SINAC, 2015), en el 2015 el 64.4% de la superficie boscosa costarricense estaba cubierta por bosques maduros y secundarios, donde estos últimos representaban el 24.3%, convirtiéndose en el segundo ecosistema forestal con mayor extensión en el país. De acuerdo con el mapa de tipos de bosques y otras tierras de Costa Rica para el 2021, la cobertura boscosa del país ha cambiado ligeramente con una extensión de 57.1%, de los cuales el 24.21% corresponde a bosques maduros y el 23.25% a bosques secundarios (Inisefor-UNA, MINAE-Sinac, 2022; Ortiz, 2022).

Actualmente, el interés por el estudio de los BS ha aumentado, no solo debido al incremento en su superficie total, sino también por el mayor reconocimiento de los beneficios ecológicos y económicos que proporcionan estos ecosistemas forestales (Zeng *et al.*, 2019; Bonan, 2008). Los bosques secundarios constituyen importantes sumideros de carbono, debido a que a medida que se regeneran y crecen, capturan y almacenan grandes cantidades de CO<sub>2</sub>, contribuyendo a reducir la concentración de este gas de efecto invernadero en la atmósfera (Heinrich *et al.*, 2021; Chazdon *et al.*, 2016; Chazdon *et al.*, 2010). También desempeñan un papel clave en la conservación de la biodiversidad, en específico de la vida silvestre al proveer hábitats esenciales para muchas especies que han sido desplazadas por la deforestación y otros disturbios, además apoyan la productividad cercanos mediante el soporte de comunidades de polinizadores y controladores de plagas (Chazdon *et al.*, 2009; Dent y Wright, 2009; Finegan, 1996). Otros beneficios que aportan los bosques secundarios son la regulación hídrica, protegiendo cuencas hidrográficas, manteniendo la calidad del agua y reduciendo el riesgo de inundaciones (Bonan, 2008); el control de la erosión del suelo; y servicios de aprovisionamiento, funcionando como una fuente de productos maderables y no maderables (Chazdon *et al.*, 2010), que a menudo son esenciales para las comunidades locales que dependen de ellos para su sustento.

La mayoría de los estudios sobre la composición, abundancia, riqueza y estructura de estos ecosistemas ha sido desarrollada en bosques secundarios maduros (e.g. Reid *et al.*, 2018; Chazdon *et al.*, 2010, 2009; Finegan, 1984), de manera que la información que existe sobre las características y dinámicas de la vegetación secundaria en las etapas iniciales de la sucesión está dispersa en diferentes investigaciones que abordan el tema de la sucesión natural en bosques secundarios de diferentes edades (e.g. Breugel, 2007, 2006; Chazdon, 2007; Ghering *et al.*, 2005; Machado *et al.*, 2005; Guariguata y Ostertag, 2001; Aide *et al.*, 2000; Steininger, 2000; Finegan, 1996). La vegetación en sucesión secundaria temprana es conocida en la región centroamericana como barbecho, charral o guamil (Breugel, 2007). Es la vegetación leñosa caracterizada por el dominio de las especies pioneras de corta vida en las primeras fases de la sucesión natural (Finegan, 1996; Breugel, 2007). Este tipo de vegetación constituye una etapa clave para la regeneración ecológica del ecosistema dado que en ella ocurre el proceso de colonización y reclutamiento del sitio abandonado y comienza a producirse cambios notables en la estructura y composición del paisaje (Breugel, 2007; Aide *et al.*, 2000; Finegan, 1996).

En este contexto, la presente investigación tiene como objetivo general describir las características de la vegetación en áreas bajo sucesión secundaria temprana con diferentes historias de uso de suelo dentro del Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica y evaluar su relación con factores ecológicos y antrópicos, como base para la gestión forestal sostenible. Específicamente esta investigación busca: *i*) describir y comparar la estructura, composición y diversidad de la vegetación secundaria temprana en tres usos de suelo anterior en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica, y *ii*) determinar los factores ecológicos y antrópicos que influyen en las características de la vegetación secundaria temprana para cada uso de suelo anterior.

Estudiar la vegetación en las fases tempranas de la sucesión secundaria contribuye a comprender cómo se producen los procesos de regeneración natural en aquellas áreas abandonadas o puestas en descanso recientemente, así como a comprender su relación con factores ecológicos que potencian su recuperación como son la elevación, propiedades del suelo y la topografía y/o con factores antrópicos como uso anterior del suelo o usos de suelo aledaños, lo cual permitiría abordar lineamientos para la restauración y gestión de bosques en grandes áreas.

## **2. Materiales y Métodos**

### **2.1. Área de estudio**

El estudio se realizó en áreas bajo sucesión secundaria temprana dentro del Corredor Biológico Volcánica - Central Talamanca (CBVCT), el cual tiene una extensión aproximada de 115 mil ha, dentro de los límites de las provincias de Cartago y Limón en Costa Rica (Moran-Ordóñez *et al.*, 2022; Canet, 2008). El CBVCT está ubicado en la vertiente Caribe del país, entre la Cordillera Volcánica Central y la Cordillera de Talamanca, es una iniciativa de conservación establecida con el objetivo de mantener y restaurar la conectividad, a escala local entre las áreas protegidas que lo rodean y, a escala más amplia, entre las áreas boscosas de ambas cordilleras para favorecer la dispersión de las especies entre estas y a través de la región centroamericana, (Moran-Ordóñez *et al.*, 2022; DeClerk *et al.*, 2010). Los usos de suelo predominantes son los bosques con un 57% del área total del corredor, las pasturas (30%) y los usos agrícolas (10%) como el caso de la caña de azúcar y café (Fig. 1).

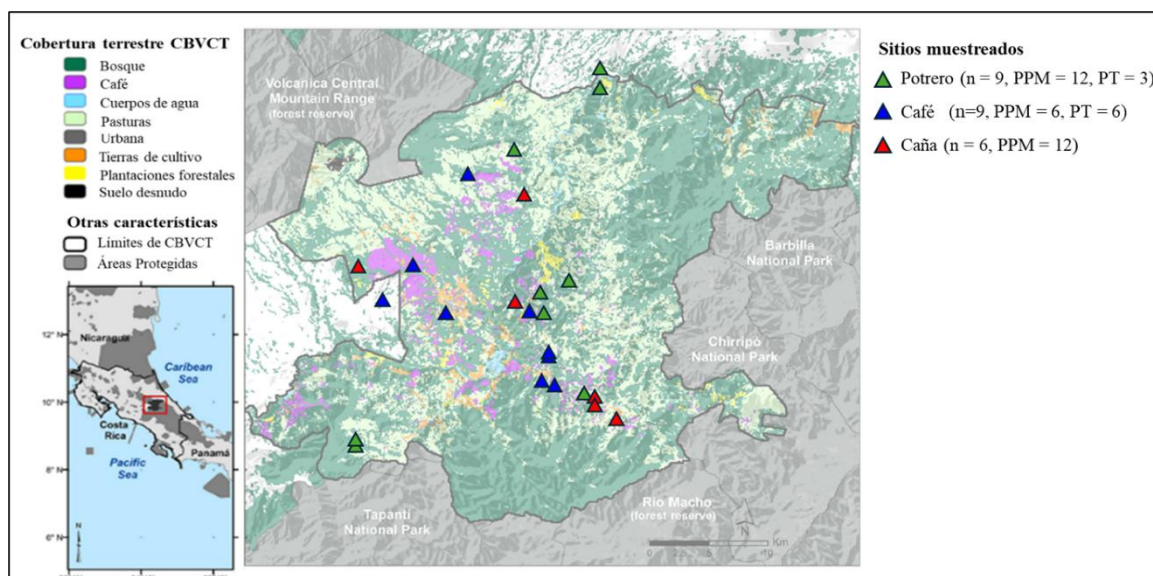


Figura 1. Mapa de cobertura terrestre en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca según Morán-Ordóñez et al. (2022). Los triángulos representan la ubicación de los sitios de muestro seleccionados en el estudio. PPM: parcela permanente de medición, PT: parcela temporal.

## 2.2. Diseño de muestreo

Para evaluar y monitorear la vegetación en los sitios de sucesión secundaria temprana dentro de CBVCT, se seleccionaron 15 sitios en donde se establecieron parcelas permanentes de medición (PPM). En cada uno de los sitios se establecieron dos PPM de 0.25 ha (50mx50m), para un total de 30 PPM, con una distancia mínima de 40 m entre ellas (Fig. 2). En las fincas con una extensión mayor de 500 ha, se establecieron dos sitios de PPM a una distancia mínima entre ellos de 400 m lineales. En todos los sitios se contó con el permiso de los propietarios para mantener las áreas sin modificación durante al menos los siguientes 10 años. Este diseño resultó en el establecimiento de una red de investigación ecológica a largo plazo (IELP) en la cual la Cátedra Latinoamericana de Ecología en Manejo de Bosques Naturales de la Unidad de Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos planea realizar monitoreo a través del tiempo.

Las áreas para el establecimiento de las parcelas de medición se seleccionaron con base en los siguientes criterios: *i*) sitios con 1 a 15 años de abandono, *ii*) con un área mínima de 2 ha, *iii*) alejados de fuentes de aguas (15-20 m), *iv*) cuyo uso de suelo anterior fuera pasturas, café o caña de azúcar y *v*) que antes del abandono tuvieran al menos 7 años de uso continuo del suelo. Para lograr un esfuerzo de muestreo más equitativo entre los usos de suelo anterior se establecieron nueve parcelas temporales de muestreo en fincas más pequeñas (una parcela por finca) del mismo tamaño y que cumplieran con los mismos criterios descritos anteriormente.

En total se establecieron 39 parcelas de muestreo de 50m x 50 m que abarcan un total de 9.75 ha, las cuales corresponden a un total de 24 sitios muestreados, nueve en áreas de potreros abandonadas (12 parcelas permanentes y 3 parcelas temporales), seis en áreas de caña abandonadas (12 parcelas permanentes) y nueve en áreas de café abandonadas (6 parcelas permanentes y 6 parcelas temporales).



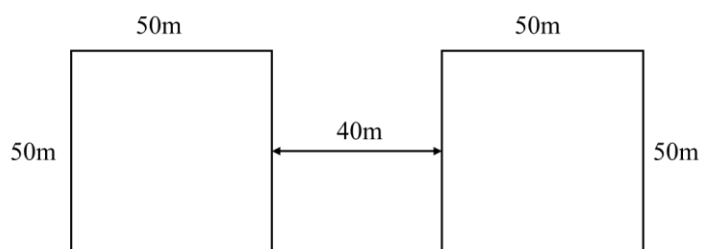


Figura 2. Esquema de las parcelas permanentes de medición en los sitios de estudio.

### 2.3. Medición de la vegetación y variables de suelo

Cada parcela temporal y permanente fue georreferenciada con un GPS Garmin Montana, y se registró la elevación con el altímetro calibrado del GPS y la pendiente máxima con un clinómetro Sunnto. Además, a través de una entrevista a los propietarios o administradores de cada área se obtuvo información sobre la edad del abandono y el uso de suelo anterior (cafetal, pastura o cañaveral).

En cada parcela se midió el diámetro y se identificó a nivel de especie cada uno de los individuos con dap mayor a 5 cm. Cuando no fue posible realizar una identificación taxonómica completa en el campo, se tomaron muestras de hojas, flores y tallos para su posterior identificación por el taxónomo especializado Nelson Zamora del Tecnológico de Costa Rica y con una amplia experiencia en la flora costarricense.

Para el estudio del suelo, se tomó una muestra compuesta en cada parcela. Para ello, se dividieron las parcelas en cuatro cuadrantes de 25 m x 25 m, y se tomaron muestras en el centro de cada cuadrante y una en el centro de la parcela, obteniéndose un total de 5 submuestras, las cuales se homogeneizaron en una sola muestra que se depositó en una bolsa plástica debidamente etiquetada (Veintimilla *et al.*, 2019; Chain-Guadarrama *et al.*, 2012; Sesnie *et al.*, 2009). Todas las muestras fueron tomadas a 30 cm de profundidad utilizando un barreno tras eliminar la hojarasca de la superficie. Posteriormente, siguiendo los protocolos para análisis de suelo empleados y validados por estudios previos (Veintimilla *et al.*, 2019; Chain-Guadarrama *et al.*, 2012), las muestras fueron llevadas al laboratorio de suelos de CATIE para realizar los análisis de textura (porcentaje de arena, arcilla, limo), pH, acidez total, calcio (Ca), magnesio (Mg), potasio (K), fósforo (P), cobre (Cu), manganeso (Mn), zinc (Zn), hierro (Fe) extraíbles, porcentaje de carbono (C) y nitrógeno (N) totales. Los métodos de análisis empleados fueron: *i*) granulometría por el método de Bouyucos para la determinación de la textura; *ii*) pH en agua; *iii*) extracción en Olsen Modificado pH 8.5, para determinación de Cu, Zn, Mn, Fe, K y P; *iv*) extracción en cloruro de potasio 1N para determinación de Ca, Mg y acidez intercambiable; y *v*) carbono y nitrógeno por combustión, en equipo autoanalizador.

Además, se tomó otro grupo de muestras de suelo a una profundidad de 20 cm con un cilindro de volumen conocido (256 cm<sup>3</sup>) en el centro de cada cuadrante para el cálculo de la densidad aparente del suelo (DA). La DA de cada parcela se calculó como el promedio del peso seco entre el volumen del cilindro y se define como masa de suelo seco en una determinada unidad de volumen edáfico (sólidos + poros) (Agostini *et al.*, 2014; Blake y Hartge, 1986). El valor de DA se relaciona con la proporción de poros existente en dicho volumen de suelo y, a su vez, es una medida indirecta de la compactación de este, por lo que a mayor valor de DA (menor proporción de poros), mayor será la compactación.

Para la interpretación de los resultados asociados al suelo se utilizó la metodología para la interpretación de análisis de suelo y cálculo de dosis de enmienda y fertilizante (Mesa, Esquivel y Guevara, 2018; Kass, 2007; Molina y Meléndez, 2002), la cual clasifica los valores pH, acidez total, calcio, porcentaje de saturación y concentración de macro y micronutrientes en óptimos, medios y bajos. También se utilizó la metodología para la determinación de la capacidad de uso de las tierras de Costa Rica del Ministerio de Agricultura y ganadería (MAG) y Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE) (2019) para la clasificación de la fertilidad de suelo (Cuadro 1) y la clasificación de la contaminación por cobre en los sitios estudiados.

*Cuadro 1. Clasificación de la fertilidad del suelo según la metodología para la determinación de la capacidad de uso de la tierra en Costa Rica por MGA y MINAE (2019)*

<b>Fertilidad</b>	<b>Alta</b>	<b>Media</b>	<b>Baja</b>	<b>Muy Baja</b>
Suma de bases (cmol <sup>(+)</sup> /L)	> 15	> 5	< 5	< 5
Acidez (cmol <sup>(+)</sup> /L)	< 0.3	0.5	0.5-1	> 1
pH	6.5-7	<	4.5-5.5	< 4.5
Saturación de acidez (%)	< 10	< 0.5	< 50%	> 50%

## 2.4. Análisis de los datos

### 2.4.1. Estructura, riqueza y diversidad de especies

Para cada parcela se calcularon los siguientes parámetros estructurales: abundancia (total de individuos), área basal (m<sup>2</sup>), distribución de individuos y área basal por clases diamétricas (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm y más de 30 cm) y formas de vida (árboles, palma, helechos, lianas y vegetación no leñosa) (Veintimilla, 2013; Chain-Guadarrama, 2009). También se calcularon los números efectivos de Hill (diversidad de orden 0 (q0) = riqueza de especies, de orden 1 (q1) = especies comunes y de orden 2 (q2) = especies dominantes) (Veintimilla *et al.*, 2019; Hill, 1973).

