

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultural en el bosque
secundario "Florencia", San Carlos, Costa Rica**

Tesis sometida a consideración del Comité Técnico Académico del Programa de
Estudios de la Escuela de Postgrado, como requisito parcial para optar por el
grado de:

Magister Scientie

por

Susy Guardia Vaca

Turrialba, Costa Rica

2004

Esta tesis fue aceptada en su presente forma por la Escuela de Postgraduados, en el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y aprobada por el Comité Asesor del estudiante: Susy Guardia Vaca como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae*. Por lo se considera que llena los requisitos para ser presentado ante la comunidad científica del CATIE.

Firmantes:

Bryan Finegan, Ph. D.
Profesor Consejero

Glenn Galloway, Ph.D.
Miembro del Comité

Bastian Louman, M.Sc.
Miembro del Comité

Luis Diego Delgado Rodríguez, M.Sc
Miembro del Comité

Glenn Galloway, Ph. D
Director de la Escuela de Posgrado

Susy Guardia Vaca
Candidata

DEDICATORIA

A Dios por acompañarme en este proceso de aprendizaje y levantarme cada vez que me deprimía para la finalización de la maestría.

A mi esposo..."Dietmar".. quién me brindó su apoyo emocional para seguir avanzando en la elaboración de la tesis y así alcanzar el sueño anhelado...de la maestría.

A mis padres y a mis suegros por sus palabras valiosas de aliento.

Agradecimientos

Al Director General del CATIE Dr. Pedro Ferreira, quién me facilitó la oportunidad de ingresar a la Escuela de Posgrado, y de esta manera emprender juicios nutritivos que conllevan al mejor desempeño profesional.

De una manera muy especial a mi consejero principal Bryan Finegan, quién con su conocimiento sólidos y experiencias me brindó sugerencias valiosas durante el desarrollo de la tesis.

A los miembros del comité por brindarme todo su apoyo e insumos para lograr alcanzar las metas propuestas en esta investigación. En especial a Luis Diego Delgado que con sus observaciones me ayudaron darle forma al estudio de investigación.

Al Departamento de Recursos Naturales y Ambiente por la obtención de los datos históricos de Parcelas Permanentes de Muestreo y en especial agradecimiento a Hugo Brenes, quién me facilitó el suministro de datos para el buen desempeño de la tesis y a la vez hago extenso el agradecimiento a Edwin y Vicente por sus valorables cuidados al levantar toda la información de campo.

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	VII
LISTA DE CUADROS.....	VIII
LISTA DE ANEXOS.....	XI
RESUMEN.....	XII
ABSTRACT	XIV
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 CARACTERIZACIÓN DEL PROBLEMA	1
1.2 JUSTIFICACIÓN.....	2
2 OBJETIVOS.....	4
2.1 OBJETIVO GENERAL	4
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	4
2.3 HIPÓTESIS	5
3. REVISIÓN DE LITERATURA.....	6
3.1 DEFINICIÓN DEL BOSQUE SECUNDARIO.....	6
3.2 IMPORTANCIA DEL BOSQUE SECUNDARIO	7
3.3 AMBITOS ESTRUCTURALES Y FLORÍSTICOS DE LOS BOSQUES SECUNDARIOS	8
3.3.1 Estructura horizontal	8
3.3.1.1 Abundancia	8
3.3.1.2 Area basal	9
3.3.2 Caracterización de la composición florística	10
3.3.3 Riqueza y diversidad	12
3.3.4 Caracterización de los procesos dinámicos de la vegetación.....	13
3.4 ASPECTOS SILVICULTURALES Y MANEJO DE LOS BOSQUES SECUNDARIOS	15
3.4.1 Tratamientos silviculturales.....	16
3.4.1.1 Aprovechamiento forestal.....	16
3.4.1.2 Raleo.....	17
3.4.1.3 Liberación.....	18
3.4.1.4 Refinamiento.....	19
4 MATERIALES Y METODOS.....	20
4.1 DESCRIPCIÓN Y UBICACIÓN DEL SITIO	20
4.1.1 Antecedentes.....	20
4.1.2 Vegetación del bosques secundario Florencia.....	21

4.2 DISEÑO DEL MUESTREO PARA EL LEVANTAMIENTO DE LA INFORMACIÓN	22
4.2.1 <i>Antecedentes del tratamiento silvicultural</i>	22
4.2.2 <i>Unidades de muestreo por tratamiento y por tipo de bosque</i>	23
4.2.3 <i>Antecedentes de las mediciones periódicas en las PPM</i>	26
4.2.4 <i>Levantamiento de la información de campo en el 2003</i>	26
4.3.2 <i>Caracterización de la composición florística y riqueza por tipo de bosque</i>	31
4.3.3 <i>Análisis del crecimiento diamétrico</i>	32
4.3.4 <i>Análisis de variables silviculturales y el crecimiento en diámetro</i>	33
5.1 DINÁMICA DE LOS DOS TIPOS DE BOSQUE.....	34
5.1.1 <i>Dinámica estructural por tipo de bosque</i>	34
5.1.1.1 Abundancia y área basal	34
5.1.1.2 Crecimiento del área basal	38
5.1.1.3 Dinámica estructural a nivel de rodal	40
5.1.1.4 Cambios en la composición florística	46
5.1.1.5 Riqueza y diversidad.....	52
5.1.1.6 Dinámica estructural de las poblaciones individuales de especies comunes	53
5.2 ESTUDIO DE UN EXPERIMENTO SILVICULTURAL EN EL BOSQUE SECUNDARIO FLORENCIA	58
5.2.1 <i>Efecto del tratamiento sobre la estructura horizontal</i>	58
5.2.1.1 Abundancia y área basal por tratamiento	58
5.2.1.2 Crecimiento de área basal por tratamiento.....	63
5.2.1.3 Cambios estructurales a nivel de rodal por tratamiento	64
5.2.1.4 Dinámica de las poblaciones de especies comunes.....	70
5.3 ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO DIAMÉTRICO	74
5.3.1 <i>Incremento diamétrico a nivel de rodal</i>	74
5.3.1.1 Incremento diamétrico por tipo de bosque.....	74
5.3.1.2 Incremento diamétrico de las especies comunes.....	81
5.3.1.4 Crecimiento diamétrico de las especies más comunes.....	89
5.4 CRECIMIENTO DIAMÉTRICOS CON RELACIÓN A LAS VARIABLES SILVICULTURALES	94
5.4.1 <i>Relación del crecimiento y los atributos del árbol</i>	94
5.4.1.1 Especies comunes por tipo de bosque.....	94
5.4.1.2 Especies comunes por tratamiento	96
6 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	99
BIBLIOGRAFÍA	102

ANEXOS108

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa del bosque de Florencia en San Carlos, Costa Rica. Diseño del área experimental, en donde las parcelas enumeradas de 1 al 8 se ubican en parejas: Testigo y tratadas y las parcelas que conforman el Bosque de Cordia (BC) y Bosque de Vochysia (BV).
- Figura 2.** Comparación entre el número de árboles/ha por clases diamétricas, $dap \geq 10$ cm, entre tratamiento: a) antes 1993 b) después 1994 c) 8 años después 2003, en un bosque secundario Florencia, Costa Rica
- Figura 3.** Parámetros descriptivos de los incrementos diamétricos medianos anuales de todos los árboles por clases diamétricas por tipo de bosque a) Bosque de Cordia y b) Bosque de Vochysia. Bosque secundario Florencia, Costa Rica
- Figura 4.** Estadística descriptiva de los incrementos diamétricos medianos de todos los árboles por tratamiento para diferentes períodos: Antes del tratamiento y durante la intervención = 93-94; después del tratamiento = 94-95 y actualmente = 01-03. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

LISTA DE CUADROS

1. Promedio del número de árboles por hectárea, $dap \geq 10$ cm, desviación estándar entre paréntesis según clases diamétricas, tipos de bosque y años de medición, en el bosque secundario Florencia (edad 25-33 años), Costa Rica.
2. Promedio del área basal (árboles con $dap \geq 10$ cm), según clases diamétricas, tipos de bosque y años de medición, en el bosque secundario Florencia (edad 25-33 años), Costa Rica.
3. Comparación de crecimiento en área basal en m^2/ha absoluto y relativo entre tipos de bosque, para diferentes períodos (árboles $dap \geq 10$ cm). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
4. Dinámica del número de árboles y área basal ≥ 10 cm dap , reclutas (R), muertos (M) durante 8 años de estudio (1995 a 2003), parcelas totales 1.2 ha por tipo de bosque en el bosque secundario Florencia, Costa Rica.
5. Comparación tipos de bosque con relación al reclutamiento y mortalidad, $dap \geq 10$ cm, en el bosque secundario Florencia, Costa Rica. Cifras son promedios para parcelas de 0.24 ha y desviación estándar entre paréntesis.
6. Tasa anual de mortalidad natural (M%) desviación estándar (DS) y coeficientes de variación (CV) para cuatro periodos de evaluación de los dos tipos de bosques (Según modelo Lieberman y Lieberman,1987). Bosque Florencia, Costa Rica
7. Índice de valor importancia (IVI), de las especies más importantes, árboles $dap \geq 10$ cm, en 1.2 ha en el Bosque de Cordia para los años de medición 1998 y 2003. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
8. Especies dominantes ($dap \geq 10$ cm), de acuerdo al IVI (Índice de Valor Importancia) en 1.2 ha del Bosque de Vochysia, según evaluaciones 1998 y 2003. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
9. Promedios y desviación estándar (DS) de riqueza y diversidad, individuos $dap \geq 10$ cm en 0.24ha para los dos tipos de bosque en el bosque secundario Florencia, San Carlos, Costa Rica.
10. Cambios de tamaños de las poblaciones de las especies más comunes, en ocho años de evaluación en ambos tipos de bosque. Según la categoría poblacional: población decadente (D); población estática (E) y población creciente (C). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
11. Cambios estructurales en número de árboles y área basal por clases diamétrica, $dap \geq 10$ cm, de las especies comunes en el BC, entre inicio (1995) y final (2003). Bosque secundario Florencia; Costa Rica.