Para comparar la vegetación en sucesión de cada uso de suelo anterior a través de estas variables de estructura (abundancia, área basal) y diversidad (q0, q1, q2) se realizó un análisis de varianza univariado, ANOVA, mediante modelos lineales generalizados y mixtos. Estos modelos fueron construidos utilizando la función *glmer* del paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2015) en el *software R* (R Core Team, 2024).

Para explorar las diferencias entre abundancia y riqueza por clases diamétricas y por uso de suelo anterior, se utilizaron modelos lineales generalizados y mixtos con la función *glmer* del paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2015) en el *software R* (R Core Team, 2024). En el caso del área basal, el análisis empelado fue el modelo lineal mixtos con la función *nmlmer* del paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2015) en el *software R* (R Core Team, 2024).

Además, se realizaron curvas de extrapolación para la evaluación de la riqueza y diversidad, y curvas de rango de abundancia o dominancia para la evaluación de la estructura de las comunidades según el uso de suelo anterior (Veintimilla, 2013;2016). Para las curvas de extrapolación se empleó el paquete *iNEXT* (Hsieh, Ma and Chao, 2024; Chao *et al.*, 2014)

y para las curvas de rango-abundancia, la función `radfit` del paquete `vegan 2.6-8` (Oksanen *et al.*, 2024), ambos en el *software R* (R Core Team, 2024).

#### 2.4.2. Composición de especies

Siguiendo la metodología empleada y validada en otras investigaciones en bosques a lo largo de gradientes ambientales por la Cátedra Latinoamericana de Ecología en Manejo de Bosques Naturales de la Unidad de Bosques y Biodiversidad del CATIE (Veintimilla *et al.*, 2019; Chain-Guadarrama *et al.*, 2012; Finegan y Delgado, 2000), se determinaron las especies más importantes para cada parcela a través del cálculo del Índice del Valor de Importancia (IVI). El IVI se calculó a partir de la suma de la abundancia (total de individuos/parcela), frecuencia (parcelas en las que estuvo presente la especie) y dominancia (área basal) relativas para cada especie. El cálculo de IVI se realizó utilizando el paquete `data.table` (Dowle *et al.*, 2024) del *software R* (R Core Team, 2024).

Se realizó un análisis de especies indicadoras el cual determina cuáles especies diferencian cada tipo de uso de suelo anterior (Veintimilla, 2013). Para este análisis se utilizó la función `multipatt` del paquete `indispecies` (De Cáceres y Legendre, 2009) en el *software R* (R Core Team, 2024).

La relación entre las parcelas y las especies más importantes para cada uso de suelo anterior fue estudiada a través de un análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, *Non-metric Multidimensional Scaling*), el cual permite, a través de un gráfico biplot observar la distribución de las especies y las parcelas en las que estas han sido registradas (Veintimilla, 2013; Chain-Guadarrama, 2009). El NMDS se realizó para tres dimensiones ( $k=3$ ), con 20 iteraciones (`try=20`) y con la distancia de Hellinger. Para ello se utilizó la función `metaMDS` del paquete `vegan 2.6-8` (Oksanen *et al.*, 2024) en el *software R* (R Core Team, 2024).

#### 2.4.3. Relación entre la vegetación por uso de suelo anterior y los factores ecológicos (pendiente, elevación, suelo) y antrópicos (uso de suelo anterior, edad de abandono)

Para determinar la relación entre las variables abundancia, riqueza y diversidad de especies con los factores ecológicos (pendiente, elevación, variables físicas y químicas de suelo) y antrópicos (edad de abandono y el uso de suelo anterior) se emplearon modelos lineales generalizados y mixtos (MGLM), donde el factor aleatorio fue el sitio y el factor fijo el uso de suelo anterior. Este análisis se hizo con el software NAVURE (Navure Team, 2023).

Se realizó un análisis de redundancia (RDA) con la función `rda` del `vegan 2.6-8` (Oksanen *et al.*, 2024) en el *software R* (R Core Team, 2024), este análisis permite detectar entre las variables estudiadas (pendiente, elevación, variables físicas y químicas de suelo, edad de abandono y el uso de suelo anterior) cuáles son más importantes y cómo estas se relacionan con la composición de la vegetación y las parcelas para cada uso de suelo anterior.

### 3. Resultados

#### 3.1. Descripción general de la vegetación

La red de parcelas establecidas se extiende a lo largo de un gradiente de elevación que va desde los 189 hasta los 1435 msnm. Las condiciones de pendiente de las parcelas van desde sitios planos (0%) hasta sitios con pendiente muy pronunciada (65%). Los sitios seleccionados en el CBVCT fueron abandonados ya sea por un cambio de propietario el cual destinó estas tierras a restauración (ej. sitios ubicados en Guaitil, ICE) o a que las condiciones del lugar no eran óptimas para la ganadería o agricultura (ej. pendientes pronunciadas (>50%) o baja productividad) (Anexo 1).

En las 39 parcelas de muestreo, se midió un total de 5058 individuos, compuestos por 4809 árboles, 219 individuos de vegetación no leñosa, 19 helechos, seis palmas y cinco lianas para un total de 162 especies, 115 géneros y 52 familias. Solo un individuo no pudo ser identificado y fue considerado como una especie diferente del resto. Las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae (16), Moraceae (14), Rubiaceae (10) y Melastomataceae (8). Las cinco familias con mayor número de individuos fueron Melastomataceae (1955), Urticaceae (616), Fabaceae (432), Chloranthaceae (367) y Asteraceae (294). Del total de especies, 155 (95.7%) se identificaron hasta el nivel de especie y seis a nivel de género (3.7%).

Los sitios establecidos en cafetales abandonados (3 ha) correspondieron a áreas con un rango de edad entre 1-10 años luego del abandono. En todos ellos el café fue cultivado de manera convencional, lo que implicó el uso de agroquímicos para el mantenimiento del cultivo. En cada sitio de café abandonado se registró la presencia de plantas de café, las cuales no fueron medidas por no cumplir con el criterio de selección de individuos con dap  $\geq 5$  cm. En total se muestrearon 1594 individuos de los cuales, 1585 fueron árboles, seis fueron vegetación no leñosa (*Musa textilis* con uno y *Musa paradisiaca* con cinco) y tres correspondieron a palmas. De los árboles medidos, 115 individuos tuvieron valores de dap mayores a 30 cm, los cuales corresponden a los árboles remanentes destinados a proporcionar sombra al cultivo del café, principalmente individuos de *Erythrina poeppigiana*, especie usada típicamente para estos propósitos en cafetales de Costa Rica. Los individuos medidos en estos sitios correspondieron a un total de 64 especies, agrupadas en 47 géneros y 28 familias. Solo un individuo quedó identificado a nivel de género. Las familias con mayor número de individuos en estos sitios fueron Urticaceae (391), Melastomataceae (294), Fabaceae (289), Solanaceae (111) y Cordiaceae (84).

En el caso de los cañales abandonados (3 ha), la edad de abandono osciló entre los cuatro y 11 años. En la mayoría de estos sitios se cultivaba caña de manera convencional, excepto los de las fincas de Assukkar y Monte Claro, donde se practicaba cultivo orgánico. En estos sitios, aún puede observarse presencia de caña, al igual que en los sitios de café abandonado, no fue medida por no tener un dap  $\geq 5$  cm. Otra característica es la presencia de herbáceas las cuales en algunos sitios cubrían gran parte de las parcelas. En los cañales abandonados se midieron un total de 473 individuos, agrupados en 468 árboles leñosos, cuatro de vegetación no leñosa (*Musa textilis*) y un helecho. En estos sitios se identificaron 28 especies, dos de ellas fueron identificados a nivel de género, correspondientes a 26

géneros y 18 familias. Las cinco familias con mayor número de individuos fueron Melastomataceae (154), Asteraceae (83), Urticaceae (67), Piperaceae (52) y Verbenaceae (26).

Los sitios en potreros (3.75 ha) tuvieron un rango de edad de abandono entre los cinco y 13 años, sin embargo, la mayoría (n=7) correspondieron a potreros entre los 10 y 13 años de abandono. En la mayoría de los sitios no se observó pasto, y en dos sitios hubo abundantes helechos que cubrían de uno a dos cuadrantes en una misma parcela. En estos sitios fueron medidos 2991 individuos distribuidos en 2760 árboles, 209 individuos de vegetación no leñosa (*Musa textilis*), 14 helechos (*Cyatea spp*), cinco lianas y tres palmas. Estos individuos se clasificaron en 131 especies, de las cuales cuatro fueron identificadas a nivel de género. Todas ellas están agrupadas en 96 géneros y 49 familias de las cuales las de mayor número de individuos muestreados fueron Melastomataceae (1136), Chloranthaceae (287), Musaceae (209), Primulaceae (126) y Urticaceae (105).

### 3.2. Estructura de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia de la vegetación secundaria entre los tres usos de suelo anterior. Los sitios de potrero tuvieron el mayor valor de abundancia total sumando 2991 individuos, con una media y desviación estándar de  $177.9 \pm 40.4$  individuos por parcela. El segundo uso de suelo en términos de abundancia fue café abandonado con un total de 1594 individuos y un promedio de  $91.4 \pm 21.0$  por parcela, sin diferencias significativas con los sitios de potrero. Por último, en los cañales se observó el menor número de individuos con un total de 473 individuos y un promedio de  $37.9 \pm 10.6$  individuos por parcela, siendo la abundancia significativamente diferente de las parcelas en sitios abandonados de potrero y café (Cuadro 2).

*Cuadro 2. Promedio y desviación estándar de la abundancia y área basal para cada uso de suelo anterior con los resultados del ANOVA mediante modelos lineales generalizados y mixtos y el método de comparación de medias de a pares DGC. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tipos de uso de suelo anterior ( $p < 0.05$ ).*

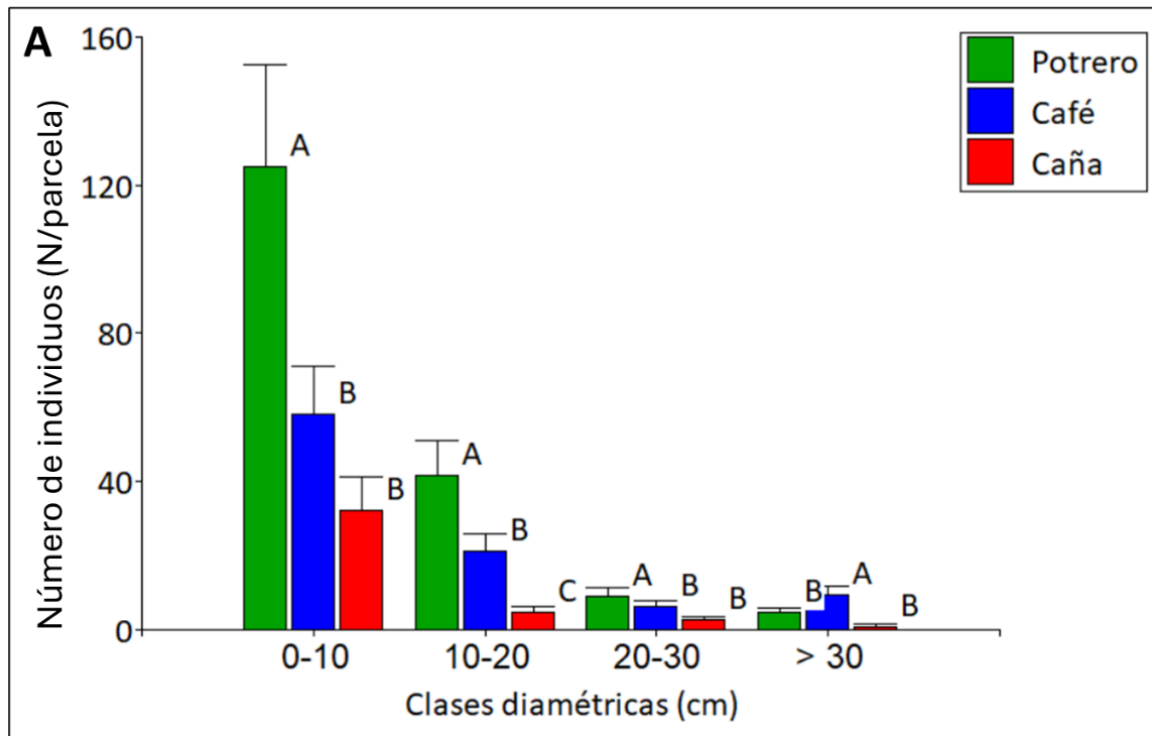
Variable	Potrero	Café	Caña	F	p-valor
Abundancia	$177.9 \pm 40.4$ A	$91.4 \pm 21.0$ A	$37.9 \pm 10.6$ B	9.17	0.0006
Área basal	$2.26 \pm 0.69$ A	$3.30 \pm 0.69$ A	$0.31 \pm 0.83$ B	4.64	0.0214

En cuanto al área basal, el grupo café fue el de mayor promedio de área basal con  $3.30 \pm 0.69$  m<sup>2</sup>, seguido por potrero con  $2.26 \pm 0.69$  m<sup>2</sup> y cañal presentó los menores valores con  $0.31 \pm 0.83$  m<sup>2</sup>. No se encontraron diferencias significativas con el área basal entre las parcelas de potrero y café, pero sí entre la vegetación de estos sitios con respecto a los sitios de caña (Cuadro 2).

Para evaluar la estructura de la vegetación, se clasificaron todos los individuos registrados en las parcelas en clases diamétricas de diferente tamaño. En todos los usos de suelo anterior la abundancia observada por clase diamétrica resultó en un gráfico con una distribución en forma de J invertida donde el mayor número de individuos se distribuye en la clase diamétrica más pequeña (0-10cm), disminuyendo el número de individuos

drásticamente en clases diamétricas de mayor tamaño (Fig. 3 A). No se encontraron diferencias significativas entre los usos de suelo anterior en cuanto al número promedio de individuos en todas las clases diamétricas (Fig. 3 A). En las tres primeras clases, el uso anterior de potrero obtuvo una mayor abundancia promedio por parcela que los usos de suelo café y caña. En cambio, en la clase diamétrica más grande el uso de suelo café obtuvo una mayor abundancia promedio por parcela.

Cuando se analizó el área basal para cada clase diamétrica, no se observaron diferencias entre los sitios de potrero y café para todas las clases diamétricas, pero estos sí tienen mayor área basal en comparación al uso de suelo caña (Fig. 3 B).



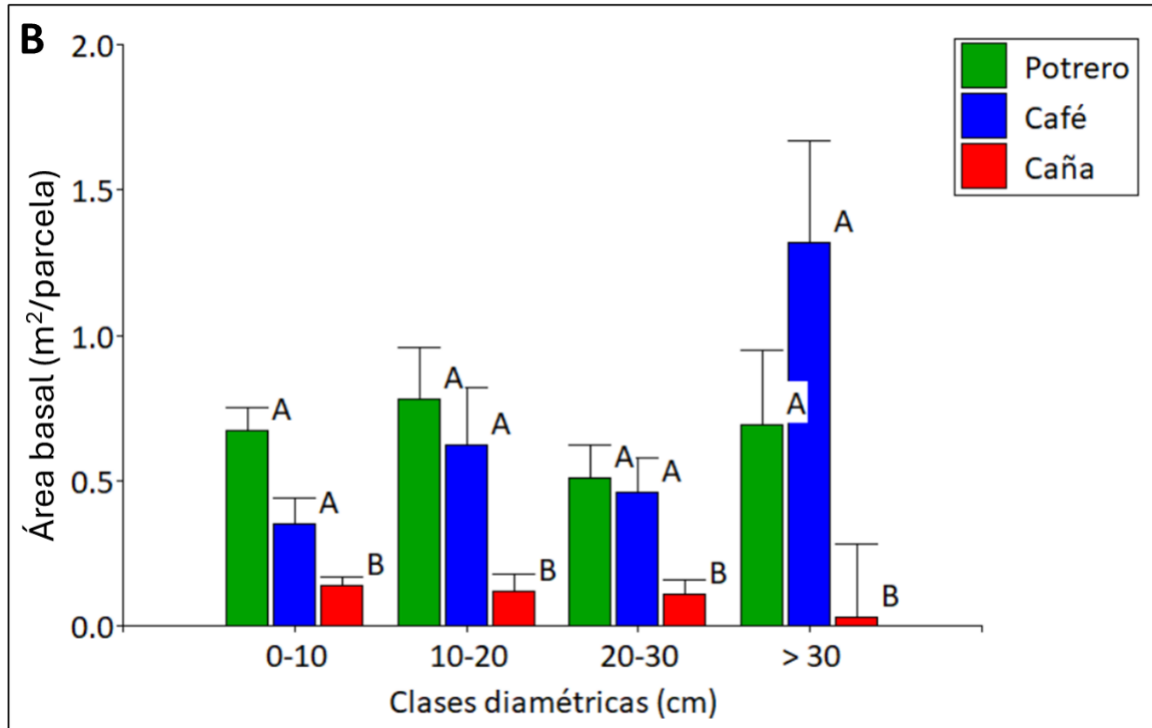


Figura 3. Distribución según las clases diamétricas de **A.** número promedio de individuos y **B.** área basal para cada tipo de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior. Las barras verticales representan la desviación estándar. Medias con letras comunes no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ).

### 3.3. Riqueza y diversidad de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior

Las curvas de extrapolación de especies permiten estimar la riqueza de especies en el área o comunidad más allá de lo observado directamente en el muestreo. En la figura 4 se muestran las curvas de extrapolación obtenidas para cada tipo de vegetación según su uso de suelo anterior. De manera general, se observa que el uso de suelo anterior potrero presentó el mayor número de especies estimadas, seguido por café y caña. En el uso potrero, al igual que en el de café, se observa que la curva sigue aumentando después de los 1500 individuos, lo cual sugiere que con un mayor esfuerzo de muestreo es probable que aún se detecten más especies, lo que significa que ambos sitios poseen una alta diversidad potencial. En el uso de suelo anterior caña, la curva es la más baja y alcanza la asíntota casi al final de la curva, a partir de los 1000 individuos, lo cual indica que, aunque se aumentase el esfuerzo de muestreo, es poco probable que se encuentren más especies adicionales en este sitio.

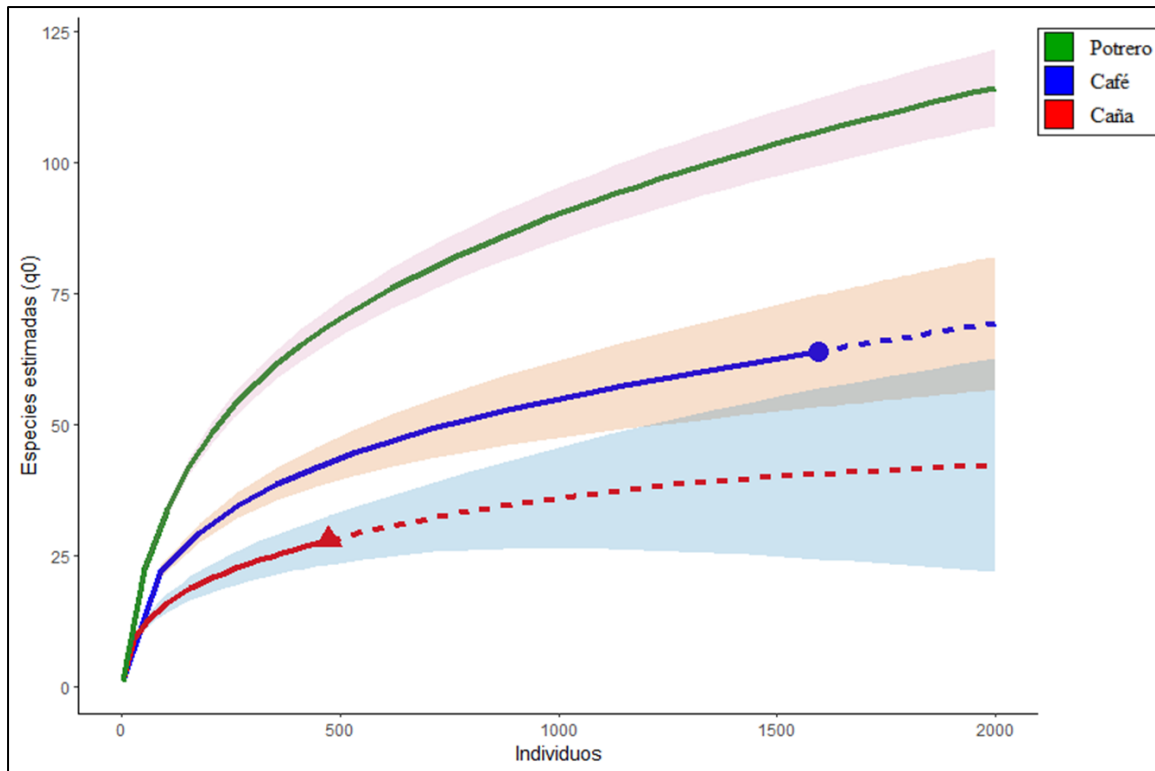


Figura 4. Curvas de extrapolación entre el número de especies estimadas ( $q_0$ ) y los individuos muestreados para cada grupo de vegetación según el uso de suelo anterior.

La riqueza de especie de plantas ( $q_0$ ) fue significativamente mayor en los usos de potrero y café abandonados, el primero con un valor promedio de  $18.6 (\pm 2.7)$  especies, y el segundo con un valor promedio de  $12.5 (\pm 1.9)$  especies, lo cual coincide con lo encontrado en las curvas de extrapolación. Las parcelas establecidas en caña abandonada presentaron la menor riqueza de especies promedio ( $6.0 \pm 1.2$ ), conteniendo solo el 32.2% de la riqueza observada en el uso anterior potrero. No obstante, no se observaron diferencias significativas entre los sitios de potrero y café, pero sí entre la riqueza de estos sitios con respecto a los sitios de caña (Cuadro 3).

Cuadro 3. Promedio y desviación estándar de los números efectivos de Hill para cada uso de suelo anterior con los resultados del ANOVA mediante modelos lineales generalizados y mixtos y del método de comparación de medias de a pares DGC. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tipos de uso de suelo anterior ( $p < 0.05$ ).

Orden de diversidad	Potrero	Café	Caña	F	p
q0	$18.6 \pm 2.7$ A	$12.5 \pm 1.9$ A	$6.0 \pm 1.2$ B	11.08	0.0002
q1	$14.2 \pm 4.9$ A	$10.0 \pm 3.5$ A	$4.9 \pm 2.1$ A	1.84	0.1734
q2	$11.8 \pm 4.1$ A	$8.6 \pm 3.0$ A	$4.3 \pm 1.8$ A	1.71	0.1962

Los valores de diversidad de orden 1 ( $q_1$ ), especies comunes, y  $q_2$ , especies dominantes, mostraron la misma tendencia, siendo el uso de suelo potrero abandonado el de mayor diversidad, seguido de café y por último caña; sin embargo, no se encontraron diferencias entre los usos de suelo (Cuadro 3).



También se analizó la distribución del número de especies por clases diamétricas para cada uso de suelo anterior. De este análisis se observó, al igual que en la abundancia, el patrón de J invertida a través del eje de las clases diamétricas (Fig. 5). Al igual que ocurrió con la distribución de los individuos por clase, la clase diamétrica de 0-10 cm obtuvo el mayor número de especies para todos los usos de suelo anterior. El mayor número promedio de especies para todas las clases diamétricas, menos para clase >30 cm dap, lo obtuvieron los potreros abandonados, seguidos por los cafetales y luego por la caña.

De acuerdo con el ANOVA y la prueba de comparación de medias en las clases diamétricas de 0-10 cm y 10-20 cm, los tres usos de suelo anterior fueron diferentes en cuanto al número de especies, en cambio para la clase diamétrica de 20-30 cm solo el grupo de potreros fue diferente del resto. Por último, en la última clase no hay diferencias entre los grupos en cuanto al número de especies

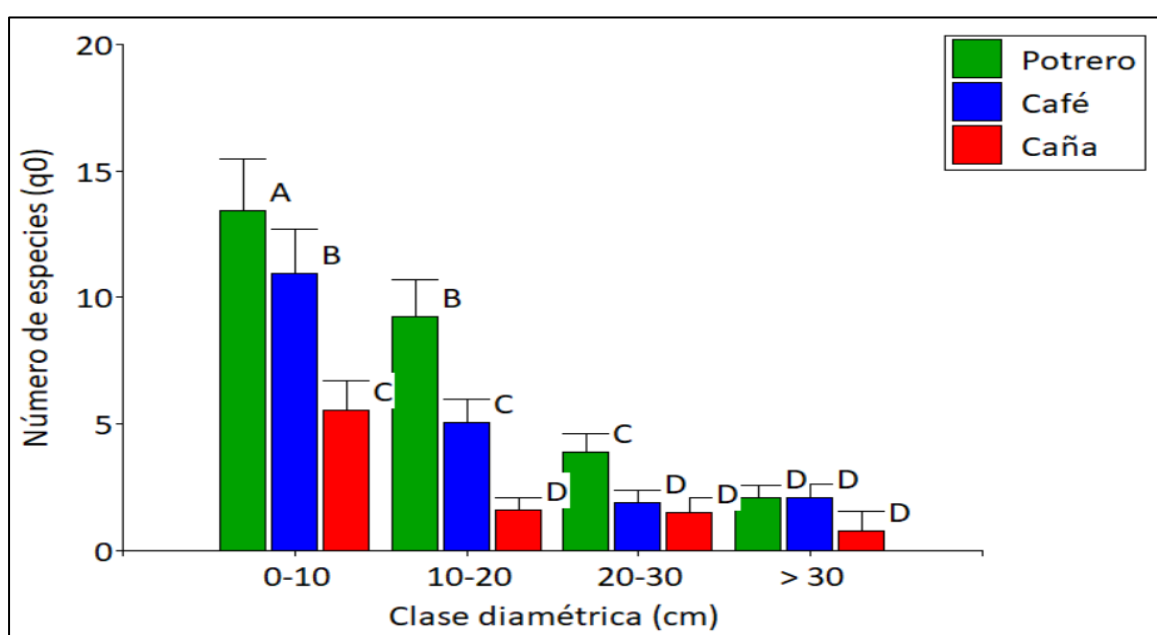


Figura 5. Distribución según las clases diamétricas del número promedio de especies ( $q_0$ ) para cada tipo de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior. Las barras verticales representan el error estándar. Medias con letras comunes no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ).

### 3.4. Composición de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior

Las curvas rango-abundancia permiten comprender la complejidad de la estructura y composición de las comunidades, y son útiles para realizar comparaciones entre estas. De los modelos de rango abundancia, el de mejor ajuste para los grupos potrero y café fue el modelo de *Mandelbrot*, mientras que para caña fue el modelo *Zipf*. En los tres casos se obtuvieron los menores valores de AIC y BIC, valores más bajos indican un mejor equilibrio entre ajuste y simplicidad en la modelación.

Las curvas de rango abundancia mostraron, en general, que en los tres usos de suelo anterior existen pocas especies con valores de abundancia altos y muchas especies raras, con bajos valores de abundancia (Fig. 6). Para el grupo potrero, las tres especies más abundantes

fueron *Miconia xalapensis*, *Hedyosmum bonplandianum* y *Musa textilis*. El grupo de café tuvo como especies de mayor abundancia a *Cecropia obtusifolia*, *M. xalapensis* y *Erythrina poeppigiana*. En el caso de los sitios de caña abandonados, *M. xalapensis* se observó como la especie dominante, seguida por *Vernonanthura patens* y *C. obtusifolia*. Es importante resaltar que en los tres usos de suelo anterior se encuentra a la especie *M. xalapensis* dentro de las tres especies más abundantes y a *C. obtusifolia* en los sitios establecidos en cafetales y cañales abandonados.

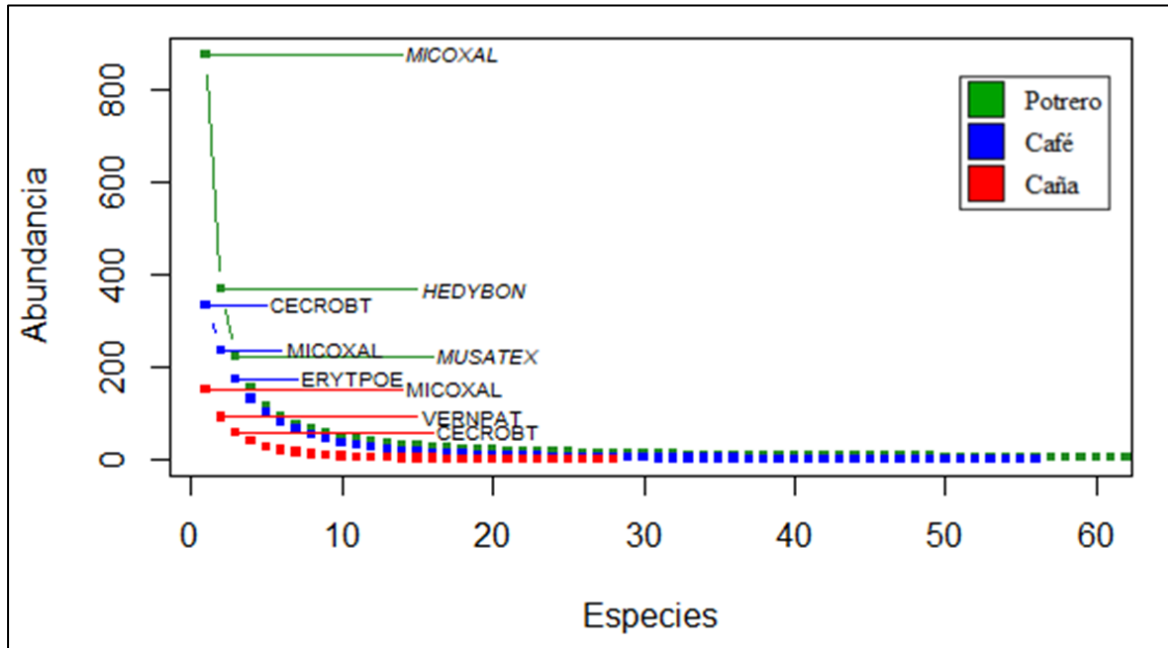


Figura 6. Curvas de rango-abundancia elaboradas para cada uso de suelo. *Cecropia obtusifolia* (CECROBT), *Erythrina poeppigiana* (ERYTPOE), *Hedyosmum bonplandianum* (HEDYBON), *Miconia xalapensis* (MICOXAL), *Musa textilis* (MUSATEX) y *Vernonanthura patens* (VERNPAT)

El cálculo del IVI de las especies, que considera la abundancia, dominancia y frecuencia relativa, permitió identificar otras especies de importancia ecológica en las parcelas establecidas en diferentes usos de suelo anterior más allá de solo su alta abundancia. En la vegetación de uso de suelo previo café, las especies con mayor IVI fueron *Cupressus lusitanica* (183.27), *E. poeppigiana* ( $144.54 \pm 51.89$ ), *Cordia alliodora* ( $113.73 \pm 34.25$ ), *Montanoa hibiscifolia* (107.54) y *C. obtusifolia* ( $105.04 \pm 48.95$ ). En el caso de *C. lusitanica* y *M. hibiscifolia* solo estuvieron presentes en una sola parcela, pero sus individuos tuvieron valores altos de dap. *E. poeppigiana* resaltó por su alta frecuencia relativa estando presente en 11 de las 12 parcelas de este uso de suelo anterior, mientras que *C. alliodora* estuvo presente en seis y *C. obtusifolia* en todas las parcelas.