12. Cambios estructurales en número de árboles y área basal por clases diamétrica, $dap \geq 10$ cm, de las especies comunes en el BV, entre el inicio (1995) y el final (2003). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
13. Comparaciones del número de árboles por hectárea ($dap \geq 10$ cm) entre el rodal testigo y tratado según años de medición. Bosque Florencia, Costa Rica
14. Comparaciones en área basal entre el rodal testigo y tratado para diferentes años de medición. Bosque Florencia, Costa Rica
15. Promedios de incremento en área basal en $m^2/ha/año$ absoluto y relativo entre tratamiento, para diferentes períodos, árboles $dap \geq 10$ cm dap . Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
16. Cambios en el número de individuos y área basal ($dap \geq 10$ cm), en la población del rodal testigo y rodal tratado, durante 10 años, en un área total de parcelas de 1,2 ha en el Bosque secundario Florencia, Costa Rica
17. Comparación del reclutamiento en el rodal testigo y rodal tratado (cifras promedios de 0.24 ha). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
18. Tasa promedio anual de mortalidad natural (M%), desviación estándar (DS) y coeficientes de variación (CV) para seis periodos de evaluación en el rodal testigo rodal tratado (Según modelo Lieberman y Lieberman,1987). Bosque Florencia, Costa Rica
19. Mortalidad "natural" del número de árboles por hectárea ($dap \geq 10$ cm), por clases diamétricas en el rodal testigo y rodal tratado, durante 10 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
20. Cambios en el tamaño de las poblaciones de las especies más comunes durante 10 años de estudio: a) rodal testigo y b) rodal tratado. D= Decadente E= Estática y C = Creciente. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
21. Cambio en estructura expresado en promedios del número de árboles/ha y área basal/ha de las especies comunes en las parcelas tratadas; a) inicio en 1993 y b) después de aplicado el tratamiento 1994 c) final del estudio 2003. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
22. Incremento mediano anual y el rango (mínimo y máximo) de todos los individuos para diferentes períodos y por tipo de bosque. Prueba de Wilcoxon para rangos asignados Bosque secundario Florencia, Costa Rica
23. Incremento mediano anual y el rango (mínimo y máximo) por clase diamétrica de todos los individuos para diferentes períodos y por tipo de bosque. Prueba de Wilcoxon. Bosque secundario Florencia, Costa Rica
24. Comparación de incrementos diamétricos anuales de todos los árboles de especies más comunes ($dap \geq 10$ cm) en diferentes periodos por tipo de bosque. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
25. Incrementos medianos anuales y rangos (mínimo y máximo) de toda la población (n) para diferentes períodos por tratamiento. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
26. Comparación de los incrementos medianos anuales de todos los árboles, $dap \geq 10$ cm, por clase diamétrica por períodos y por tratamiento. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

28. Comparaciones estadísticas de los incrementos diamétricos medianos anuales de todos los árboles de las especies más comunes para diferentes períodos por tratamiento: Rodal testigo y rodal tratado. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
29. Comparación de incrementos medianos anuales de todos los árboles de *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora* ($dap \geq 10$ cm) por clase diamétrica. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
30. Coeficiente de correlación (Spearman) entre el incremento diamétrico de las especies comunes por tipo de bosque y las variables silviculturales. N = Número de árboles; DIN (Diámetro inicial) EC= Exposición de copa; FC= Forma de copa; FF= Forma de fuste. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
31. Coeficiente de correlación (Spearman) entre el incremento diamétrico anual de las especies comunes por tratamiento y las variables silviculturales para dos períodos. N = Número de árboles; DIN (Diámetro inicial); EC= Exposición de copa; FC= Forma de copa. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

LISTA DE ANEXOS

- Anexo 1. Distribuciones diamétricas del número de árboles y área basal ($dap \geq 10$ cm), durante todo el estudio, bosque secundario Florencia, Costa Rica.
- Anexo 2. Frecuencia de árboles vivos (V) 2003 y muertos (M) 1995-2003, por clases diamétricas, en parcelas permanentes de muestreo (PPM 0.24 ha) por tipos de bosque, en el bosque secundario "Florencia", Costa Rica.
- Anexo 3a. Bosque de Cordia (BC): Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 8 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
- Anexo 3b. Bosque de Vochysia (BV): Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 8 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
- Anexo 4. Lista de especies presentes en las 10 parcelas de 0.24 ha de los tipos de bosque y en 4 parcelas del rodal tratado para el año 2003. Bosque Florencia, San Carlos, Costa Rica.
- Anexo 5a. Rodal testigo: Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 10 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
- Anexo 5b. Rodal tratado: Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 10 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
- Anexo 6. Distribución en porcentaje del número de árboles ($dap \geq 10$ cm) con exposición de copa y forma de copa evaluación en el BC (Bosque de Cordia) y BV (Bosque de Vochysia). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.
- Anexo 7. Distribución en porcentaje del número de árboles ($dap \geq 10$ cm) con exposición de copa y forma de copa en el rodal tratado y en el rodal testigo en el tratamiento en el Bosque Florencia, Costa Rica.
- Anexo 8. Distribución en porcentaje del número de árboles ($dap \geq 10$ cm) por categoría de exposición de copa de las especies comunes, tanto en el rodal testigo y en el rodal tratado. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Guardia V., S. 2003. Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultural en el bosque secundario "Florescia", San Carlos, Costa Rica

Palabras clave: Bosque tropical secundario, dinámica poblacional, tasas de mortalidad, riqueza, índices de diversidad, tasas de crecimiento, tratamiento silvicultural, *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, Costa Rica

RESUMEN

En el año 2003, en el bosque húmedo tropical secundario Florescia, San Carlos, Costa Rica, se realizó una evaluación de 14 parcelas permanentes (PPM) de 40 m x 60 m (0.24 ha). El bosque Florescia se estableció en un área usada para el pastoreo hasta el año 1968. En 1993, ocho PPM fueron establecidas en parejas para un tratamiento silvicultural y, en 1995, seis PPM adicionales fueron establecidas fuera del área del tratamiento silvicultural. En 1993, cuando el bosque tenía 25 años de edad, se realizó la primera medición en las ocho PPM. En 1994, se ejecutó un tratamiento silvicultural, asignando al azar el tratamiento a una parcela de cada pareja, teniéndose la otra como testigo. En 1995, se establecieron seis PPM adicionales fuera del área del tratamiento silvicultural. En 1998, se determinaron dos tipos de bosque según la dominancia de las especies *Cordia alliodora* y *Vochysia ferruginea*.

El primer componente del estudio pretendió caracterizar la dinámica del rodal en términos de la composición florística y riqueza de especies, así como la dinámica de especies individuales y el crecimiento en diámetro, comparando los dos tipos de bosque. Este componente se basó en las mediciones de los años 1995, 1998, 2001 y 2003 en las seis parcelas fuera del área del tratamiento y las cuatro parcelas testigo.

El segundo componente del estudio pretendió caracterizar el efecto del tratamiento silvicultural sobre la dinámica del rodal y de especies individuales así como el crecimiento en diámetro; se basó en las mediciones de los años 1993, 1994, 1995, 1998, 2001 y 2003 en las ocho parcelas del área del tratamiento silvicultural.

Desde el 1993, se ha obtenido datos de los árboles ≥ 10 cm dap, en cuanto al número de árboles, especies, diámetro y variables silviculturales (iluminación de copa, forma de copa y forma de fuste) para un periodo de 10 años. Además se evaluaron los individuos muertos y reclutas para cada periodo de estudio. Se realizaron cálculos del área basal, Índice de Valor Importancia, índices de Shannon, Simpson y Fisher α , tasa de mortalidad y tasa de crecimiento diamétrico.

En el primer componente se determinó que a lo largo del tiempo el Bosque de Cordia fue más dinámico en cuanto a la abundancia y el área basal, reflejado en cambios en la composición florística y en la riqueza de especies. Sin embargo, el incremento diamétrico fue mayor en el Bosque de Vochysia. En ambos tipos de bosque, las especies comunes que mostraron cambios marcados en el tamaño de su población y aumento en área basal fueron *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea* y *Dendropanax arboreus*. El incremento diamétrico anual mediano de tres especies fue mayor en el Bosque de Cordia (*Xylopia sericophylla* 5.2 mm; *Vochysia* 11.7 mm y *Dendropanax* 6.1 mm) que en el Bosque de Vochysia (*Xylopia* 3.4 mm; *Vochysia* 2.9 mm y *Dendropanax* 3.3 mm). El incremento diamétrico de estas especies presentó correlación positiva con las variables silviculturales de exposición de copa y forma de copa, seguida por el diámetro inicial.