Las especies con mayores valores de IVI en las parcelas establecidas en cañales fueron *Lippia myriocephala* ( $181.5 \pm 10.2$ ), *C. obtusifolia* ( $127.3 \pm 60.2$ ), *M. xalapensis* ( $121.7 \pm 96.1$ ) y *Vernonanthura patens* ( $112.6 \pm 50.5$ ). La primera estuvo presente en dos de las 12 parcelas situadas en cañales. En el caso de la especie *C. obtusifolia* estuvo presente en 8 parcelas, mientras que *M. xalapensis* y *V. patens* estuvieron en 10 y 11 parcelas, respectivamente.

Por último, en el grupo de parcelas establecidas en potreros las especies de mayor valor de importancia fueron *Musa textilis* ( $178.6 \pm 3.1$ ), *M. xalapensis* ( $141.6 \pm 68.5$ ), *Hedyosmum bonplandianum* ( $130.7 \pm 31.0$ ), *Vismia macrophylla* ( $117.3 \pm 47.4$ ) y *Urera baccifera* ( $116.0 \pm 9.8$ ). Las especies *M. textilis* y *U. baccifera* solo estuvieron presentes en dos de las 15 parcelas establecidas. En contraste, *M. xalapensis* fue la más frecuente al estar en 13 parcelas, seguida por *H. bonplandianum* en siete y luego *V. macrophylla* en solo tres.

Se identificaron 25 especies indicadoras distribuidas entre las tres categorías de uso de suelo anterior (Cuadro 4). El uso de suelo potrero contuvo el mayor número de especies indicadoras con un total de 15 especies de las cuales 14 tienen valores indicadores mayores a 0.54 en un rango de valor indicador de 0 a 1. De estas, *Sapium glandulosum*, *Saurauia montana*, *H. bonplandianum*, *Tetrorchidium euryphyllum* y *Miconia affinis* tuvieron un valor indicador por encima de 0.6. De ellas 11 especies se clasificaron como especies arbóreas heliófitas durables que alcanzan alturas mayores a 20 m (Anexo 2). Las especies del grupo potrero son características de bosques secundarios, pueden encontrarse en bordes de bosques, como parte de cercas vivas, potreros u orillas de caminos, ríos o quebradas (Tropico.org, 2024).

El uso de suelo anterior café fue el segundo grupo con mayor número de especies indicadoras (9) y es el único grupo que cuenta con especies con valor indicador mayor a 0.7. Estas especies son *E. poeppigiana*, *Solanum rugosum*, *Cecropia insignis* y *Solanum schlechtendalianum*. En este grupo, *E. poeppigiana*, obtuvo el mayor valor indicador (0.833) y, a su vez, uno de los mayores IVI promedio del grupo ( $144.54 \pm 51.89$ ). En el caso del grupo de café, las especies heliófitas durables son *Castilla elastica*, *Cordia alliodora* y *Erythrina poeppigiana*.

Por último, el uso de suelo anterior caña solo presentó una especie indicadora, *V. patens* con valor indicador de 0.686. Esta especie indicadora se caracteriza por ser un arbusto que alcanza una altura máxima de 4 m y es una heliófita efímera que puede encontrarse en orillas de caminos o en potreros (Anexo 2).

Cuadro 4. Especies indicadoras ( $p < 0.05$ ) de la vegetación secundaria temprana según uso de suelo anterior, ordenadas por su valor indicador de manera descendente.

Especie	Uso de suelo anterior	Valor Indicador	IVI promedio	Desviación estándar	<i>p</i>
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Café	0.833	144.54	51.89	0.001
<i>Solanum rugosum</i>	Café	0.816	53.64	28.63	0.001
<i>Cecropia insignis</i>	Café	0.780	88.21	52.15	0.001
<i>Solanum schlechtendalianum</i>	Café	0.764	72.80	30.88	0.001
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Café	0.668	105.04	48.95	0.020
<i>Cordia alliodora</i>	Café	0.616	113.73	34.25	0.024
<i>Castilla elastica</i>	Café	0.610	70.03	39.12	0.002
<i>Cestrum racemosum</i>	Café	0.558	74.43	32.47	0.014
<i>Coussapoa villosa</i>	Café	0.534	49.18	46.36	0.046
<i>Vernonanthura patens</i>	Caña	0.686	112.64	50.53	0.016
<i>Sapium glandulosum</i>	Potrero	0.699	38.01	24.24	0.002

<i>Saurauia montana</i>	Potrero	0.642	43.02	23.45	0.005
<i>Hedyosmum bonplandianum</i>	Potrero	0.641	130.70	30.98	0.003
<i>Tetrorchidium euryphyllum</i>	Potrero	0.632	55.92	27.20	0.002
<i>Miconia affinis</i>	Potrero	0.611	98.46	51.29	0.014
<i>Virola sebifera</i>	Potrero	0.577	76.21	30.55	0.005
<i>Hampea appendiculata</i>	Potrero	0.577	54.02	27.99	0.009
<i>Banara guianensis</i>	Potrero	0.551	65.82	23.96	0.020
<i>Dendropanax arboreus</i>	Potrero	0.545	59.89	37.33	0.024
<i>Arachnothryx sp</i>	Potrero	0.516	59.19	14.33	0.032
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Potrero	0.516	53.83	31.96	0.036
<i>Luehea seemannii</i>	Potrero	0.516	53.27	31.41	0.027
<i>Protium hammelii</i>	Potrero	0.516	52.61	22.42	0.036
<i>Miconia conorufescens</i>	Potrero	0.516	47.64	25.68	0.018
<i>Protium confusum</i>	Potrero	0.516	25.79	0.39	0.032

La relación entre las parcelas y las especies indicadoras se determinó con un análisis de ordenación no métrico (NMDS). El valor de estrés fue de 0.149 en el NMDS y se obtuvo con tres ejes a partir de 20 iteraciones, indicando el logro de una solución estable. Los tres primeros ejes explicaron el 69% de la variabilidad (Fig. 7).

Los dos primeros ejes del NMDS explicaron el 51% de la varianza, y a lo largo del eje 1 se observó un gradiente de composición de especies en el que las parcelas de café se ubican en valores negativos del eje, asociadas a especies como *E. poeppigiana*, *S. rugosum*, *C. insignis*, *S. schlechtendalianum*, *C. obtusifolia*, *C. alliodora*, *C. elastica* y *Cestrum racemosum*; y la mayoría de las parcelas de potrero en valores positivos del eje, estas en su mayoría con edades por encima de los 10 años, y asociadas a las especies *Virola sebifera* y *Dendropanax arboreus*. Entre estos dos grupos, en valores centrales del eje se encuentran las parcelas del uso de suelo de caña abandonadas junto con algunas parcelas de potreros con  $\leq 10$  años de abandono, lo que indica una mayor similitud en la composición entre ambos. En valores centrales del eje asociadas a las parcelas de caña y de potreros jóvenes se observan especies como *M. affinis* y *C. obtusifolia*.

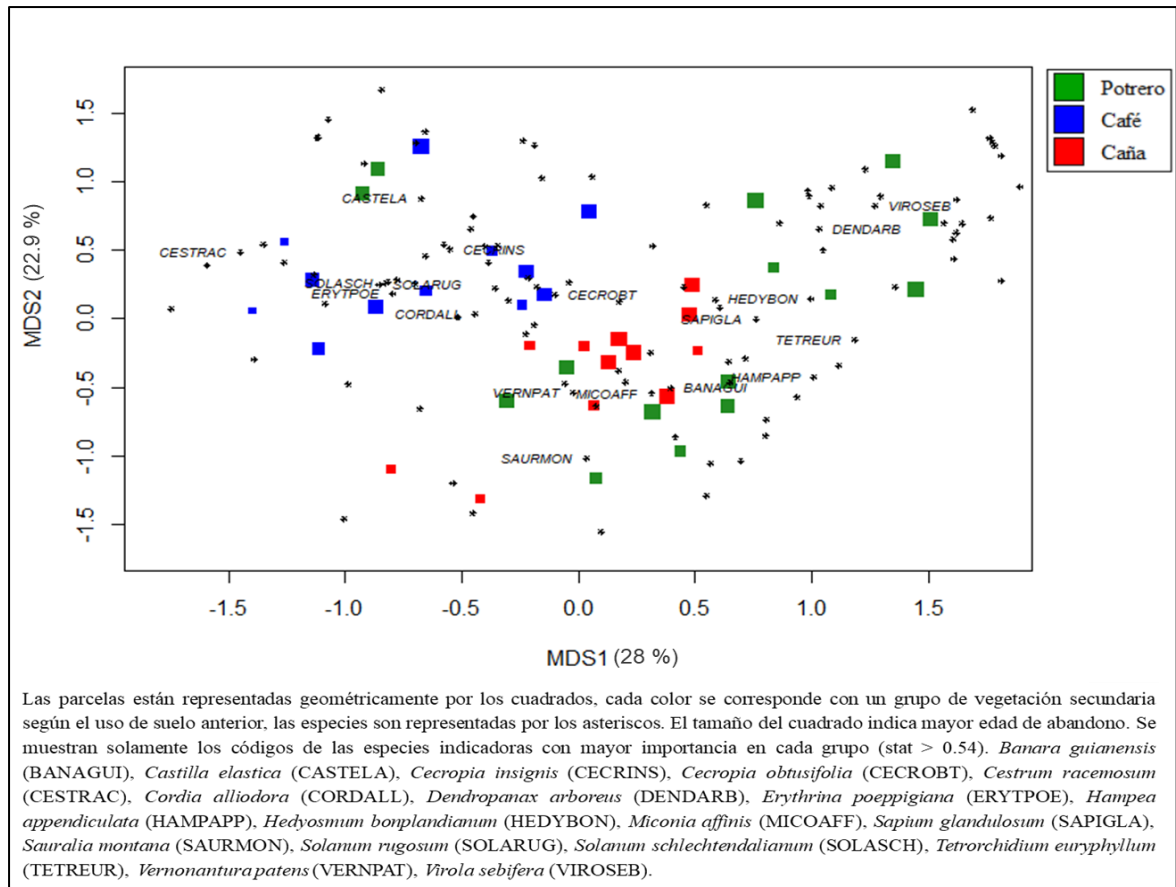


Figura 7. Diagrama de ordenación que muestra la relación entre las 39 parcelas de 0.25 ha y las especies indicadoras. Se graficaron los ejes MDS 1 y MDS 2 los cuales explican el 50.8% de la varianza.

### 3.5. Características del suelo en los sitios muestreados

Del análisis de textura realizado a las muestras de suelo de cada parcela, se obtuvieron seis tipos diferentes de textura de los cuales el predominante fue el tipo franco arenoso, presente en 14 parcelas, siendo el segundo más frecuente el de suelo franco arcilloso arenoso presente en nueve parcelas.

Los suelos presentaron una amplia variación en las propiedades físicas y químicas entre los distintos tipos de uso de suelo anterior. Del análisis químico completo de suelo, se obtuvo que el pH se mantuvo con valores medios en los grupos caña y café, mientras que el uso potrero abandonado obtuvo valores muy bajos. Todas las categorías de uso de suelo anterior obtuvieron una acidez elevada y porcentaje de saturación de acidez medio, excepto el grupo potrero que presentó un suelo con alta acidez (Cuadro 5).

Los cationes de calcio (Ca) solo tuvieron un valor óptimo en los sitios de potrero, mientras que en café y caña fueron valores medios. Los valores de cationes de magnesio (Mg) y potasio (K) se mantuvieron en un rango medio para todos los sitios, excepto para el grupo caña donde la concentración de K fue baja. El fósforo presentó valores bajos en todos los sitios. Tanto cobre (Cu), cinc (Zn), manganeso (Mn) tuvieron valores óptimos en todos los tipos de vegetación, a excepción del cobre en café y el manganeso en caña donde los valores

estuvieron altos. En el grupo café, tres de los sitios presentan contaminación por cobre según los límites establecidos en la. En esta, los valores de cobre en suelo entre 26-75 mg/L, son considerados suelos con contaminación leve (Cuadro 5).

En relación con los porcentajes de carbono (C) y nitrógeno (N) estos también fueron bajos. El carbono estuvo en un rango entre 0.5-12.7 % y el nitrógeno entre 0.05-1.2 %. Los valores más bajos los obtuvo los grupos de potrero y caña con 3.6 % de carbono y 0.3 % de nitrógeno en cada uno. En el caso del grupo de café, estos porcentajes fueron ligeramente mayores con 4.4 % de C y 0.4 % de N.

La Capacidad de Intercambio Catiónico Efectiva (CICE) mide la capacidad del suelo para retener y liberar cationes y es un indicativo de la fertilidad de este. Un valor alto de CICE indica que el suelo tiene una mayor capacidad para retener nutrientes y, por tanto, es más fértil. Estos valores variaron entre 2.42 y 29.47  $\text{cmol}^{(+)} / \text{kg}$ . El grupo potrero presentó el mayor valor promedio de CICE con  $11.5 \pm 7.9 \text{ cmol}^{(+)} / \text{kg}$ , mientras que caña y café tuvieron valores similares de  $8.53 \pm 3.9 \text{ cmol}^{(+)} / \text{kg}$  y  $8.06 \pm 3.3 \text{ cmol}^{(+)} / \text{kg}$  respectivamente. Estos resultados indican que, de los tres grupos, el de potrero presentó la mayor fertilidad.

La densidad aparente (DA), estuvo en un rango entre 0.35 y 0.86  $\text{g/cm}^3$ . Los valores de DA, más cercanos o mayores a uno, indican que el suelo tiene un mayor grado de compactación. Entre los tres grupos de vegetación, la DA promedio no fue muy diferente, solo los cafetales presentaron valores ligeramente mayores de mayores valores de DA ( $0.7 \pm 0.08 \text{ g/cm}^3$ ) en comparación con los grupos caña ( $0.6 \pm 0.04 \text{ g/cm}^3$ ) y potrero ( $0.6 \pm 0.1 \text{ g/cm}^3$ ). Esto puede estar indicando que las parcelas pertenecientes al grupo café son las de mayor compactación de suelo, siendo los grupos caña y potreros los menos compactados.

No se encontraron diferencias significativas entre las variables pendiente, elevación, edad de abandono y todas las variables físicas y químicas del suelo entre las categorías de uso de suelo anterior (Cuadro 5).