Para el análisis del efecto del tratamiento sobre la dinámica estructural del segundo componente del estudio, se trabajó con los datos desde 1993 hasta 2003. El tratamiento de 1994 produjo un aumento mayor en la densidad y el crecimiento de área basal en el rodal tratado en comparación con el rodal testigo. Este efecto persistió en el rodal tratado solo en los primeros cuatro años. El tratamiento provocó cambios en la dinámica poblacional de las especies *Xylopia sericophylla*, *Vochysia guatemalensis* y *Dendropanax arboreus*.

Las tasas de crecimiento diamétrico fueron estadísticamente superiores en el rodal tratado que en el rodal testigo. A nivel de las poblaciones individuales, las tasas de crecimiento diamétrico fueron mayores en el rodal tratado para las especies *Vochysia guatemalensis* y *Xylopia sericophylla*; y el crecimiento diamétrico de estas especies y el de Cordia presentaron alta correlación positiva con la forma de copa.

Los resultados indican que hubo efecto del tratamiento sobre la dinámica poblacional y el incremento en diámetro a nivel de rodal tratado. Sin embargo, no fue significativo el efecto sobre el crecimiento de los árboles para la futura cosecha. Se concluye que este tipo de intervención silvicultural en bosques secundarios en la tercera etapa de la sucesión no es recomendable por los altos costos de la intervención que no son recompensados por el aumento en el crecimiento diamétrico de árboles de especies comerciales.

Guardia V., S. 2003. Dynamics and effects of a silvicultural treatment in the secondary forest "Florencia", San Carlos, Costa Rica

Keywords: Tropical secondary forest, population dynamics, mortality rates, species diversity, diversity indices, growth rates, silvicultural treatment, *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, Costa Rica

ABSTRACT

In 2003, 14 permanent sample plots (PSP) of 40 m x 60 m each (0.24 ha) were measured in the tropical secondary forest Florencia, San Carlos, Costa Rica. The Florencia forest has grown on a site used for pasture until 1968. In 1993, eight paired PSP were established to conduct a silvicultural treatment and, in 1995, six unpaired PSP were established outside the experimental area. In 1993, after 25 years of secondary growth, the first measurement was made in the paired plots. In 1994, the silvicultural treatment was conducted in four randomly assigned plots, with the remaining four serving as control. In 1998, two forest types were identified based on the dominance of the species *Cordia alliodora* and *Vochysia ferruginea*.

The first component of the study sought to characterize the stand dynamics in terms of floristic composition and species richness, as well as the dynamics of individual species and diameter growth, comparing the two forest types. This component was based on the measurements of the years 1995, 1998, 2001 and 2003 in the six PSP outside the area of the silvicultural treatment and in the four control plots. The second component aimed at characterizing the effect of the silvicultural treatment on stand dynamics, the dynamics of individual species, and diameter growth; it was based on the measurements of the years 1993, 1994, 1995, 1998, 2001 and 2003 in the eight paired plots.

Since 1993, data for trees ≥ 10 cm dbh have been obtained on the number of trees, species, diameter and silvicultural variables (canopy illumination, canopy structure, trunk structure). In addition, dead trees and recruits were determined for each monitoring period. Calculations were conducted for basal area, importance value index, Shannon, Simpson and Fisher α indices, mortality rate and diameter growth rate.

The first component showed that in the course of time the *Cordia* forest was more dynamic regarding abundance and basal area, reflected in changes in floristic composition and species richness. However, diameter growth was higher in the *Vochysia* forest. In both forest types, common species that showed marked changes in population size and basal area growth were *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea* and *Dendropanax arboreus*. The median annual diameter increase for these species was greater in the *Cordia* forest (*Xylopia sericophylla* 5.2 mm, *Vochysia* 11.7 mm, and *Dendropanax* 6.1 mm) than in the *Vochysia* forest (*Xylopia sericophylla* 3.4 mm, *Vochysia* 2.9 mm, and *Dendropanax* 3.3 mm). The median diameter increase for these species correlated best with the silvicultural variables of canopy exposure and canopy structure, followed by the initial diameter.

Data from 1993 and 2003 were considered for the analysis of the effects of the silvicultural treatment on structural dynamics. The 1994 treatment produced increases in density and basal area growth in the treated stand as compared to the control stand. This effect persisted in the treated stand only in the first four years. The treatment provoked changes in the dynamics of the *Xylopia sericophylla*, *Vochysia guatemalensis* and *Dendropanax arboreus* populations.

Diameter growth rates in the treated stand were significantly greater than in the control stand. At the level of individual populations, they were higher in the treated stand for the species *Vochysia*

guatemalensis and *Xylopia sericophylla*; and diameter growth of these species and *Cordia alliodora* was positively correlated to the canopy structure.

The results reveal the effect of the silvicultural treatment on population dynamics and diameter growth at the level of the treated stand. However, the effect was not significant on the growth of future crop trees. It is concluded that this type of silvicultural intervention in secondary forests of the third succession phase is not recommendable in view of the high costs that are not compensated for by the increase in diameter growth of the commercial tree species.

1 INTRODUCCIÓN

1.1 Caracterización del problema

La deforestación en los países en vía de desarrollo continúa, particularmente en las regiones tropicales. El abandono posterior de estas áreas deforestadas, significa una creciente expansión de los bosques secundarios. Las estimaciones de bosque secundario en las regiones tropicales en 1990 es de 165 millones (FAO 1996) cifra que ascendió a 532 millones de hectáreas (Emrich *et al.* 2000). Estas cifras muestran el aumento de la conversión de bosques primarios tropicales para otros usos de la tierra (FAO 1996). Esta situación condujo a las organizaciones relacionadas con el sector forestal de concertar criterios e indicadores en pos de una ordenación forestal sostenible de los bosques primarios y secundarios.

En Costa Rica, la deforestación por muchas décadas se debió a la creciente actividad ganadera, convirtiéndose los bosques primarios a potreros. No obstante, después de los ochenta la actividad ganadera sufrió una fuerte crisis (Müller y Solís 1997), y por el abandono de estas áreas ganaderas se inició la recuperación de la vegetación secundaria.

El bosque secundario es el recurso forestal productivo más abundante en Costa Rica (Redondo *et al.* 2001). A finales de la década de los 90, el área de bosque primario de producción, intervenido o no, osciló entre 190 y 220 mil hectáreas (Herrera y Campos 1997), mientras que la del bosque secundario era alrededor de 425 mil hectáreas (MINAE 1996, citado por Chiari 1999).

En Costa Rica, existen varios estudios respecto a los bosques secundarios (Finegan, 1992; 1996, 2000; Finegan y Delgado 2000; Guariguata *et al.* 1997; Guariguata y Ostertag 2001), que representan en su mayoría importantes avances en la investigación ecológica. La mayoría de estos estudios, se concentra particularmente en la caracterización de la vegetación secundaria en un momento específico siendo poco considerado el tema de la descripción de la dinámica natural,

el manejo silvicultural y el efecto silvicultural en la dinámica del bosque secundario. Las instituciones como el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Cooperación en los Sectores Forestales y Maderero (COSEFORMA), Comisión de Desarrollo Forestal de San Carlos (CODEFORSA), han aportado mucho al conocimiento que actualmente existe sobre la ecología de los bosques secundarios en la Zona Norte de Costa Rica. Sin embargo, aún persisten vacíos fundamentales de información necesaria para promover el manejo sostenible de bosques secundarios húmedos del Neotrópico.

1.2 Justificación

En Costa Rica, la Zona Norte contribuye con el 40% del bosque secundario, distribuido entre las regiones Chorotega y Huetar Norte con 150 000 ha y 20 000 ha, respectivamente (Berti 2001). La extensión del bosque secundario es mayor en la región Chorotega (14.8% de la superficie de 10 140 km²), donde se tienen industrias adaptadas al tipo de madera y además se cuenta con poca cobertura de bosque primario. En la región Huetar Norte existen algunos bosques primarios remanentes, donde cada vez es más escaso el recurso madera. En esta región se cuenta con poca área de bosque secundario (2.1% de la superficie de 9 603 km²). Mientras que las buenas condiciones para la agricultura en la región consignan una ventaja sobre la concientización del manejo de los bosques secundarios (Berti 2001), si no se logra identificar opciones viables para el manejo sostenible del bosque secundario en esta región, se corre el riesgo de perder la cobertura forestal recuperada y aumentar la presión sobre el bosque primario existente.

Mientras no se aprovechen adecuadamente los bosques secundarios y se genere un beneficio económico directo a los propietarios, se continuará con la presión sobre los bosques primarios. El manejo forestal sostenible del recurso forestal secundario, requiere de conocimientos más congruentes relacionados a la ecología de las especies forestales desde el punto de vista de

producción y conservación de biodiversidad y sus respuesta a los tratamientos silviculturales, con el fin de aumentar el rendimiento productivo de especies de valor actual o potencial.

Para establecer estrategias de buen manejo y aplicar efectivamente tratamientos silviculturales en los bosques secundarios húmedos tropicales, se necesita acrecentar el conocimiento de los patrones dinámicos de estos ecosistemas forestales y sus respuestas a los tratamientos silviculturales. Para tal propósito, las observaciones cronológicas en las parcelas permanentes, es la forma más adecuada para el suministro de datos confiables y de calidad (Vanclay 1991). En este sentido, el presente estudio cuenta con un historial de datos de calidad provenientes de parcelas permanentes de muestreo establecidas desde hace 10 años.