*Cuadro 5. Promedio y desviación estándar de pendiente, elevación, edad de abandono y variables físicas y químicas del suelo para cada grupo de vegetación según el uso de suelo anterior con los resultados del ANOVA mediante modelos lineales generalizados y mixtos y del método de comparación de medias de a pares DGC. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los tipos de uso de suelo anterior ( $p < 0.05$ ).*

<b>Variables</b>	<b>Café</b>	<b>Caña</b>	<b>Potrero</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Pendiente (%)	$36.2 \pm 7.3$	$31.25 \pm 6.04$ $914.33 \pm$	$37.38 \pm 6$	0.28	0.756
Elevación	$881.4 \pm 89.5$	110.45	$828.36 \pm 89.53$	0.2	0.822
Edad	$6.2 \pm 0.98$	$7.04 \pm 1.09$	$8.41 \pm 0.93$	1.41	0.265
pH	$4.87 \pm 0.13$	$5.12 \pm 0.15$	$5.08 \pm 0.14$	0.95	0.403
Acidez ( $\text{cmol}^{(+)}$ /kg)	$1.6 \pm 0.49$	$1.48 \pm 0.45$	$2.34 \pm 0.55$	0.81	0.459
Ca ( $\text{cmol}^{(+)}$ /kg)	$5.37 \pm 1.49$	$4.69 \pm 1.77$	$6.49 \pm 1.57$	0.3	0.741
Mg ( $\text{cmol}^{(+)}$ /kg)	$1.55 \pm 0.47$	$1.7 \pm 0.51$	$2.55 \pm 0.62$	0.89	0.424
K ( $\text{cmol}^{(+)}$ /kg)	$0.27 \pm 0.07$	$0.19 \pm 0.09$	$0.26 \pm 0.08$	0.27	0.766

Saturación acidez (%)	10.84 ± 3.34	4.13 ± 4.09	5.65 ± 3.34	0.98	0.390
P (mg/kg)	21.71 ± 1.85 <b>A</b>	17.57 ± 2.33 <b>A</b>	14.31 ± 2.03 <b>A</b>	3.68	<b>0.042</b>
Cu (mg/kg)	3.71 ± 1.19	3.1 ± 1.41	3.72 ± 1.15	0.07	0.932
Zn (mg/kg)	34.81 ± 9.92	52.63 ± 12.97	40.62 ± 9.45	0.6	0.559
Mn (mg/kg)	222.61 ± 33.86	185 ± 30.12	198.69 ± 25.09	0.35	0.710
Fe (mg/kg)	4.45 ± 0.8	3.63 ± 0.47	3.63 ± 0.39	0.46	0.637
C (%)	0.41 ± 0.07	0.32 ± 0.04	0.32 ± 0.03	0.71	0.503
N (%)	23.91 ± 9.05	26.67 ± 9.1	31.52 ± 8.23	0.2	0.819
C.I.C.E. (cmol <sup>(+)</sup> /kg)	8.73 ± 1.76	8.06 ± 2.16	11.58 ± 1.89	0.92	0.414
DA	0.7 ± 0.04	0.6 ± 0.04	0.6 ± 0.04	1.99	0.161

### 3.6. Relación entre elevación, pendiente, suelo y edad de abandono y el área basal, abundancia y diversidad de la vegetación

Los resultados obtenidos con las regresiones según los modelos lineales generalizados y mixtos, el modelo con el mejor ajuste indicó que la elevación es la única variable que está relacionada con las variables de diversidad, abundancia y área basal en cada uso de suelo anterior (Cuadro 6, Fig. 8). La elevación estuvo siempre negativamente correlacionada con el número de especies efectivas (q0) (Fig.8 A), el número de especies efectivas comunes q1 (Fig. 8 B), el número de especies dominantes q2 (Fig. 8 C) y la abundancia (Fig. 8 D) Este resultado indica que a medida que la elevación aumenta, la riqueza, el número de especies comunes, su dominancia y abundancia disminuyen.

En el caso del área basal, además de la elevación, se encontró que también está relacionada con la concentración de fósforo en el suelo y la densidad aparente, pero de manera positiva (Cuadro 7). A medida que aumenta la elevación, el área basal en cada tipo de uso de suelo anterior tiende a disminuir (Fig. 9 A); mientras que a niveles mayores de fósforo y de DA, el área basal en cada grupo se incrementa (Fig. 9 B y C).

*Cuadro 6. Resultados de las regresiones a partir de los modelos lineales generalizadas y mixtos entre las variables de diversidad (q0, q, q2) y abundancia con las variables físicas y químicas medidas en cada grupo según uso de suelo anterior y donde la elevación obtuvo valores estadísticamente significativos (p < 0.05).*

Variable de diversidad y estructura	Variable física	Estimado	Error Estándar	Z	p
q0	Elevación	-1.36	0.55	-2.49	0.01
q1	Elevación	-1.32	0.56	-2.38	0.0175
q2	Elevación	-1.22	0.54	-2.24	0.0253
Abundancia	Elevación	-1.36	0.55	-2.49	0.0128

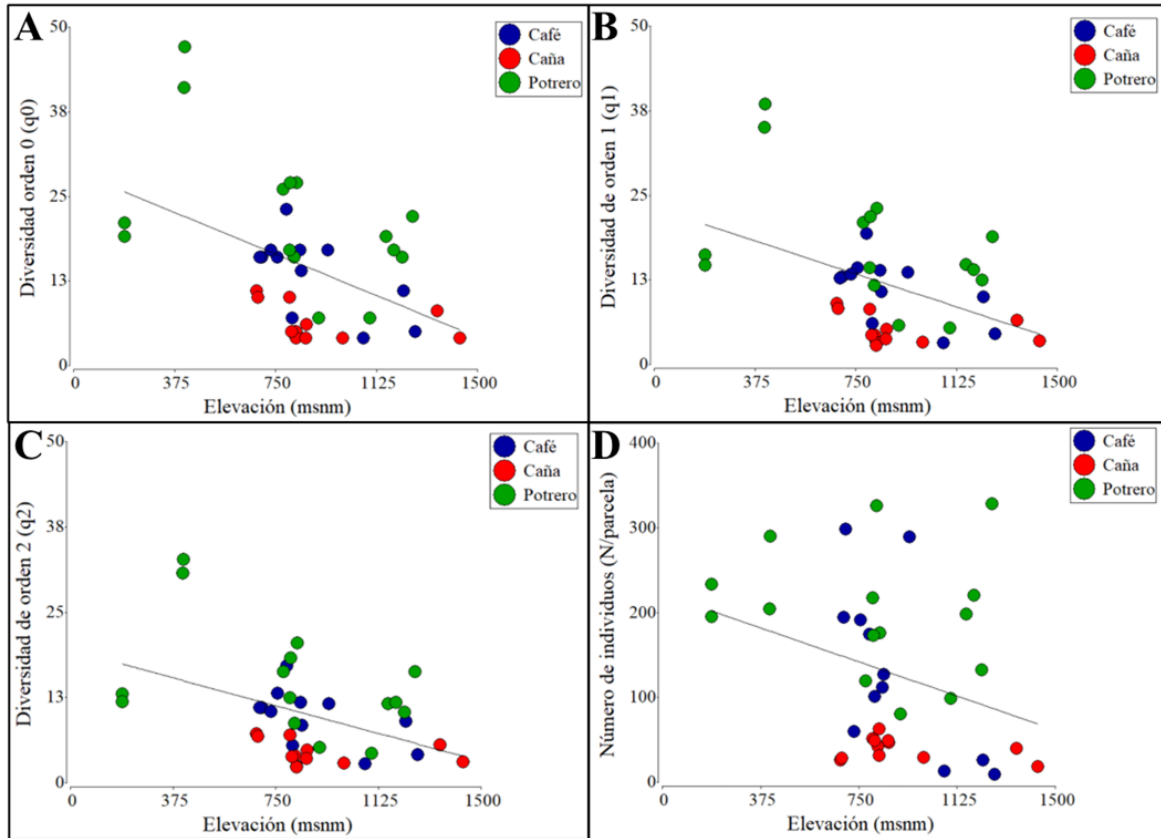


Figura 8. Relación entre las variables de diversidad de  $q_0$  (A),  $q_1$  (B),  $q_2$  (C) y número de individuos (D) y la elevación para cada grupo de vegetación según el uso de suelo anterior.

Cuadro 7. Resultados de las regresiones a partir de los modelos lineales mixtos entre el área basal con las variables físicas y químicas medidas en cada grupo según uso de suelo anterior y donde la elevación, concentraciones de fósforo (P) y densidad aparente obtuvieron valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ).

Variables físicas y químicas	F	p
Elevación (msnm)	23.2	0.0004
Fósforo (mg/kg)	9.24	0.0103
Densidad aparente (g/cm <sup>3</sup> )	8.04	0.015



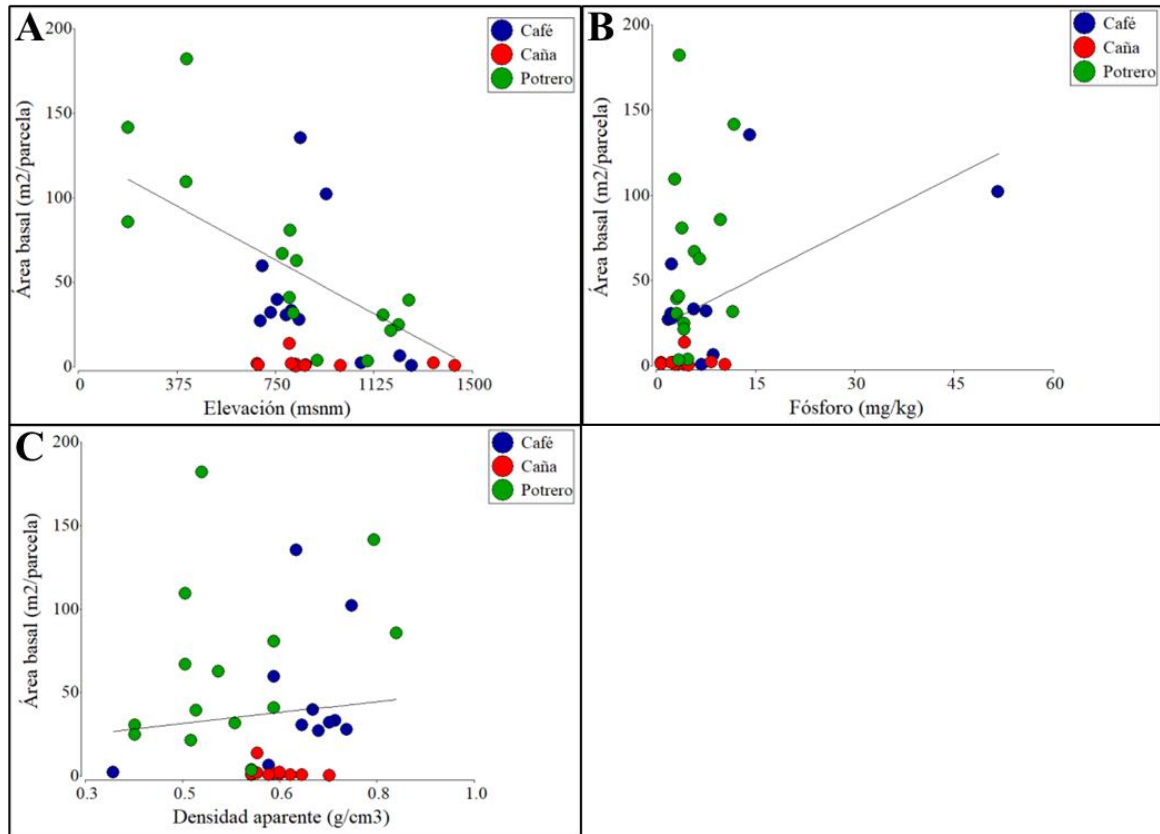


Figura 9. Relación entre la abundancia y A. elevación, B. concentración de fósforo y C. densidad aparente para cada grupo de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior.

Como resultado del análisis de redundancia (RDA) para estudiar la relación entre la composición de especies y todas las variables físicas y químicas se obtuvo como resultado cinco variables de importancia de las cuales solo cuatro presentaron diferencias estadísticamente significativas y explican el 33.9 % de la variabilidad encontrada (Cuadro 8, Fig. 10).

Cuadro 8. Variables de importancia para la composición de especies obtenidas del análisis de redundancia.

Variables	Varianza	F	p
Edad (años)	0.04535	3.1977	0.002**
Densidad aparente (g/cm <sup>3</sup> )	0.03794	2.6756	0.003**
pH	0.02514	1.7729	0.049*
Mn (mg/kg)	0.02822	1.9902	0.02*
Cu (mg/kg)	0.02842	2.0044	0.017*
Acidez (cmol <sup>(+)</sup> /kg)	0.01913	1.3491	0.162

\*\*\*'  $p < 0.001$ ; '\*'  $p < 0.01$

En la figura 10 se muestra el biplot obtenido en análisis de RDA para los primeros dos ejes. En él puede observarse como la composición de especies vegetales en las parcelas estudiadas está significativamente influenciada por las variables fisicoquímicas evaluadas y el uso de suelo anterior. A través del eje RDA 1, se muestra como a valores menores que cero las especies *Piper aduncum* y *V. patens* una fuerte asociación con variables altos

valores de pH y de densidad aparente lo que sugiere que estas de especies están adaptadas a estas características. Mientras que cuando  $RDA\ 1 > 0$ , *Heliocarpus appendiculatus* y *E. poeppigiana* están en sitios con menores valores de pH y densidad aparente y una alta acidez. Igualmente, coincide que en esta región del gráfico ( $RDA\ 1 > 0$ ) donde la variable acidez tiene mayor influencia, se encuentran agrupados los sitios establecidos en potreros abandonados. Para el eje RDA 2 hubo una diferenciación relacionada con las variables cobre y manganeso. Cuando  $RDA\ 2 > 0$ , las parcelas de café están más relacionadas con los altos valores de cobre mientras que algunas en cañales se relacionan con altos valores de manganeso. La especie *M. xalapensis* está influenciada por altos valores de cobre, mientras que *H. bonplandianum* se encuentra más relacionada con el manganeso.

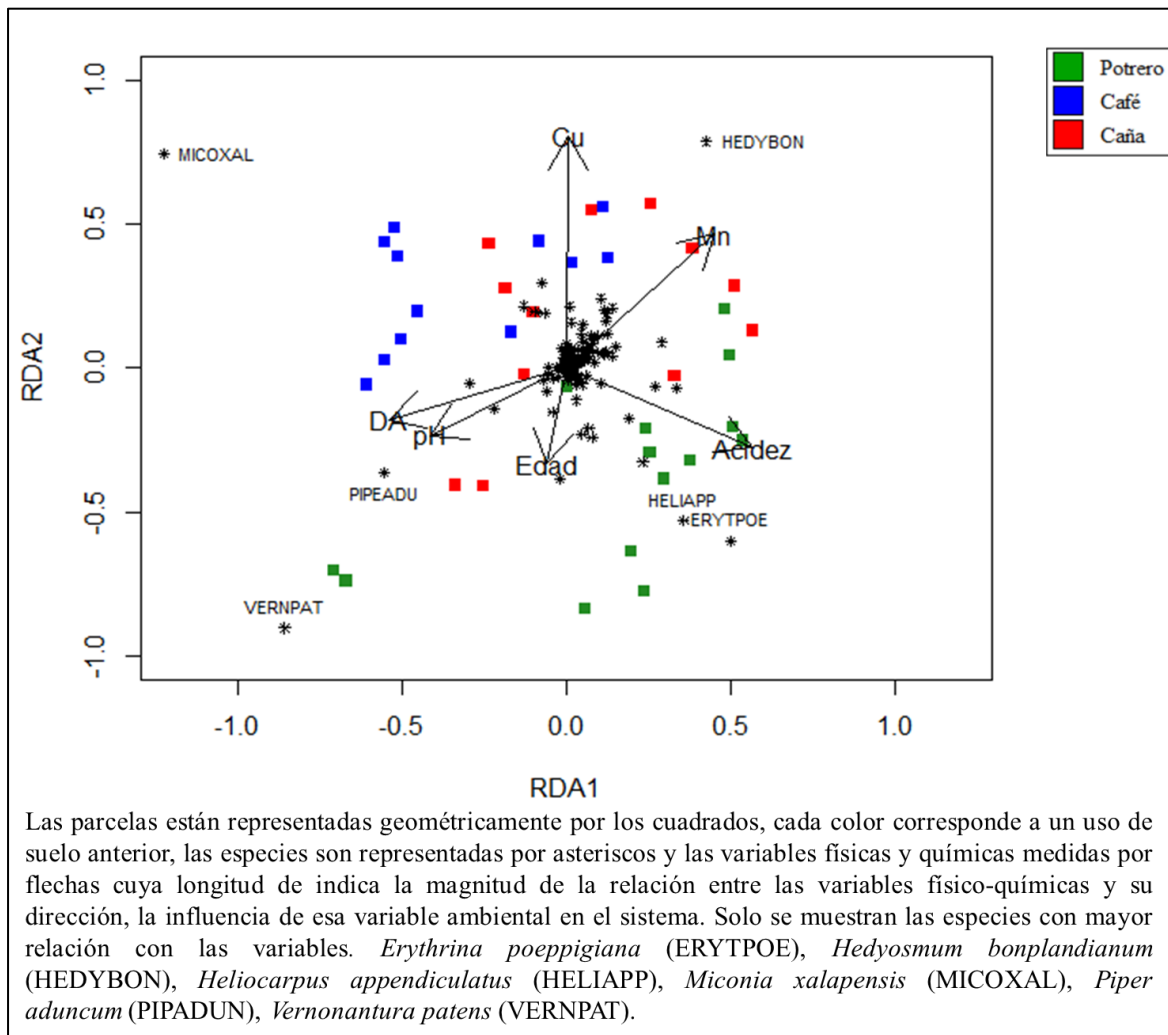


Figura 10. Diagrama obtenido con el análisis de redundancia RDA que muestra la relación entre la composición de la vegetación con los factores ecológicos y antrópicos para cada uso de suelo anterior. Se graficaron los ejes RDA 1 y RDA 2 los cuales explican el 33.9% de la varianza encontrada.

## 4. Discusión

### 4.1. Estructura, riqueza, diversidad y composición de la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior

El análisis de estructura de la vegetación secundaria temprana según uso de suelo anterior para cada clase diamétrica mostró un patrón de J invertida. En esta distribución el mayor número de individuos se concentró en las dos primeras clases diamétricas (0-10 cm y 10-20 cm), sobre todo en la clase que incluye los individuos con dap entre 0-10 cm. Silva et al. (2016) describen que la distribución de J invertida es esperable en las primeras etapas de la sucesión, donde la mayor concentración de individuos ocurre en las clases diamétricas inferiores. Este patrón es un indicador de que las especies en sucesión temprana están en crecimiento.

El patrón de las curvas de rango-abundancia obtenidas en los tres tipos de uso de suelo anterior muestran una estructura con una fuerte jerarquización en las abundancias de pocas especies que dominan ampliamente, mientras muchas otras son raras (Mandelbrot, 1983; Sugihara, 1980; Zipf, 1949; Preston, 1948). Estos patrones, en general, representan comunidades ecológicamente complejas con interacciones fuertes entre las especies dominantes y una mayor vulnerabilidad de las menos abundantes (Preston, 1948).

La sucesión secundaria en un bosque húmedo neotropical consta de tres fases fundamentales, considerando condiciones en que el suelo no está degradado y que existe una fuente de semillas cercana (Finegan, 1996). La primera fase de la sucesión secundaria ocurre durante la primera década después del abandono, donde el sitio está dominado por especies pioneras de corta vida, rápido crecimiento y baja estatura como pastos, arbustos y hierbas. En la segunda fase de la sucesión (10-30 años), las especies pioneras son reemplazadas por especies arbóreas como *Cecropia insignis*, *Ochroma pyramidale*, *Trema integerrima*, *Byrsonima crassifolia*, *Conostegia xalapensis*, *Vernonanthura patens*, *Vismia baccifera*, *Vismia macrophylla* (Schorn et al, 2024; Martínez-ramos et al, 2021; Guariguata y Ostertag, 2001), las cuales son especies heliófitas efímeras que implican que poseen tasas fotosintéticas relativamente altas y una baja inversión en estructuras permanentes que propician su rápido crecimiento (Guariguata y Ostertag, 2002; Finegan, 1996). Luego, en una tercera fase (75-150 años), las heliófitas efímeras son sustituidas por árboles pioneros de larga vida y mayor altura (especies heliófitas durables) pero que aún requieren de mucha luz, ejemplos de estas especies son aquellas pertenecientes a los géneros *Apeiba*, *Achornea*, *Coethalsia*, *Corida*, *Goupia*, *Inga*, *Laetia*, *Simarouba*, *Spondias*, *Trema*, *Vochysia*, *Vismia* (Martínez-Ramos et al, 2021; Guariguata y Ostertag, 2002; 2001).

Los resultados de esta investigación relacionados con la composición de la vegetación en el período analizado entre 0 y 15 años, luego del abandono concuerdan con lo descrito en las primeras fases de la sucesión secundaria en la región tropical húmeda. La vegetación secundaria temprana caracterizada en nuestro estudio estuvo dominada por especies pertenecientes a las familias Melastomataceae (géneros *Miconia* y *Conostegia*), Urticaceae (géneros *Cecropia*, *Urera*), Fabaceae (géneros *Inga*, *Senna*), Solanaceae (géneros *Solanum* y *Cestrum*) y Asteraceae (género *Vernonanthura*). Estas familias son las de mayor abundancia registradas en el estudio para los tres grupos de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior y sus especies se clasifican en pioneras arbóreas,

dependientes de luz (heliófitas) y de corta vida (efímeras) (Schorn et al, 2024; Tropicos.org, 2024; Guariguata y Ostertag; 2002).

En particular, las especies indicadoras definidas en este estudio en todos los usos de suelo estudiados son especies que abarcan formas de vida desde subarbustos o arbustos hasta especies arbóreas que habitan en zonas de vida desde bosque seco, húmedo, muy húmedo a pluvial, en un gradiente de elevación desde cero metros sobre el nivel del mar hasta los 2700 en algunas especies. Varias de ellas son características de sitios perturbados (orillas de caminos, áreas abiertas), charrales o bosques secundarios y se clasifican según su gremio ecológico en heliófitas efímeras o durables (Tropico.org; 2024; Comisión Nacional de Sostenibilidad Forestal, 2018; ver Anexo 2). Así mismo, las características ecológicas de las especies indicadoras, siendo en su mayoría heliófitas efímeras, reafirman los estados sucesionales en que se encuentran los sitios estudiados, puesto que este grupo de especies, como se describió anteriormente, son características de la segunda fase de sucesión (10-30 años), mientras que las heliófitas durables son característica de la tercera etapa, reemplazando a las efímeras, formando un dosel de mayor altura y adoptando una estructura más similar a un bosque (Schorn et al, 2024; Martínez-Ramos et al., 2021; Chazdon, 2014; Finegan, 1996). En el caso de los potreros, se observó que estos presentan una estructura más similar a un bosque y en este grupo las especies indicadoras que predominaron son las heliófitas durables. En contraste, las especies predominantes en cañales fueron las heliófitas efímeras, cuyos sitios permanecen abiertos con poca vegetación arbórea.

De manera general, se observaron diferencias en cuanto a la estructura, riqueza y composición entre los grupos de vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior, donde el grupo de potrero fue el de mayor abundancia y riqueza de especies en comparación con los grupo café y caña. Si bien no se encontraron diferencias en cuanto a estos atributos entre el grupo potrero y el de café, sí existieron diferencias entre ambos grupos con los sitios de caña abandonada. Se sugiere que estos resultados son debido, fundamentalmente a condiciones climáticas locales y condiciones de suelo (Chazdon y Guariguata, 2016; Holl; 1999), disponibilidad del banco de semillas, dispersión y establecimiento de propágulos (Chazdon, 2008; Guariguata y Ostertag, 2001; Holl, 1999; Finegan, 1996) hasta la historia de uso de suelo, la intensidad de uso y la matriz paisajística (Hordijk *et al.*, 2024; Breugel, 2007; Chazdon *et al.*, 2007; Chazdon, 2003). Estos factores limitantes de la sucesión secundaria hacen que sea un proceso que no sigue siempre un patrón lineal o sea predecible, y que depende de las condiciones propias de cada sitio y (Norden *et al.*, 2015; Chazdon, 2008; Guariguata y Ostertag, 2001).

Las condiciones iniciales del sitio abandonado constituyen un filtro sobre la dispersión de semillas, el establecimiento de plántulas y su posterior crecimiento y supervivencia (Guariguata y Ostertag, 2001; Finegan, 1996). Las tierras abandonadas son colonizadas principalmente por semillas provenientes de fuentes fuera del sitio (e.g. árboles remanentes), o por otras fuentes alternativas de colonización como el banco de semillas *in situ*, plántulas que estaban presentes y establecidas en el momento del abandono o rebrotes de raíces, tallo o tocones (Holl, 2012). De acuerdo con lo anterior, posiblemente los altos valores de abundancia y riqueza en los sitios de potreros, seguido por los de los cafetales se debe, entre otros factores, a la colonización de dichas áreas por semillas provenientes de parches de bosques cercanos a los sitios, o por las especies remanentes en ellos.

En los trópicos el café se cultiva bajo sombra y es común el uso cercas vivas, así como también es común encontrar en los potreros árboles remanentes. Especies como *C. alliodora*, *C. elastica* y *E. poeppigiana*, especies indicadoras, son utilizadas como cercas vivas, y son muy comunes en sitios como orillas de caminos, charrales, bordes de bosques, así como en bosques secundarios (Anexo 2). *E. poeppigiana* también es destinada a brindar sombra a las plantaciones de café. La presencia de estos árboles tanto en los sitios de café o potrero pueden haber actuado como fuentes de semillas que favoreció la regeneración en los sitios.

Según Guariguata y Ostertag (2001), la vegetación remanente potencia la recuperación forestal, promoviendo rápidos aumentos en la riqueza de especies, la densidad de árboles y la biomasa aérea. Asimismo, Chazdon y Guariguata (2016), señalan que la cercanía del sitio abandonado a pequeñas zonas de bosque, vegetación ribereña, cercas vivas o de árboles remanentes dentro de la matriz paisajística, promueve una rápida regeneración debido a que, además de actuar como fuentes de semillas, constituyen hábitats de los vectores de dispersión y favorecen la movilidad de la fauna en general. En estudios posteriores se debería incluir la distancia al bosque más cercano como una variable más, o realizar un diseño de paisaje que permita probar esta hipótesis.

Por otra parte, la baja abundancia, riqueza y diversidad de especies en los cañales puede relacionarse con que estos sitios luego del abandono tienden a ser colonizados por especies de herbáceas agresivas que limitan la supervivencia y el crecimiento de las especies forestales. Holl (2012) plantea que la presencia de pastizales, de helechos densos u otra vegetación ruderal pueden retardar la recuperación al proporcionar refugio a los depredadores de semillas y plántulas; competir por la humedad del suelo, los nutrientes y la luz; aumentar la probabilidad de incendio; reduciendo la germinación de las semillas y emitiendo sustancias químicas alelopáticas que limitan el crecimiento de las plántulas.

Otros factores que influyen en la regeneración en los sitios abandonados son las prácticas de cultivo e intensidad de uso de la tierra (Chazdon *et al.*, 2007; Guariguata y Ostertag, 2002). Los cañales son cultivos prolongados cuya producción requiere una mecanización intensiva que da como resultado cambios en las propiedades físicas del suelo alterando su estructura y agotando los nutrientes (Cherubin *et al.*, 2016). Lo anterior junto con la práctica de quemar antes de la siembra provoca una eliminación de la cobertura vegetal, una degradación del banco de semillas *in situ*, y una reducción de la materia orgánica del suelo y su fertilidad (Cabrera y Zuaznábar, 2010). Estas perturbaciones que afectan gravemente tanto a los suelos como a la vegetación sobre él provocan que la recuperación sea considerablemente más lenta después de perturbaciones (Chazdon, 2003).

Si bien, en esta investigación no se tuvo en cuenta la intensidad de uso anterior del suelo, este pudiese ser otro factor determinante en las características encontradas en la vegetación en cañales y el cual puede ser el tema de futuros estudios. El trabajo realizado en la Amazonía central por Gehring *et al.* (2005), en sitios abandonados luego de una agricultura de tala y quema, analiza la influencia de la intensidad de uso del suelo anterior en el proceso de sucesión natural en bosques secundarios. Según estos autores, el uso moderado del suelo tuvo efectos menores en la acumulación de biomasa, pero si ocasionó cambios profundos en la estructura de los bosques jóvenes. En esta misma línea una reciente investigación llevada a cabo por Hordijk *et al.* (2024) en donde se analiza el efecto de la intensidad de uso de la tierra y la cubierta forestal del paisaje circundante en la restauración de los bosques tropicales seco y húmedo, se obtuvo como resultado que la que la intensidad del uso del suelo es más importante que la cobertura forestal y la fragmentación para el estado

de los atributos de la comunidad arbórea después de tres años. Lo anterior sugiere que el uso previo de la tierra impacta el inicio de la sucesión y deja importantes legados en la vegetación, siendo menor la recuperación de la riqueza de especies de árboles en sitios con una mayor intensidad de uso del suelo.

#### 4.2. Relación de los factores ecológicos y antrópicos con la vegetación secundaria temprana en cada uso de suelo anterior

El área de estudio a través del CBVCT abarca un gradiente altitudinal entre 0 a 1400 msnm y los resultados mostraron una relación negativa entre la elevación y abundancia, área basal, riqueza y diversidad de especies en los tres grupos definidos por su uso de suelo anterior. Esto puede deberse al rápido cambio de las condiciones climáticas con la altitud en distancias geográficas muy cortas y a los fuertes contrastes en las condiciones de vida con diferentes exposiciones y topografías (Körner et al., 2017). En los trópicos a medida que las elevaciones son más altas y tienen menor disponibilidad de energía, se sabe que disminuye la riqueza y diversidad de especies, poblaciones de árboles más pequeñas y menos biomasa que las elevaciones más bajas y cálidas (Monge-González et al., 2020; Kreft y Jetz, 2007).

Por otro lado, como ya se ha mencionado anteriormente, existen factores limitantes de la sucesión secundaria asociados a las características del sitio abandonado. De ellos, las condiciones del suelo asociadas a sus características físicas y químicas influyen en el crecimiento y composición florística de la vegetación en regeneración (Chazdon y Guariguata, 2016; Chazdon, 2014; Guariguata y Ostertag, 2002). En particular, la composición de las especies está influenciada por las condiciones ambientales cambiantes durante el desarrollo de la vegetación secundaria, incluida la disponibilidad de luz y la fertilidad del suelo (Craven et al., 2018; Boukili y Chazdon, 2016).

Las características de suelos de los sitios de muestreo presentaron bajos valores de pH, una alta acidez, baja disponibilidad de nutrientes (en particular bajos valores de fósforo, carbono y nitrógeno), por lo que son suelos poco fértiles y con cierto grado de compactación (ver Cuadro 4). Estas características del suelo encontradas se corresponden con lo descrito para los suelos de la región tropical, los cuales, en su mayoría, son suelos ácidos y bajos en nutrientes (Holl, 2012; Chazdon, 2003; Finegan, 1996). La baja disponibilidad de nutrientes del suelo puede afectar la distribución, composición y crecimiento de las especies colonizadoras (Chazdon, 2014; Guariguata y Ostertag, 2002).

Asimismo, los suelos con una baja fertilidad o lo que es igual, con bajos valores de capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE), indican que los cationes adheridos al suelo o a la materia orgánica, no son reemplazados por otros cationes en solución, lo que dificulta la toma de nutrientes por parte de las plantas limitándose su crecimiento (Guariguata y Ostertag, 2002). El grupo de potrero presentó el mayor valor de CICE de los tres grupos, esta mayor fertilidad se ve reflejada en los altos valores de abundancia, riqueza y diversidad de especies en el grupo potrero.