El presente estudio pretende contribuir a un mejor conocimiento de los fundamentos para el manejo sostenible del bosque secundario neotropical a través de la determinación de la dinámica en términos de la estructura horizontal, composición, riqueza y diversidad florística de dos tipos de bosque secundario localizados en la Zona Huetar Norte de Costa Rica dentro de la Ecoregión, Bosque Húmedo del Atlántico de Centroamérica. Además, pretendió establecer el efecto que tiene la aplicación de un tratamiento silvicultural en la dinámica del bosque.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

Contribuir a los fundamentos para el manejo forestal sostenible de bosques secundarios a través de la generación de conocimiento de los procesos dinámicos y de los efectos del manejo silvicultural

2.2 Objetivos Específicos

2.2.1 Determinar la dinámica y el estado del bosque durante un periodo de 8 años, en términos de estructura, composición, riqueza y diversidad a nivel de rodal en dos tipos de bosque secundario; y la dinámica en términos de estructura de las poblaciones de las especies más comunes

2.2.2 Determinar el efecto del tratamiento silvicultural sobre la dinámica y el estado del bosque, durante un periodo de 9 años, en términos de la estructura a nivel de rodal y de poblaciones de especies comunes

2.2.3 Determinar la dinámica en términos del crecimiento en diámetro a nivel de todo el rodal y de las poblaciones de especies comunes, por tipo de bosque y por tratamiento

2.2.4 Establecer la relación que existe entre el crecimiento de las poblaciones de las especies más comunes y su diámetro inicial así como entre el crecimiento y las variables silviculturales de iluminación de copa, forma de copa y forma de fuste en el bosque sin y con tratamiento

2.3 Hipótesis

No existen diferencias significativas respecto a la dinámica entre los tipos de bosque, para un periodo de 8 años, en términos de estructura a nivel de rodal, composición florística, riqueza y diversidad de especies y en estructura a nivel de las poblaciones de las especies comunes.

El tratamiento silvicultural no ha producido cambios significativos en la dinámica, en términos de la estructura a nivel de rodal y de las poblaciones de las especies comunes.

No hay diferencias significativas en cuanto a la dinámica en términos de crecimiento en diámetro y en área basal a nivel de rodal, y de las poblaciones de las especies comunes por tipo de bosque y por tratamiento.

No existe relación entre el crecimiento diamétrico de las poblaciones de las especies comunes en el bosque con y/o sin tratamiento silvicultural y el diámetro inicial así como entre el crecimiento y las variables silviculturales de iluminación de copa, forma de copa y forma de fuste.

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1 Definición del bosque secundario

En la literatura no se ha llegado a un consenso acerca de una definición clara de bosque secundario. En los años 70, autores como Grime (1979) pusieron énfasis en aspectos ecológicos al definir una vegetación de crecimiento secundario "como una alteración progresiva en la estructura y composición de especies y de la vegetación". Si bien esta definición rescata aspectos importantes como los cambios en la estructura y composición florística original no considera la causa de los mismos. A principio de los 90, Lamprecht (1990), integra las causas adyacentes que dan inicio a la sucesión; por lo que su concepto de bosque secundario abarca todos los estadios de una sucesión, desde la vegetación inicial, que se forma en una superficie abierta *natural o antropógena*, hasta la madurez de la vegetación, excluyendo el estadio del bosque climácico.

Definiciones posteriores, en su mayoría, incluyen palabras claves como "*disturbio*" o "*perturbaciones*" ocasionados al ecosistema (Smith *et al.* 1997). De acuerdo a Chokkalingam y de Jong (2001 trad. prop.), por ejemplo, "bosques secundarios son bosques regenerando principalmente a través de procesos naturales después de un disturbio significativo humano y/o natural de la vegetación forestal original en un determinado momento o durante un periodo extenso, y mostrando una diferencia mayor en la estructura forestal y/o de la composición de especies de dosel con respecto a bosques primarios cercanos en sitios similares."

En vista de la creciente importancia de los bosques secundarios originados de perturbaciones antropogénicas, han prevalecido definiciones que excluyen bosques secundarios resultantes de disturbios naturales. Una definición ampliamente citada, que además enfatiza el uso sinónimo de

"bosque secundario" y "sucesión secundaria"¹, es la de Finegan (1992), según la cual un bosque secundario es "la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras que son abandonadas después de que su vegetación original es destruida por la actividad humana". Smith *et al.* (1997) parten de la misma definición, eliminando la palabra "abandonadas" por el juicio de valores que implica, y agregan el uso anterior como aspecto clave para la recuperación: bosque secundario (bosque sucesional o barbecho forestal) es la "vegetación leñosa de carácter sucesional que se desarrolla sobre tierras cuya vegetación original fue destruida por actividades humanas. El grado de recuperación dependerá mayormente de la duración e intensidad del uso anterior por cultivos agrícolas o pastos, así como de la proximidad de fuentes de semillas para colonizar el área disturbada". Las distintas definiciones apuntan que la vegetación es eliminada y se recupera, para el contexto de este estudio se tomará en cuenta la definición de Finegan (1992).

3.2 Importancia del bosque secundario

El bosque secundario húmedo muestra un alto potencial productivo y de la conservación de biodiversidad. Este tipo de bosque se caracteriza por la abundancia y el rápido crecimiento de especies heliófitas durables, tales como *Cordia alliodora* y *Vochysia ferruginea*, entre otras (Finegan 1992). Las características de sus poblaciones relativamente coetáneas, en su mayoría especies heliófitas durables, conforman un sistema apropiado para el manejo silvicultural de las mismas (Finegan 1992). No obstante, la regeneración de estas poblaciones no es continua, por lo que se corre el riesgo de que en el transcurso del tiempo se reduzca la provisión de materia prima, sino se consideran intervenciones silviculturales adecuadas, siempre y cuando, el objetivo sea

¹ Otros autores también usan los dos términos indistintamente (p. ej., Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974; Guariguata y Ostertag 2001).

mantener un flujo de madera en el futuro. Por otro lado, el bosque secundario juega un rol importante en la recuperación de sitios degradados, reducción de la erosión del suelo, conservación in-situ, y la restauración de fuentes de agua (Segura 2000). Estos ecosistemas secundarios, son importantes para la conservación del ambiente y la disminución de la presión sobre el bosque primario. Además son de considerable importancia ecológica, en mantenimiento biodiversidad, acumulación de carbono y beneficios hidrológicos (Smith *et al.* 1997).

3.3 Ambitos estructurales y florísticos de los bosques secundarios

3.3.1 Estructura horizontal

3.3.1.1 Abundancia

El bosque secundario del Neotrópico húmedo, en la etapa sucesional avanzada se caracteriza por la abundancia de especies maderables ($dap > 10$ cm), tales como: *Pentaclethra macroloba* ($N = 57 \text{ ha}^{-1}$); *Laetia procera* ($N= 177 \text{ ha}^{-1}$), *Vochysia ferruginea* ($N=133 \text{ ha}^{-1}$), *Rollinia microcephala* ($N=90 \text{ ha}^{-1}$) y *Jacaranda copaia* ($N=34 \text{ ha}^{-1}$) (Hartshorn 1983; Silva *et al.* 1986 citados en Finegan 1992). Otros autores, reportan un aumento en la cantidad de especies conforme avanza la edad del bosque secundario (Peña-Claros 2001; Redondo *et al.* 2001; Ferreira *et al.* 2002). El bosque secundario en etapa sucesional temprana, se caracteriza por un rodal coetáneo con un número menor de especies mientras que ya en la edad de 40 años el rodal entra en una fase disetánea (Hutchinson 1993).

En el norte de Costa Rica, se registraron bosques secundarios con diferentes edades (12, 15, 20 y 25 años), donde se revela que la abundancia de especies comerciales con individuos $dap \geq 5$ cm, se incrementó conforme aumentó la edad del bosque (Redondo *et al.* 2001). En la edad avanzada del bosque, existe una mayor ocurrencia de individuos de especies de heliófitas durables con

diámetros mayores (p. ej. *Cordia alliodora* y *Vochysia ferruginea*) mientras que los individuos de con diámetros menores corresponden a las especies esciófitas parciales, las cuales son tolerantes a condiciones de baja iluminación (Finegan 1992) .

Este mismo patrón de la mayor abundancia a mayor edad del bosque, se registró en 12 bosques secundarios con edades entre 6 y 25 años, ubicados en la zona húmeda tropical de Nicaragua, reportándose un rango de 152 a 870 individuos/ ha (Ferreira *et al.* 2002). Similares valores de abundancia se registraron en bosques secundarios con edades de 15, 18 y 25 años (Finegan y Guillén 1992; Guillen 1993; Guariguata *et al.* 1997). Estos valores de abundancia encontrados en bosques secundarios son comparables a los obtenidos en un bosque primario intervenido (403 individuos/ha) en el norte de Costa Rica (Manta 1988).

3.3.1.2 *Area basal*

El bosque secundario en las primeras etapas de la sucesión presenta un número mayor de individuos con diámetros pequeños que conforme avanza la sucesión aumentan de grosor en diámetro (Centeno 1989).

Estudios en la selva de México en bosques con edades entre 11 y 17 años, muestran valores de área basal entre $13.5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y $18.5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, individuos $\text{dap} \geq 6.5 \text{ cm}$ y en etapas más avanzadas (23 y mayor de 40 años) alcanzan valores de área basal entre $25.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y $25.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (Centeno 1989). Los últimos valores reportados de área basal son similares a los obtenidos de bosques secundarios jóvenes situados en la selva sub-perennifolia de México (Espinosa 1987). Otro estudio en Costa Rica, registra valores de área basal de $25 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ - $31 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ obtenidos de bosques secundarios húmedos con edades entre 18 –19 años (individuos $\text{dap} \geq 10 \text{ cm}$). La capacidad de recuperación de área basal en bosques relativamente jóvenes es comparable al área basal $25.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ obtenido de un bosque primario intervenido en la misma zona (Guariguata *et*

al. 1997). El estudio de investigación por Centeno (1989), en los bosques secundarios de México, reveló el crecimiento en diámetro con incremento promedio de 4,7 m² ha en área basal, entre la de edad 11 y 17 años, este incremento se atribuyó a la alta presencia de las especies de rápido crecimiento, p. ej. *Lysiloma bahamensis* y *Busera simaruba* mientras que en etapas más avanzadas, entre la edad 17 y 23 años, el incremento promedio bajó a 1, 2 m² ha debido al crecimiento lento de algunas especies.

3.3.2 Caracterización de la composición florística

El modelo de la sucesión secundaria en el tiempo se basa en experiencias y considerando sitios idóneos: sin uso del suelo (rasa y tala), suelos pocos degradados, buenas condiciones climáticas y presencia de fuentes semilleras (Finegan 1992).

I Etapa

En los primeros meses luego de la desocupación de las áreas de potreros, ocurre la colonización de especies pioneras y herbáceas y arbustivas (Finegan y Sabogal 1988; Finegan 1992). La colonización en áreas desnudas se inicia con la llegada de semillas correspondientes a especies del gremio heliófita efímera (Guariguata *et al.* 1997). La sobrevivencia de estas semillas, se debe a que la mayoría son pequeñas de bajo contenido de humedad y son resistentes a su depredación (Gómez-Pompa y Vasquéz-Yanes 1974). El establecimiento de la vegetación en las primeras etapas de la sucesión, es propiciado por las especies pioneras del gremio heliófita efímera por la abundante lluvia de semillas en el sustrato (Vieira 1998).

Se puede encontrar en estadíos tempranos de la sucesión (2 y 10 años), varias especies de las familias Piperaceae, Malvaceae, Melastomataceae. A menudo, una de las especies encontrada en estadíos tempranos, es *Piper auritum*, la cual presenta una alta abundancia (Gómez-Pompa y Vasquéz-Yanes 1974; Budowski 1965). En Costa Rica, las especies más abundante y dominante

en áreas abandonadas entre 5 a 10 años, de la bajura tropical, corresponden a la familia de las Melastomataceae y Rubiaceae (Finegan 1996). Varios autores, a nivel del Neotrópico en bosques secundarios a la edad de 2 a 6 años, han registrado una mezcla de especies de diferentes familias, tales como: *Apeiba membranacea*, (Tiliaceae); *Didymopanax morototoni* (Araliaceae) y *Goupia glabra* (Flacourtiaceae) (citados en Finegan 1992). En las primeras etapas de la sucesión de los bosques secundarios de la Amazonía boliviana, es típico encontrar alta presencia de individuos de las especies *Cecropia sciadophylla* y *Ochroma pyramidale* (Peña-Claros 2001).

II Etapa

En la trayectoria de esta fase, las especies heliófitas efímeras y durables conforman una comunidad todavía de muy baja riqueza florística y comprenden pocas especies dominantes del género *Ochroma* spp *Cecropia* ssp., *Inga* spp., *Trema* spp (Budowski 1965; Finegan y Sabogal 1988). En esta etapa, se presenta un número mayor de especies de rápido crecimiento e inicio de su decadencia para dar espacio a las especies heliófitas de lento crecimiento (Finegan y Sabogal 1988). En la zona norte de Costa Rica, se han registrado especies de lento crecimiento tales como: *Vochysia guatemalensis*, *Dendropanax arboreus* y *Simarouba amara* (Redondo *et al.* 2001). En bosques secundarios de bajura establecidos en pastos abandonados durante 10 años, la conformación de las especies heliófitas durables corresponden al género: *Alchornea*, *Cordia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Vochysia* y *Vismia*; algunas veces se presentaron especies esciófitas de mayor estatura y longevas del género: *Ceiba*, *Ficus* y *Swietenia* (Finegan 1996; Saldarriaga *et al.* 1988). Otras especies registradas en el bosque secundario de Costa Rica, entre la edad de 16 a 18 años, a $dap \geq 10$ cm, se tiene: *Casearia arborea* (Flacourtiaceae), *Cordia bicolor* (Boraginaceae), *Laetia procera* (Flacourtiaceae), *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae) y *Vochysia ferruginea* (Vochysiaceae). Todas estas especies se encuentran en el bosque primario a excepción de la

última especie. Las palmas encontradas en el dosel del bosque primario son: *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*, son especies escasas en el bosque secundario mientras que *Euterpe precatoria* es abundante en bosques primarios y/o secundarios (Guariguata *et al.* 1997).

III Etapa:

A lo largo de esta fase, la mayoría de las especies heliófitas durables son dominantes en el dosel superior del bosque. Estas especies se mantienen dominantes hasta la declinación de sus poblaciones siendo substituidas por las poblaciones de las especies esciófitas (Finegan 1997; Guillén 1993). Por ejemplo: En un bosque secundario de 75 años de edad, se ha encontrado entre las especies dominantes de las heliófitas durables, a la especie *Goethalsia meiantha* (Finegan y Sabogal 1988). No obstante, pueden existir especies comunes presentes en las tres etapas, tales como *Pentacletra macroloba*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis* y *Simarouba amara*. El ciclo de vida de estas especies dentro del proceso de sucesión puede comprender hasta los 100 años (Finegan, 1996; Finegan y Delgado 2000).

3.3.3 Riqueza y diversidad

A menudo estudios en bosques secundarios, se han concentrados en caracterizar la riqueza y diversidad en un momento determinado (Guariguata *et al.* 1997; Finegan y Delgado 2000; Peña-Claros, 2001, Ferreira *et al.* 2002). Con solo referencia a estos estudios, es difícil conocer los cambios de riqueza y diversidad a largo plazo. Por tal motivo, el presente estudio describe ciertos cambios y patrones acentuados por la riqueza y diversidad.

Dos estudios reportan que los valores de riqueza y diversidad aumentan conforme aumenta la edad del bosque (Peña-Claros 2001; Ferreira *et al.* 2002). Un estudio en Brasil, reveló que un bosque secundario de 3 años de edad, presentó una baja riqueza de especies (Gomide 1998). En

la zona norte de Costa Rica, se reportó bosques secundarios húmedos, entre 16 y 18 años de edad, con una baja riqueza comparado con un bosque intervenido en la misma zona (Guariguata *et al.* 1997). Por la misma zona, se registró una mayor diversidad en bosques secundarios mayores a los 20 años de edad, donde la mayor abundancia (individuos $dap \geq 5$ cm) correspondía a las especies esciófitas parciales y totales, entre las que se encontraron *Minuartia guianensis*, *Brosimum lactescens*, *Guarea guidonia*, *Maranthes panamensis* y *Vitex cooperi* (Redondo *et al.* 2001)

Un estudio en la Amazonía boliviana, se reportó 23 especies en el bosque secundario menor a 20 años de edad y 53 especies en el bosque de 40 años edad, los índices de diversidad de Shannon alcanzaron un rango entre 2.3 y 3.8 aproximadamente, lo cual indica relativamente baja diversidad. En este estudio, se registró una alta dominancia y abundancia de especies pioneras, tales como *Cecropia sciadophylla*, *Ochroma pyramidale*, *Dytiloma peruviana* y *Trema micrantha* y otras especies en menor número, tales como: *Senna sylvestris*, *Geonoma* sp. y *Jacaranda copaia*. En los bosques de 4 a 6 años de edad, se registraron las especies más abundantes, tales como *Schizolobium amozonicum*, *Cecropia ficifolia* y *Dytiloma peruviana*. No obstante, en los bosques de 8 a 12 años de edad, las mismas especie se encontraron ocupando el dosel del bosque. Entre estas, existen especies pioneras tolerante a la sombra, p. ej. *Jacaranda copaia*, que permanecen en una etapa más avanzada de la sucesión secundaria por un largo tiempo al igual que las especies de palmeras de lento crecimiento (grupo de las especies esciófitas) p. ej. *Euterpe precatoria*. (Peña-Claros 2001)

3.3.4 Caracterización de los procesos dinámicos de la vegetación

Existe poca literatura del bosque secundario acerca de los cambios en la vegetación a mediano y largo plazo. Por lo general, son estudios de corto plazo y concentrados en la caracterización de la vegetación. Más escasa aún es la literatura acerca de los efectos de tratamientos silviculturales

sobre la dinámica del bosque. La literatura científica encontrada en abundancia que aborda estos temas es respecto a los bosques primarios.