Del análisis RDA dentro de las variables más importantes que explican la variación encontrada en la composición de especies entre los grupos de vegetación para cada uso de suelo anterior se encuentran la edad de abandono, la densidad aparente, el pH, la acidez, el manganeso y el cobre. En relación con la edad de abandono podemos ver que la

composición de las especies está más relacionada con esta variable (Fig. 14 A) pues, como se describió en la sección anterior, a medida que aumenta la edad de abandono y avanza la sucesión, ocurre un recambio de especies de heliófitas efímeras a heliófitas durables. Breugel (2007) analizó la vegetación de barbecho (charral) entre 5 y 18 años en cuanto a los patrones de abundancia, frecuencia y diversidad de especies de árboles en bosques secundarios jóvenes en Chiapas, México y encontró que la estructura y composición fue diferente en las clases de edad de los bosques jóvenes (0-5 años), intermedios (5-10 años) y mayores (10-18 años).

Otra variable importante obtenida por el RDA fue la densidad aparente. El cambio más significativo en la estructura del suelo es el aumento de su compactación y la disminución de la porosidad, lo que impide el crecimiento de las raíces y la capacidad de retención de agua (Holl, 2012; Guariguata y Ostertag, 2001). Cuando la DA es cercana o mayor que uno, el grado de compactación del suelo es mayor (Cuya, 2018). Los valores promedios de DA para los tres grupos de vegetación estudiados (café:  $0.7 \pm 0.04 \text{ g/cm}^3$ , potrero:  $0.6 \pm 0.04 \text{ g/cm}^3$  y cañal  $0.6 \pm 0.04 \text{ g/cm}^3$ ) son cercanos a uno, indicando una compactación del suelo en los sitios. Un suelo compactado se caracteriza por la disminución de la permeabilidad por disminución de los macroporos, lo cual significa menor disponibilidad de agua en el suelo y aumento de la escorrentía superficial; y desde el punto de vista morfológico de la planta, dificulta el desarrollo radicular de la cobertura vegetal, provocando la disminución del tamaño de la raíz, engrosamiento, acortamiento y menor densidad de pelos radiculares y deformación celular, afectando su crecimiento y supervivencia (Cuya, 2018; Noor et al., 2017).

Si se analizan las variables de estructura, diversidad y composición de los sitios muestreados con las características del suelo descritas en este estudio, se ve una clara influencia del suelo en las características de la vegetación secundaria estudiada; por ejemplo, el grupo cañal presentó los menores valores de CICE y su DA indica un grado de compactación de suelo en estos sitios, lo que se traduce a que los sitios en cañales tienen menor capacidad de intercambio catiónico en el suelo dificultando a la absorción de nutrientes por las plantas. A lo anterior se añade que la compactación del suelo dificulta el establecimiento y desarrollo de la regeneración, por una parte, por el un aumento de la cohesión y consecuente aumento de la resistencia al corte y, por otra, por dificultar el desarrollo de raíces y disminución de la disponibilidad de agua y nutrientes. Estas condiciones físicas y químicas del suelo en cañales, es otra causa, además de las ya descritas en la sección anterior, por lo que en estos sitios la abundancia, área basal, riqueza y diversidad de especies es mucho menor en comparación a los otros usos de suelo anterior.

## **5. Conclusiones**

La estructura, riqueza y diversidad de especies vegetales fue diferente en las distintas áreas de regeneración temprana según el uso de suelo anterior. El grupo potrero presentó los mayores valores de abundancia, área basal, riqueza y diversidad de especies. No obstante, los usos potrero y café no se diferencian entre sí en cuanto a la abundancia, área basal y riqueza ( $q_0$ ), pero sí se diferenciaron del de cañal según estas variables. En cuanto a la diversidad  $q_1$  y  $q_2$ , no existe diferenciación entre la vegetación secundaria temprana según el uso de suelo anterior.

La composición de la vegetación, según los usos de suelo anterior estudiados quedó diferenciada por 25 especies indicadoras. El grupo potrero obtuvo el mayor número de especies indicadoras y está definido por las especies de mayor valor indicador *Sapium glandulosum*, *Saurauia montaña*, *Hedyosmum bonplandianum*, *Tetrorchidium euryphyllum* y *Miconia affinis*; el grupo café por *Erythrina poeppigiana*, *Solanum rugosum*, *Cecropia insignis* y *Solanum schlechtendalianum*; y el grupo cañal solo diferenciado por la especie *Vernonanthura patens*.

La composición de la vegetación secundaria temprana descrita para cada uso de suelo se corresponde con la vegetación características de las primeras fases de la sucesión secundaria, donde primero dominan las especies pioneras heliófitas efímeras que luego, en el transcurso del tiempo, son reemplazadas por las heliófitas durables.

Los modelos de regresión lineal generalizado y mixto mostraron una relación negativa entre la elevación y la abundancia, área basal, riqueza y diversidad de especies. A medida que la elevación aumenta, estos atributos disminuyen.

El análisis de RDA permitió determinar las variables más importantes que describen la variación encontrada entre los grupos de vegetación secundaria según el uso de suelo anterior. Las variables más importantes fueron: edad de abandono, pH, acidez, densidad aparente, manganeso y cobre. De ellas la edad, densidad aparente, pH, manganeso y cobre son las que mejor explican la variación encontrada.

Este trabajo constituye el primer esfuerzo para la caracterización de la vegetación secundaria en etapas tempranas de la sucesión dentro el CBVCT teniendo en cuenta el uso de suelo anterior de los sitios estudiados. Además, con él se estableció la primera red de parcelas permanentes dentro del CBVCT destinada a hacer seguimiento a largo plazo del proceso de sucesión secundaria a partir de sitios abandonados recientemente.



## 6. Literatura Citada

- Aide, T. M. (2000). Clues for tropical forest restoration. *Restoration Ecology*, 8(4), 327. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80047.x>
- Aide, T. M., Zimmerman, J. K., Pascarella, J. B., Rivera, L., y Marcano-Vega, H. (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8(4), 328-338. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80048.x>
- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M. J., y Muñiz, M. (2013). Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*, 45(2), 262-271. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., y Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326-340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Boukili, V. K., y Chazdon, R. L. (2016). Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 24, 37-47. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.11.003>
- Breugel, M. Van, Bongers, F., y Mart, M. (2007). Species Dynamics During Early Secondary Forest Succession : Recruitment , Mortality and Species Turnover. *BIOTROPICA*, 35(5), 610-619. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00316.X>
- Breugel, M. van (2007). *Dynamics of Secondary Forest*. Tesis Doctoral. Universidad de Wageningen. 240pp.
- Cabrera, J. A. y Zuaznabar, R. (2010). Impacto sobre el ambiente del monocultivo de la caña de azúcar con el uso de la quema para la cosecha y la fertilización nitrogenada. *Cultivos Tropicales*, 31(1):5-13 pp. Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. La Habana, Cuba.
- Canet, L. (2008). Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca: Perfil Técnico. Programa de Investigación y Gestión de Corredores Biológicos CATIE, Turrialba. Costa Rica: 2-97.

- Cerda, R., Allinnea, C., Garyc, C., Tixier, P., Harvey, C.A., Krolczyk, L., Mathiot, C., Clément, E., Aubertot, J.N. y Avelino, J. (2017). Effects of shade, altitude and management on multiple ecosystem services in coffee agroecosystems. *European Journal of Agronomy*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2016.09.019>
- Chain-Guadarrama, A. (2009). Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado mesoamericano [Tesis de Maestría]. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/5130>
- Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez S. y Casanoves, F. (2012). Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 463-48. doi:10.1017/S0266467412000521
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1-2), 51-71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., y Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882), 1458-1460. <https://doi.org/10.1126/science.1155365>
- Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E., y Miller, S. E. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 23(6), 1406-1417. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x>
- Chazdon, R. L., Finegan, B., Capers, R. S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., y Norden, N. (2010). Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42(1), 31-40.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. Reino Unido: University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., Broadbent, E. N., Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Zambrano, A. M. A., Aide, T. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Craven, D., Almeida-Cortez, J. S., Cabral, G. A. L., De Jong, B., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ... Poorter, L. (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2(5). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Chazdon, R. L., y Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, 48(6), 716-730. <https://doi.org/10.1111/btp.12381>

- Chazdon, R. L., y Uriarte, M. (2016). The role of natural regeneration in large-scale forest and landscape restoration: Challenge and Opportunity. *Biotropica*, 48(6), 709-715.
- Cherubin, M.R., Karlen, D.L., Franco, L.C., Tormena, C.A., Cerri, C.E.P. y Davies, C.A. (2016). Soil physical quality response to sugarcane expansion in Brazil. *Geoderma*, 267: 156-168. ISSN 0016-7061, <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.01.004>
- Chokkalingam, U.; de Jong, W. 2001. Secondary forest: a working definition and typology. *International Forestry Review* 3(1): 19-26. Center for International Forestry.
- Comisión Nacional de Sostenibilidad Forestal. (2018). Listado de especies con Gremios Ecológicos Actualizada. [https://www.sirefor.go.cr/pdfs/Listado\\_de\\_especies\\_con\\_Gremios\\_Ecologicos\\_Actualizado-2018.xlsx](https://www.sirefor.go.cr/pdfs/Listado_de_especies_con_Gremios_Ecologicos_Actualizado-2018.xlsx)
- Cortés-Calderón, S., Mora, F., Arreola-Villa, F., y Balvanera, P. (2021). Ecosystem services supply and interactions along secondary tropical dry forests succession. *Forest Ecology and Management*, 482(December 2020). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118858>
- Craven, D., Berlyn, G. P., Ashton, M. S., y Breugel, M. van. (2018). Environmental filtering limits functional diversity succession in a seasonally wet tropical secondary forest. *Journal of Vegetation Science*, 29(3), 511-520. <https://doi.org/10.1111/jvs.12632>
- Craven, D., Hall, J. S., Berlyn, G. P., Ashton, M. S., y Breugel, M. Van. (2015). Changing gears during succession: shifting functional strategies in young tropical secondary forests. *Oecologia*, 179, 293-305. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3339-x>
- Cuya, O., Sánchez, N. y José, A. (2018). La densidad aparente del suelo como indicador ecológico para la restauración de plataformas y campamentos petroleros en el bosque húmedo tropical. (GSI-ME-OC-10-N) IX INGEPET 2018.
- Fabrice A.J. DeClerck; Robin Chazdon; Karen D. Holl; Jeffrey C. Milder; Bryan Finegan; Alejandra Martínez-Salinas; Pablo Imbach; Lindsay Canet; Zayra Ramos (2010). Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future, 143(10), 0–2313. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.026.
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Dent, D. H., y Joseph Wright, S. (2009). The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*, 142(12), 2833-2843. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.035>
- Di Rienzo, J. A., Guzmán, A. W., & Casanoves, F. (2002). A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, 7(2), 129-142.

- Dowle, M., Srinivasan, A., Gore, A., & Barrett, M. (2023). data.table: Extension of data.frame. R package version 1.14.8. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=data.table>
- FAO. 2020. Global Forest Resources Assessment 2020: Main report. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9825en>
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312(5990), 109-114. <https://doi.org/10.1038/312109a0>
- Finegan, B. (1992). El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. *Serie Técnica. Informe técnico No. 188. Colección Silvicultural y Manejo de Bosques naturales no.5*, 37. [http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/1589/El\\_potencial\\_de\\_manejo\\_de\\_los\\_bosques\\_humedos.pdf?sequence=1&isAllowed=y](http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/1589/El_potencial_de_manejo_de_los_bosques_humedos.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *TREE*, 11(3), 119-124.
- Finegan, B., y Delgado, D. (2000). Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*, 8(4), 380-393. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80053.x>
- Ghimire, C. P., Bruijnzeel, L. A., Lubczynski, M. W., Zwartendijk, B. W., Odongo, V. O., Ravelona, M., y Van Meerveld, H. J. I. (2018). Transpiration and stomatal conductance in a young secondary tropical montane forest: Contrasts between native trees and invasive understory shrubs. *Tree Physiology*, 38(7), 1053-1070. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy004>
- Guariguata, M. R. (1999). Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 124(2-3), 255-261. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00072-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00072-9)
- Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1-3), 185-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Guariguata, M.R. y G.H. Kattan. (2002). Ecología de bosques neotropicales. Editorial Tecnológica, Cartago, Costa Rica.
- Guzman, A., Montes, M., Hutchins, L., DeLaCerde, G., Yang, P., Kakouridis, A., Dahlquist-Willard, R. M., Firestone, M. K., Bowles, T., y Kremen, C. (2021). Crop diversity enriches arbuscular mycorrhizal fungal communities in an intensive agricultural landscape. *New Phytologist*, 231(1), 447-459. <https://doi.org/10.1111/nph.17306>
- Hanson, T., Brunsfeld, S., Finegan, B., y Waits, L. (2007). Conventional and genetic measures of seed dispersal for *Dipteryx panamensis* ( Fabaceae ) in continuous and fragmented Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 635-642. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004488>

- Heinrich, Viola H.A., Dalagnol, R., Cassol, H.L.G., Rosan, T.M., de Almeida, C.T., Silva Junior, C.H.L., Campanharo, W.A., House, J.I., Sitch, S., Hales, T.C., Adami, M., Anderson, L.O., Aragão, L.E.O.C. (2021). Large carbon sink potential of secondary forests in the Brazilian Amazon to mitigate climate change. *Nature Communications*, 12(1), 1-11. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-021-22050-1>
- Henao, E., Camino, R. V. De, y Carrera, F. (2015). *El bosque secundario en Centroamérica. Un recurso potencial de uso limitado* (Número Boletín técnico 77).
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Holl, K. D. (1999). Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31(2), 229-242. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00135.x>
- Holl, K. D, Loik, M. E, Lin, E. H.V, y Samuels, I. A. (2000). Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8(4), 339-349.
- Holl, K. (2012). Restoration of Tropical Forests. En J. Van Andel and J. Aronson (Ed.), *Restoration ecology: The New Frontier* (Second, Número September, pp. 103-114). Blackwell Publishing.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Inisefor-UNA, MINAE-Sinac. (2022). Mapa de tipos de bosque y otras tierras de Costa Rica 2021. [https://www.sinac.go.cr/ES/bimapas/Mapa%20de%20Bosques%20y%20otros%20usos%202021/Mapa\\_Bosques\\_OC\\_2021.jpg](https://www.sinac.go.cr/ES/bimapas/Mapa%20de%20Bosques%20y%20otros%20usos%202021/Mapa_Bosques_OC_2021.jpg)
- Kass, D. (2007). Fertilidad de los suelos. San José, Costa Rica: EDUNED. 272p.
- Körner, C., Jetz, W., Paulsen, J. *et al.* (2017). A global inventory of mountains for biogeographical applications. *Alp Botany* 127, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0182-6>
- Kreft, H. y Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104 (14) 5925-5930, <https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104>
- Lasanta, T., Arnáez, J., Pascual, N., Ruiz-flaño, P., Errea, M. P., y Lana-Renault, N. (2016). Catena Space – time process and drivers of land abandonment in Europe. *Catena*, 14. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.02.024>
- Letcher, S. G., y Chazdon, R. L. (2009). Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41(5), 608-617. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00517.x>