La variedad de fuentes semilleras de los bosques pluviales tropicales cercanas a las áreas donde se inicia la sucesión secundaria, hace complejo su entendimiento dinámico (Whitmore 1983). Un área expuesta a la luz y lejos de las fuentes semilleras, no es un factor limitante para la colonización y germinación de las semillas (Guariguata y Ostertag 2001). Sin embargo, la colonización de las especies en el área puede verse limitada por otros factores como: historia del uso de la tierra, longevidad de las semillas, mecanismos de dispersión, periodicidad de fructificación y producción de semillas (Ross 1954 y Budowski 1965). La interacción entre estos factores ecológicos son determinante en la formación de la estructura, composición florística, diversidad y riqueza de especies en un bosque secundario (Uhl *et al.* 1988). Por ejemplo, en áreas desnudas del trópico, después de haber sido abandonadas, la regeneración natural de las especies se debió a la abundancia de semillas en el suelo (Garwood 1989; Viera 1989). Un estudio en Brasil relata que la regeneración natural fue abundante en la primera etapa de la sucesión secundaria (edad de 5 años), siendo mayor que la regeneración natural en el bosque primario. Por lo general en esta primera etapa de la sucesión, el mayor número de semillas corresponde a las especies herbáceas y a especies de árboles pioneros (Vieira 1998). En etapas más avanzadas de la sucesión secundaria, aunque existe una mayor cantidad de semillas de las especies pioneras, éstas no son capaces de regenerar bajo su propia sombra (Saldarriga *et al.* 1988). Por un lado, la abundancia y dominancia de estas especies pioneras está sujeta a la colonización temprana del sitio. Por otro lado, la abundancia temprana de una especie maderable es provocada por agentes dispersores o por la dieta de algunos animales depredadores (Finegan 1996). La colonización de una especie puede estar sujeta a otros factores como el gradiente altitudinal, por ejemplo la

especie *Ardisia palmata* puede encontrar su hábitat hasta en 200 m (Lieberman *et al.* 1996). La fertilidad del suelo puede influir en la tasa de recuperación de la estructura del bosque, por ejemplo, en bosques secundarios de la Amazonia Oriental, de sitios distintos de hasta 15 años de haber sido abandonados, en el primer sitio con suelos ricos en nutrientes (Alfisoles), se encontró una alta riqueza de especies y un mayor área basal que en el segundo sitio con suelos pobres en nutrientes (oxisoles) (Tucker *et al.* 1998). Sin embargo, no se puede afirmar que el tipo de suelo es la causa de la baja riqueza de especies, abundancia, dominancia y crecimiento de una especie (Herrera y Campos 1997).

Un estudio en Brasil, durante 11 años de monitoreo caracterizó la dinámica, las variaciones en la composición florística y la estructura horizontal de un bosque secundario sometido a tala rasa; los resultados indicaron ganancia de la población secundaria debido al mayor número de ingresos (264 /ha /año) que los egresos (111/ ha /año); el número de especies ascendió de 76 a 174. Del inicio al final del estudio, aumentó el número de árboles del grupo de las especies comerciales de 3.44% a 9.38%, el grupo de las especies potenciales de 4.25% a 18.64% mientras que el grupo de las especies no comerciales disminuyó de 92.31% a 71.87%. Las tasas de crecimientos en área basal y volumen considerando solo los arboles mayor de 20 cm dap, fueron de 2, 33 m²/ha/año y de 3, 53 m³/ha/año respectivamente. Al final del estudio, se registró valores mayores en abundancia, área basal, volumen y una baja tasa de mortalidad de las especies comerciales en comparación con la alta mortalidad de las especies no comerciales y potenciales (Gomide 1998).

3.4 Aspectos silviculturales y manejo de los bosques secundarios

Muchas de las experiencias registradas de intervenciones silviculturales comienzan en los bosques primarios que tienen árboles de todos los tamaños, estratos superiores densos con copas altas (Wadsworth 2000). De las pocas experiencias silviculturales en bosques secundarios, se

conoce que un bosque secundario joven a medida que se vuelve más maduro, alcanza una estructura con árboles de todo los tamaños y una mayor composición de especies heliófitas durables (maderables), lo cual podría ser propicio para realizar intervenciones silviculturales efectivas (Meyer 1956, citado en Wadsworth 2000). El propósito de las intervenciones silviculturales en los bosques naturales ya sea primario y secundario es mantener un flujo sostenible de madera (Hutchinson 1993; Finegan *et al.* 1993). Sin embargo, la aplicación de tratamientos silviculturales en un bosque natural puede aumentar el crecimiento más no asegura un rendimiento sostenido del mismo (Wadsworth 2000).

3.4.1 Tratamientos silviculturales

La mayoría de las técnicas silviculturales consisten en la corta de los árboles sin interés comercial, que por lo general se tornan en competencia para los árboles de futura cosecha (Hutchinson 1993). Sin embargo, sin una cuidadosa aplicación del tratamiento se corre el riesgo de disminuir la diversidad además de amenazar la estabilidad del bosque (Valerio y Salas 1998).

3.4.1.1 Aprovechamiento forestal

El aprovechamiento forestal se considera como una de las primeras prácticas silviculturales con propósitos de manejar el bosque, y que además de proveer ingresos económico, influye en el dinamismo del ecosistema a través de la apertura en el dosel (Valerio 1995).

En Costa Rica, en las últimas décadas ha aumentado la importancia de aprovechar el bosque secundario (Finegan 1992). Aprovechar el recurso madera de un bosque natural requiere de un plan de manejo forestal que se fundamente entre conocer la ecología, los patrones que determinan la distribución de los árboles y la condiciones ambientales de su entorno (Valerio y Salas 1998). Un aprovechamiento forestal sin la adecuada planificación forestal para su ejecución, deja

alteraciones en la cobertura boscosa hasta de un 50% más de lo necesario debido por la mala planificación de caminos (Sabogal *et al.* 2001).

En Nicaragua, un bosque húmedo tropical en el sitio de Los Filos, fue sometido a un aprovechamiento mejorado, con una alta densidad (dap > 20 cm) correspondiente a 25 especies, entre las más dominantes, se registraron *Virola koschnyi*, *Virola sebifera* y *Carapa nicaraguensis*, estas especies representaron hasta un 60% de todas las especies identificadas de los árboles de futura cosecha. Los árboles de estas especies fueron favorecidas por la apertura del dosel en el bosque, en donde más del 70% contaban con una buena iluminación sobre los otros árboles de futura cosecha (Sabogal *et al.* 2001).

3.4.1.2 Raleo

El raleo es una operación que se aplica con el propósito de eliminar los árboles comerciales o no que compiten por luz respecto a los árboles deseables o de futura cosecha (Quirós 2001). Por lo general, este tratamiento se efectúa en bosques secundarios jóvenes (rodales inmaduros), para favorecer el aumento en diámetro y también mejorar la forma de la copa de los árboles remanentes (Ford-Robertson 1971). La aplicación de este tratamiento consiste en disminuir la densidad a través de reducir la competencia lateral entre los árboles de la misma altura mientras que la aplicación del tratamiento de liberación se basa en disminuir la densidad a través de la competencia desde arriba (Wadsworth 2000).

Aunque es poca la literatura concerniente a este tipo de tratamiento en bosques secundarios húmedos, se hará referencia al estudio de un bosque tropical montaño. Los resultados de 8 años después de haberse aplicado el raleo en el bosque secundario montano, en el rodal testigo la tasa de mortalidad fue superior 0,58% al 0.19% en el rodal tratado, pareciera ser que el efecto del tratamiento evitó la competencia lateral entre árboles en el rodal tratado. A la vez tuvo un efecto

en el crecimiento en diámetro tanto a nivel de toda la población del bosque como de los árboles de futura cosecha ya que fueron mayores en el rodal tratado que en el rodal testigo (Venegas y Camacho 2001). Este tipo de bosque muchas veces constituye una composición florística conformada por especies tales como *Quercus costaricensis* y *Quercus copeyensis* (Venegas y Camacho 2001)

3.4.1.3 Liberación

Este tipo de operación silvicultural busca eliminar la vegetación que limita a los árboles de futura cosecha de recibir una adecuada iluminación (Quirós 2001). La competencia entre árboles individuales adyacentes se determina en función de la relativa iluminación solar sobre sus copas (Hutchinson 1993). Esta competencia puede ser manipulada por el silvicultor de manera que pueda aumentar la productividad del sistema (Finegan *et al.* 1993).

Para tener una idea del efecto de la liberación en un bosque, se encontró un estudio en un bosque primario. Los resultados de la liberación en un bosque primario "La Tirimbina" después de 5 años, mostraron la drástica reducción del 25% de 18 m²/ha en área basal y cerca del 2% de mortalidad anual por causas naturales en rodal de liberación. El rango de incremento anual durante todo el estudio (1990-1996) a nivel de todo el rodal fue entre 2mm y 48 mm pero durante el período 1990-1993, se presentó diferencias significativas de incrementos medianos en diámetro entre los tratamientos, siendo superior el incremento de 7 mm atribuido al tratamiento de liberación. También se encontró correlación entre el tamaño adulto (árboles de estrato superior y especies emergentes crecieron más rápidos que las especies del sotobosque) y la iluminación de la copa y su forma de copa (Camacho y Finegan 1997). Estos mismos autores reportaron especies comerciales localizadas en el dosel superior y la clasificaron de acuerdo a su velocidad de crecimiento, por ejemplo: *Carapa guianensis* de lento crecimiento (1 mm/año); *Pentaclethra*

macroloba de moderado crecimiento (6 mm/año); *Vochysia ferruginea* de crecimiento rápido (12 mm/año), esta especie se la encuentra en el dosel superior de los bosques secundarios mientras que en el bosque primario por lo general se la encuentra en el dosel intermedio o no está presente.

3.4.1.4 Refinamiento

Este tipo de tratamiento consiste en cortar todos los árboles de una o más especies deseables a partir de un diámetro determinado (Quirós. 2001). Existe muy poca literatura de carácter científico acerca de este tratamiento silvicultural en bosques secundarios, de manera que trataremos de recurrir a la literatura acentuadas en bosque primario intervenido para entender un poco al respecto. En el bosque primario, la competencia y crecimiento de las especies de vida larga y corta puede estar limitada a los factores intrínsecos así como la exposición de copa (como la expresión de cantidad y luz recibida) y la forma de la copa (como la expresión de área foliar), la interacción de estos factores tienen un efecto en el crecimiento diamétrico (Siteo 1992). Según Finegan *et al.* (1998), reportaron que después de la aplicación de un refinamiento, tanto el grupo de las especies de larga vida o lento crecimiento y el grupo de las especies de corta vida o moderado crecimiento aumentaron en diámetro a 1mm y a 16 mm respectivamente. La mayor iluminación de la copa y poca presencia de lianas, correspondió a las especies del gremio heliófitas durables de rápido crecimiento y de lento crecimiento, tales como *Vochysia ferruginea* y *Jacaranda copaia*. Por otro lado, las especies emergentes y de dosel superior correspondientes a las familias Chrysobalanaceae y Sapotaceae mantuvieron su crecimiento uniforme. Por ejemplo, Siteo (1992) evaluó la aplicación de un refinamiento, en un bosque primario húmedo en el norte de San Carlos, Costa Rica, encontrando no diferencias significativas en área basal entre el rodal tratado y el testigo al igual que en tasas de mortalidad natural. Aunque después del refinamiento era mayor la mortalidad en la vegetación del rodal tratado. A pesar de que no

encontró un efecto significativo en el área basal y en mortalidad, sí encontró mejoras en condiciones de iluminación que favorecieron el crecimiento diamétrico de la población tratada.

4 MATERIALES Y METODOS

4.1 Descripción y ubicación del sitio

4.1.1 Antecedentes

En la región Huetar Norte de Costa Rica el tamaño de los parches de bosque secundario húmedo oscila entre 4 y 60 ha (Berti 2001). El bosque secundario en estudio cuenta con aproximadamente 32.5 ha, se localiza en la finca "El Cerro", situada en el distrito Segundo de Florencia, cantón Décimo de San Carlos, Provincia de Alajuela, entre los pueblos Pénjamo y La Vieja (según mapa provincias y cantones de Costa Rica 1991). Las coordenadas geográficas estimadas son 10°21' latitud Norte y 84°28' longitud Oeste. La finca se encuentra a una altitud entre 280 y 360 m.s.n.m mientras que el área de bosque secundario se establece en una gradiente de altitud que varía en 100 m desde el punto más alto hasta el más bajo (Vásquez 1994). El bosque en estudio colinda con un bosque primario intervenido, con una área de pasto abandonado y con un área de reforestación (*Gmelina aborea*). De aquí en adelante, el bosque secundario en estudio se nombrará como el bosque Florencia.

Según la clasificación de Holdridge, el área del bosque Florencia pertenece a la zona de vida, bosque muy húmedo tropical, transición a montano (bmh-P) (Tosi 1969).

El uso de la tierra después de la conversión del bosque primario fue el pastoreo de yeguas. El área de pasto se quedó en abandono desde 1968. Cerca del bosque en estudio se localizan dos estaciones meteorológicas, hacia el oeste se encuentra la estación Ciudad Quesada y al norte la estación Quebrada Azul. La primera se ubica a 650 msnm con registros de precipitación promedio anual de 4 574 mm y con temperatura media anual de 23 °C. La segunda estación se

sitúa a 83 m.s.n.m y registra precipitaciones promedio anual de 3375 mm y temperaturas media anual de 28.1°C y con ausencia de meses secos (Vásquez 1994).

Los suelos de la finca "El Cerro" son de origen residual que se desarrollaron a partir de lahares. Esta finca, según Madrigal y Rojas (1980) citado en Vásquez (1994), se ubica en cerca de las faldas del macizo Poás, lugar donde caen rocas volcánicas principalmente de composición andesítica. Por lo general, estos suelos se destacan por sus buenas características físicas: muy profundos, bien drenados, buena estructura, permeables y de texturas medias a pesadas. No obstante, este tipo de suelo muestran una alta saturación de aluminio (Vásquez 1994). El suelo corresponde taxonómicamente al nivel de ordenes Inceptisoles (tipic dystropept con 70,7%), Ultisoles (typic Haplohumult 12,8%) y a nivel de suborden Tropepts y Humults con 16.5% (Vásquez 1994).

4.1.2 Vegetación del bosque secundario Florencia

En el bosque Florencia, se han realizado a lo largo de los años estudios florísticos. En 1993 Guillén (1993) realizó un inventario comercial, el cual pretendía conocer el potencial productivo de madera y caracterizar la vegetación secundaria. Para efectos del inventario se estratificó la vegetación de acuerdo a su composición encontrándose con mayor frecuencia individuos de especies heliófitas durables, tales como: *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora* y *Vernonia triflosculosa* (las dos primeras especies comerciales y la última no comercial). Herrera (1996) caracterizó la vegetación del bosque encontrando que las especies dominantes eran *V. Ferruginea* y *C. alliodora*, las cuales se establecieron en distintos tipos de suelo y asociadas a especies con valores distintos de importancia ecológica. Encontró además que la altura de la vegetación era de hasta 20 m. Otros autores (Finegan y Delgado 2000) identificaron y caracterizaron la existencia de dos tipos de bosque: Bosque de *Vochysia* y Bosque de *Cordia*. Entre otras especies abundantes

distribuidas en ambos tipos de bosque, se encontraron: *Dendropanax arboreus*, *Xylopia sericophylla* y *Vernonia triflosculosa*.

4.2 Diseño del muestreo para el levantamiento de la información

4.2.1 Antecedentes del tratamiento silvicultural

En 1993 el Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA) del CATIE decidió establecer ocho parcelas permanentes de muestreo (PPM) de 40 m x 60 m (0.24 ha) en parejas (Véase Figura 1), con el propósito de monitorear la dinámica natural del rodal haciendo mediciones a partir de árboles ≥ 10 cm de dap. Cada parcela permanente se dividió en 6 sub-parcelas de 20 m x 20 m (400 m²), las cuales fueron enumeradas de 1 al 6. Para evitar los efectos de borde en las PPM, se estableció en cada parcela una faja de amortiguamiento de 30 m de ancho a su alrededor.

PROSIBONA a partir de los resultados obtenidos por Guillen (1993) determinó la prescripción de un tratamiento silvicultural que mejoraría las condiciones de competencia e iluminación, principalmente de los árboles de futura cosecha. En 1994 se implementó el tratamiento silvicultural de la siguiente forma: De las 8 parcelas establecidas en parejas, se asignó al azar a una de ellas y se le aplicó el tratamiento silvicultural; de esta forma cada pareja de parcelas consistió de una parcela tratada y una parcela testigo, teniéndose en total 4 repeticiones por tratamiento.

La descripción del tratamiento silvicultural se presenta a continuación:

- ◆ Tratamiento testigo (parcelas 1, 3, 6, 8): en estas parcelas no se realizó ningún tipo de intervención silvicultural.
- ◆ Tratamiento de raleo (parcelas 2, 4, 5, 7): se realizó un raleo para favorecer a los árboles de futura cosecha identificados en el inventario comercial (Guillen 1993), reduciéndose la

competencia sobre los mismos. Las especies favorecidas por el tratamiento fueron *C. alliodora*, *V. ferruginea*, *V. guatemalensis*, *Rollinia pittieri* y *Xylopia sericophylla* (Departamento de Recursos Naturales y Ambiente, CATIE, datos sin publicar). Alrededor de los árboles de estas especies, se cortaron aquellos que competían tanto por luz como por recursos del suelo. Para este último caso, se eliminaron los árboles que distaban a menos de 7 m de los árboles de futura cosecha. Se cortaron árboles ≥ 10 cm dap en un número aproximado de 153 que correspondió a un área basal de $3,34 \text{ m}^2/\text{ha}^{-1}$ y 3 árboles anillados con dap ≥ 40 cm. Del total de árboles cortados y anillados el 39,7 % correspondió a una especie comercial, *V. ferruginea*, el 13.5% a especies en ese momento catalogados como potencialmente comerciales como *C. alliodora*, *Xylopia sericophylla*, *Vochysia guatemalensis*, *Rollinia pittieri* y el 46.8% a otras especies no comerciales como *Vernonia triflosculosa*, *Dendropanax arboreus*, *Miconia* spp. e *Inga* spp., entre otras. Tres árboles que presentaban copa grande fueron anillados para evitar daños sobre la regeneración natural. Las especies más afectadas por el tratamiento, en cuanto a reducción de densidad, fueron *V. ferruginea*, *C. alliodora* y *Miconia* sp. El 81.6% de los 153 árboles cortados se encontraban en la clase diamétrica de 10-19 cm y el 18.4 % en las clases diamétricas mayores ≥ 20 cm.