- Machado Araújo, M., Tucker, J. M., Silva Vasconcelos, S., Zarin, D. J., Oliveira, W., Elamónica Sampaio, P., Rangel-Vasconcelos, L. G., Oliveira, F. de A., Rodrigues Coelho, R. de F., Veiga Aragao, D., y Miranda, I. (2005). Successional pattern and process in secondary forest of different ages in the Eastern Amazon. *Ciência Florestal*, 15(4), 343-357.
- Mandelbrot, B. B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. *WH Freedman and Co., New York*, 1(1983), 1.
- Martínez-Ramos, M., M. M. Del Gallego-Mahecha, T. Valverde, E. Vega, and F. Bongers. 2021. "Demographic Differentiation among Pioneer Tree Species during Secondary Succession of a Neotropical Rainforest." *Journal of Ecology* 109: 3572–86. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13738>
- Molina, E. (1998). Encalado para la corrección del suelo (No. 631 42 M722e). San José, CR: Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo.
- Molina, E. y Meléndez, G. (2002). Tabla de interpretación de análisis de suelos. Centro de Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica.
- Morales, M., Vílchez, B., Ortega, M., Ortiz, E., Guevara, M., Chazdon, R. I., y Ortiz-Malavassi, E. (2012). Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 9(23), 19-28.
- Morán-Ordoñez. A., Hermoso, V. y Martínez-Salinas, A. (2022). Multi-objective forest restoration planning in Costa Rica: Balancing landscape connectivity and ecosystem service provisioning with sustainable development. *Journal of Environmental Management*, 310(2022): 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114717>
- Munroe, D. K., Berkel, D. B. Van, Verburg, P. H., y Olson, J. L. (2013). Alternative trajectories of land abandonment: causes, consequences and research challenges. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.06.010>
- Naime, J., Mora, F., Sánchez-Martínez, M., Arreola, F., Balvanera, P. (2020). Economic valuation of ecosystem services from secondary tropical forests: trade-offs and implications for policy making. *Forest Ecology and Management*, 473. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118294>
- Nathan, R., y Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 15(7), 278-285.
- Navure Team (2023). Navure (2.7.1): A data-science-statistic oriented application for making evidence-based decisions. URL <http://www.navure.com>
- Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Cerda, I. G. D. La, Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Vandermeer, J., Williamson, G. B., Finegan, B., Mesquita, R., y Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National*



- Academy of Sciences of the United States of America*, 112(26), 8013-8018.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2023). *vegan: Community Ecology Package* (R package version 2.6-6). Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ortiz, L. (25 de noviembre de 2022). Lanzan mapa de bosques y otras tierras de Costa Rica. UNA Comunica. <https://www.unacomunica.una.ac.cr/index.php/noviembre-2022/4328-lanzan-mapa-de-bosques-y-otras-tierras-del-pais>
- Peña-Claros, M. (2003). Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35(4), 450-461.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00602.x>
- Peres, C. A., Baider, C., Peres, C. A., y Baidert, C. (1997). Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees ( *Bertholletia excelsa* ) in southeastern Amazonia Seed dispersal , spatial distribution and population structure of Brazilnut trees ( *Bertholletia excelsa* ) in southeastern. *Journal of Tropical Ecology*, 13(4), 595-616. <https://doi.org/10.1017/S0266467400010749>
- Pinheiro, J., & Bates, D. (2006). *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer science & business media.
- REDD/CCAD-GIZ-SINAC, P. (2015). *Inventario Nacional Forestal de Costa Rica 2014-2015: Resultados y Caracterización de los Recursos Forestales* (P. Emanuelli, F. Milla, E. Duarte, J. Emanuelli, A. Jiménez, y M. I. Chavarría, Eds.). Programa Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación Forestal en Centroamérica y la República Dominicana (REDD/CCAD/GIZ) y Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC).  
[https://www.sirefor.go.cr/pdfs/INF\\_CostaRica\\_ParaWeb.pdf](https://www.sirefor.go.cr/pdfs/INF_CostaRica_ParaWeb.pdf)
- Piotto, D. (2007). Growth of native tree species planted in open pasture, young secondary forest and mature forest in humid tropical costa rica. *Journal of Tropical Forest Science*, 19(2), 92-102.
- Poorter, L., Craven, D., Jakovac, C., *et al.* (2021). Multidimensional tropical forest recovery. *Science* 374(6573), 1370-1376.). DOI: 10.1126/science.abh3629
- Preston, F. W. (1948). The Commonness, and Rarity, of Species. *Ecology*, 29(3): 254–283.
- Reid, J. L., Fagan, M. E., Lucas, J., Slaughter, J., y Zahawi, R. A. (2018). The ephemerality of secondary forests in southern Costa Rica. *Conservation Letters*, 12(2), 1-7.  
<https://doi.org/10.1111/conl.12607>
- Rey Benayas, J. M. (2005). Restoring forests after land abandonment. En *Forest Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees* (pp. 356-360). Springer.  
[https://doi.org/10.1007/0-387-29112-1\\_51](https://doi.org/10.1007/0-387-29112-1_51)

- Rey Benayas, J. M., Martins, A., Nicolau, J. M., y Schulz, J. J. (2007). Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2(057), 14. <https://doi.org/10.1079/PAVSNR20072057>
- Rosindell, J., Hubbell, S. P., y Etienne, R. S. (2011). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 340-348. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.024>
- Shah, A. N., Tanveer, M., Shahzad, B., Yang, G., Fahad, S., Ali, S., Bukhari, M. A., Tung, S. A., Hafeez, A., & Souliyanonh, B. (2017). Soil compaction effects on soil health and crop productivity: an overview. *Environmental Science and Pollution Research*. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-8421-y>
- Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Andrade, J. L., Reyes-García, C., Jackson, P. C., y Paz, H. (2017). Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental research Letters*, 12, 9. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>
- Serrano-Molina, J. J., Delgado-Rodríguez, D., y Morales, J. P. (2021). *Silvicultura de bosques secundarios y de bosques degradados: las intervenciones silvícolas para su manejo en Centroamérica*. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/11002>
- Sesnie, S.E., Finegan, B., Gessler, P.E. y Ramos, Z. (2009). Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *BIOTROPICA*, 41(1), 1-6. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2008.00451.x
- Silva, C. V. D. J., Santos, J. R. D., Galvao, L. S., Silva, R. D. A. D., & Moura, Y. M. (2016). Floristic and structure of an Amazonian primary forest and a chronosequence of secondary succession. *Acta Amazonica*, 46, 133-150. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201504341>
- Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: An explanation of species abundance patterns. *The American Naturalist*, 116(6): 770–787
- Tropicos.org. (2024). Missouri Botanical Garden. <https://tropicos.org>
- Veintimilla, D.A. (2013). Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso “Caribe-Villa Mills” [Tesis de Maestría]. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/9020>
- Veintimilla, D; Ngo Bieng, MA; Delgado, D; Vilchez-Mendoza, S; Zamora, N; Finegan, B. 2019. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* 9(10):5720-5730. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>.



Zeng, Y., Gou, M., Ouyang, S., Chen, L., Fang, X., Zhao, L., Li, J., Peng, C., y Xiang, W. (2019). The impact of secondary forest restoration on multiple ecosystem services and their trade-offs. *Ecological Indicators*, 104(498), 248-258. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.008>

Zipf, G. K. (1949). *Human Behavior and the Principle of Least Effort*. Addison-Wesley

## Anexos

Anexo 1. Rango de elevación, pendiente, uso de suelo anterior y edad de abandono de los sitios perteneciente a la red de parcelas permanentes y temporales establecida en el CBVCT.

<b>Finca</b>	<b>Sitio</b>	<b>Rango de elevación (msnm)</b>	<b>Rango de pendiente (%)</b>	<b>Uso de suelo anterior</b>	<b>Edad de abandono (años)</b>
Assukkar	1	820-1000	45-50	Caña	5
Guaitil 1	2	1160-1220	10-35	Potrero	6
Guaitil 2	3	1190-1260	35-50	Potrero	10
Juan Viñas 1	4	1225-1270	55-65	Café	1
Juan Viñas 2	5	1350-1435	20	Caña	4
Tuis	6	800-810	35-50	Potrero	13
Jasec 1	7	825-870	20-45	Caña	11
Jasec 2	8	825-870	45	Caña	11
ICE 1	9	189	10-50	Potrero	10
ICE 2	10	413	35-45	Potrero	10
San Isidro	11	775-830	15-40	Potrero	12
Belgravia 1	12	690-700	45	Café	10
Monte Claro	13	803-811	45	Caña	11
Colima	14	680-690	0	Caña	5
Carmona	15	790-840	50-65	Café	6
Padre Arturo	16	734	5	Café	5
Chitaría	17	911	40	Potrero	10
Zaida	18	1076	55	Café	5
Aquiaries	19	945	65	Café	10
Boyeros	20	812	20	Café	10
Belgravia 2	21	758	5	Café	5
Paniagua	22	846	5	Café	10
Javillos	23	820	55	Potrero	10
San Rafael de Pavones	24	1102	40	Potrero	5

Anexo 2. Características ecológicas de las especies indicadoras según la base de datos de Tropico.org de Missouri Botanical Garden y del Sistema de Información Forestal de Costa Rica.

<b>Especie Indicadora</b>	<b>Familia</b>	<b>Gremio Ecológico<sup>1</sup></b>	<b>Uso de suelo anterior</b>	<b>Forma de vida<sup>2</sup></b>	<b>Altura (m)<sup>2</sup></b>	<b>Zona de vida<sup>2</sup></b>	<b>Elevación (msnm)<sup>2</sup></b>
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	Heliófita durable	Café	Árbol	30	Bosque seco, húmedo y muy húmedo	0–650
<i>Cecropia insignis</i>	Urticaceae	Heliófita efímera	Café	Árbol	12–30(–55)	Bosque muy húmedo y pluvial	0–1400
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae	Heliófita efímera	Café	Árbol	5–20(–25)	Bosque húmedo y muy húmedo, bosques secundarios, bordes de bosque, áreas abiertas y orillas de caminos	0–1500
<i>Cestrum racemosum</i>	Solanaceae	Heliófita durable	Café	Arbusto o árbol	2–15(–20)	Bosque húmedo, muy húmedo y pluvial, bosques primarios y secundarios, bordes de bosque, crecimientos secundarios, potreros y orillas de caminos	0–1450(–1600+)

<i>Cordia alliodora</i>	Cordiaceae	Heliófita durable	Café	Arbusto o árbol	3–25(–30)	Bosque seco, húmedo y muy húmedo, bosques secundarios, cercas vivas, matorrales, sabanas, potreros y orillas de quebradas, ríos y caminos, a veces cultivadas en plantaciones	0–1300
<i>Coussapoa villosa</i>	Urticaceae	Heliófita efímera	Café	Arbusto o árbol	1–20(–30)	Bosque húmedo, muy húmedo y pluvial, bosques inundables, bordes de bosque, potreros y orillas de ríos	0–1500+
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Fabaceae	Heliófita	Café	Árbol	8–25	Bosque húmedo y muy húmedo, cacaotales y cafetales	100–1400
<i>Solanum rugosum</i>	Solanaceae	Heliófita efímera	Café	Subarbusto, arbusto o árbol	(0,6–)1–9(–10)	Bosque húmedo y muy húmedo, bosques secundarios, bordes de bosque, charrales y orillas de lagunas y caminos	0–900(–1200+)
<i>Solanum schlechtendalianum</i>	Solanaceae	Heliófita efímera	Café	Sufrútice (subarbusto),	1–5	Bosque húmedo, muy húmedo y pluvial, bosques primarios y secundarios,	0–1000(–1250)

				arbusto o arbolito		bordes de bosque, tacotales, potreros y orillas de ríos y caminos	
<i>Vernonanthura patens</i>	Asteraceae	Heliófita efímera	Caña	Planta	1–4	Bosque seco, húmedo y muy húmedo, potreros y orillas de caminos	0–1500
<i>Arachnothryx sp</i>	Rubiaceae	Indeterminado	Potrero	Arbustos o árboles de hábito leñoso			
<i>Banara guianensis</i>	Salicaceae	Indeterminado	Potrero	Arbusto o árbol	2–9(–12)	Bosque húmedo, muy húmedo y pluvial	0–1250+
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	Heliófita durable	Potrero	Arbusto o árbol	2–15	Bosque muy húmedo, pluvial, nuboso y de roble, bosques primarios y secundarios, bordes y claros de bosque, potreros y orillas de quebradas, ríos y caminos	(1050–)1200–2100(–2750)
<i>Hampea appendiculata</i>	Malvaceae	Heliófita efímera	Potrero	Arbusto o árbol	18	Bosque húmedo, muy húmedo, pluvial y nuboso	0–1350(–1700+)

---

<i>Hedyosmum bonplandianum</i>	Chloranthaceae	Heliófita efímera	Potrero	Hierba, arbusto o árbol	1.5–15	Bosque muy húmedo, pluvial y nuboso, bosques primarios, intervenidos y secundarios, bordes de bosque, tacotales y orillas de quebradas, ríos y caminos	100–1700(–2000)
<i>Luehea seemannii</i>	Malvaceae	Heliófita durable	Potrero	Árbol	(4–)6–40	Bosque seco, húmedo y muy húmedo, bosques secundarios, potreros y orillas de quebradas y ríos	0–650(–1100+)
<i>Miconia affinis</i>	Melastomataceae	Heliófita efímera	Potrero	Arbusto o árbol	2–8(–20)	Bosque muy húmedo y pluvial, bosques de galería y sitios perturbados	0–700(–1000)
<i>Miconia conorufescens</i>	Melastomataceae	Heliófita efímera	Potrero				
<i>Protium confusum</i>	Burseraceae	Indeterminado	Potrero	Arbusto (a veces tendido) o árbol	2–20(–25)	Bosque muy húmedo, bosques primarios, perturbados y secundarios, bordes de bosque, potreros y orillas de pantanos y playas	0–900

---

---

<i>Protium hammelii</i>	Burseraceae	Heliófita durable	Potrero	Arbolito o árbol	5–15(–30)	Bosque muy húmedo, bosques primarios y perturbados, bordes de bosque y orillas de ríos	0–500(–700)
<i>Sapium glandulosum</i>	Euphorbiaceae	Heliófita durable	Potrero	Árbol	4–30	Bosque seco, húmedo, muy húmedo, pluvial y nuboso	0–2000+
<i>Saurauia montana</i>	Actinidiaceae	Heliófita durable	Potrero	Planta	1–12(–20)	Bosque húmedo, muy húmedo, pluvial, nuboso y de roble, bosques primarios y secundarios, bordes de bosque, tacotales, áreas abiertas y orillas de quebradas, ríos y caminos	(50–)200–2700+
<i>Tetrorchidium euryphyllum</i>	Euphorbiaceae	Heliófita durable	Potrero	Arbusto o árbol	3–30	Bosque muy húmedo y pluvial	50–1500
<i>Virola sebifera</i>	Myristicaceae	Heliófita durable	Potrero	Arbustos o (más frecuente) árboles	5–30	Bosque muy húmedo, frecuente en bosques secundarios	0–950+

---

---

<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	Heliófita durable	Potrero	Árbol	10–45	Bosque muy húmedo y pluvial, bosques primarios y secundarios, cercas vivas, tacotales, potreros y orillas de quebradas y ríos	0–1050(–1600)
-------------------------------	--------------	-------------------	---------	-------	-------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------

---

<sup>1</sup> Listado de especies con Gremios Ecológicos Actualizado (2018) por Comisión Nacional de Sostenibilidad Forestal ([https://www.sirefor.go.cr/pdfs/Listado\\_de\\_especies\\_con\\_Gremios\\_Ecologicos\\_Actualizado-2018.xlsx](https://www.sirefor.go.cr/pdfs/Listado_de_especies_con_Gremios_Ecologicos_Actualizado-2018.xlsx))

<sup>2</sup> Tropicos.org. (2024). Missouri Botanical Garden. < <https://tropicos.org> >