4.2.2 Unidades de muestreo por tratamiento y por tipo de bosque

Para el segundo presente estudio se analizó el efecto del tratamiento sobre la estructura y el crecimiento a nivel del rodal y a nivel de poblaciones de especies comunes. Para ello se emplearon las 8 PPM establecidas desde 1993 por el Proyecto de Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA) del CATIE. Estas PPM se encuentran ubicadas dentro del área experimental y son reconocidas con los números del 1 al 8. De las cuales se tiene 4 parcelas testigo registradas con los números de 1, 4, 6 y 8 y 4 parcelas tratada con los números de 2, 3, 5 y 7 (Véase Figura 1).

En 1995 el Departamento de Recursos Naturales y Ambiente del CATIE estableció 6 PPM fuera del área experimental y fueron distribuidas al azar. Cada parcela tiene las misma medidas de 40 m x 60 m (0.24 ha), que las anteriores PPM, y fueron identificadas con los números del 9 al 14

(Véase Figura 1). Las 6 PPM fueron establecidas con el fin de monitorear la dinámica "natural" de la vegetación. Todas las parcelas dentro del bosque son monitoreadas en forma periódica hasta el año 2003 (ver sección 4.2.3.)

De la tesis de Herrera (1996) se determinó que en algunas de las PPM dominaba la especie *Cordia alliodora* y en otras dominaba *Vochysia ferruginea*, la dominancia de las dos especies se asoció con la topografía del sitio y con el tipo de suelo.

Tomando como referencia la tesis de Herrera (1996), el estudio de Finegan y Delgado (2000), analizó los datos del año 1998 obtenidos de las 6 PPM identificadas con los números de la 9 a la 14, y las 4 PPM correspondientes al tratamiento testigo. Estos autores seleccionaron las PPM 1, 8, 12, 13 y 14 en las cuales Herrera (1996) encontró que dominaba *Cordia alliodora* y las PPM 3, 6, 9, 10 y 11 en las cuales dominaba *Vochysia ferruginea*. Del estudio de Finegan y Delgado (2000) se determinó la existencia de dos tipos de bosque: El Bosque de *Cordia* (parcelas 1, 8, 12, 13 y 14) y el Bosque de *Vochysia* (parcelas 3, 6, 9, 10 y 11).

Para el presente estudio se consideró los dos tipos de bosque utilizando las 10 PPM seleccionadas en el estudio de Finegan y Delgado (2000). Para estas parcelas se analizó información a partir del año 1995. El objetivo de esta parte del estudio es analizar la dinámica "natural" sobre la estructura, la composición florística, la riqueza y el crecimiento a nivel del rodal y la dinámica sobre la estructura y crecimiento a nivel de las poblaciones individuales de las especies comunes, por tipo de bosque.

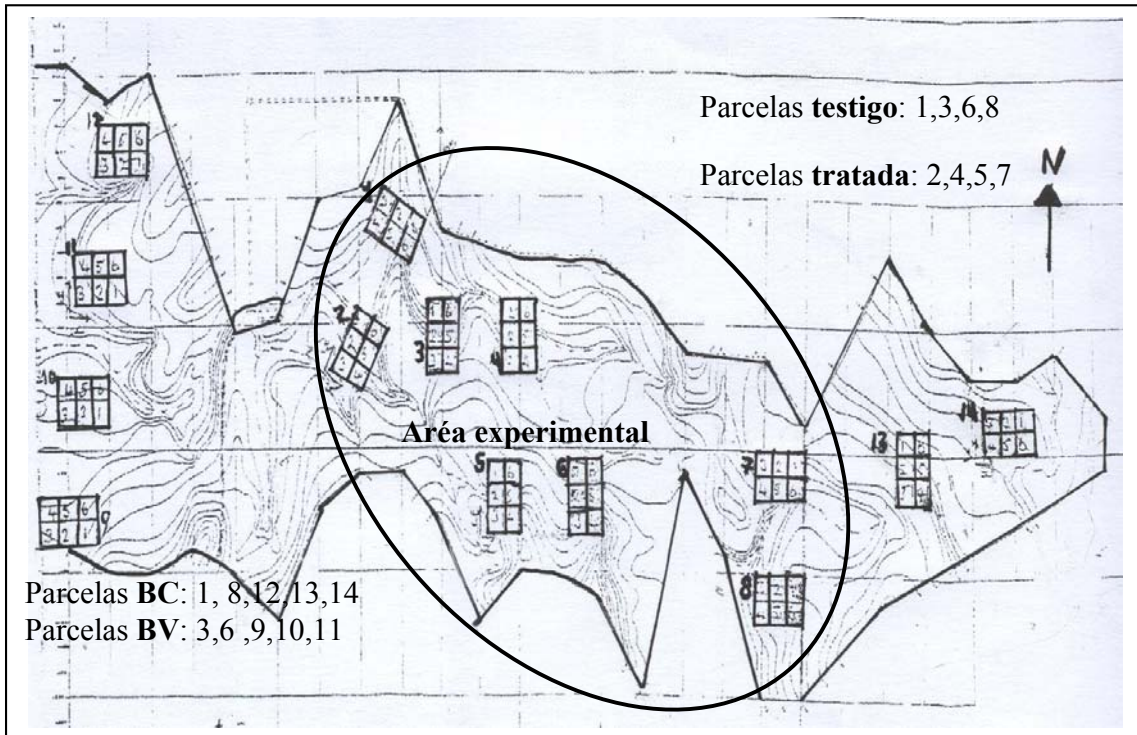


Figura 1. Mapa del bosque de Florencia en San Carlos, Costa Rica. Diseño del área experimental, en donde las parcelas enumeradas de 1 al 8 se ubican en parejas: Testigo y tratadas y las parcelas que conforman el Bosque de Cordia (BC) y Bosque de Vochysia (BV).

4.2.3 Antecedentes de las mediciones periódicas en las PPM

Las mediciones en las 8 PPM dentro del área experimental se realizaron en 1993, 1994, 1995, 1998 y 2001. Las mediciones en las 6 PPM fuera del experimento silvicultural se registraron en 1995, 1998 y 2001. Toda la información obtenida de las mediciones en las 14 PPM se mantiene en la base de datos que actualmente maneja el Departamento de Recursos y Ambiente del CATIE. Los datos de los árboles ≥ 10 cm dap registrados a lo largo de los años son los siguientes: identificación taxonómica a tres niveles (especie, género y familia), diámetro a la altura del pecho, condición del individuo (estado de vigor del árbol) y atributos del árbol (iluminación de copa, forma de copa, presencia de lianas en la copa y fuste, calidad y valor comercial del fuste). Además se tiene información de los árboles raleados, cortados o anillados provocado por el tratamiento silvicultural. En cada medición se evaluó el rodal remanente así como los individuos reclutas y muertos.

4.2.4 Levantamiento de la información de campo en el 2003

Para el año 2003, se retoma la medición en el bosque Florencia sobre las 14 PPM (acápite 4.2.3).

Los procedimientos para la toma de datos se detallan a continuación:

a) En cada unidad de muestreo (PPM = 0,24 ha) se realizaron re-mediciones sobre los diámetros de todos los árboles ≥ 10 cm de dap diámetro, a la altura la altura del pecho (1,30 m), siguiendo los mismos procedimientos de mediciones anteriores.

b) Al momento de medir los árboles se identificaron las especies de los individuos reclutas. Para esta labor se contó con la asistencia de un ayudante de campo calificado, Vicente Herrera. A los individuos reclutas que no pudieron identificarse en el campo, se les tomó muestras botánicas para su posterior identificación. Esta fue realizada por Nelson Zamora, curador del Instituto

Nacional de Biodiversidad (INBio). También se evaluó la condición del individuo: 0 = árbol sano, -1 = árbol muriendo, -2 = árbol muerto en pie, -3 = árbol muerto; esto se realizó al momento de realizar la medición (codificación desarrollada por el Departamento de Recursos Naturales y Ambiente). Aunque se evaluó esta variable no se utilizó para el propósito del presente estudio.

c) Para todos los árboles $dap \geq 10$ cm se realizó una clasificación de iluminación de la copa y forma de copa (Alder y Synnot 1992 adoptada de Dawkins 1958), la clasificación de forma de fuste (adoptado de Hutchinson 1987 descrito en Sabogal *et al.* 2001) y el grado de infestación de lianas (clasificación desarrollada por el Departamento de Recursos Naturales y Ambiente), aunque se evaluó esta última variable, quedó al margen de los análisis estadísticos por la falta de datos.

4.3 Análisis de la información

Para el estudio por tipo de bosque a nivel de rodal y a nivel de las poblaciones de especies comunes, se utilizó las 10 PPM, estudiados en Finegan y Delgado (2000) (Véase acápite 4.2.2), y que correspondían a los bosques *Vochysia* y *Cordia*. El criterio de selección de las especies comunes fue por la abundancia de estas en ambos tipos de bosque; de esta forma se tomó como especie común aquella cuya abundancia fuera mayor o igual a 7 individuos por tipo de bosque.

Para el análisis de la dinámica estructural a nivel de rodal por tipo de bosque se tomó la información de las mediciones de 1995, 1998, 2001 y 2003 y a nivel de las poblaciones de especies comunes, solo se utilizó la información de las mediciones de 1995 y 2003. Para el análisis tanto de los patrones dinámicos en cuanto a mortalidad y reclutamiento como el crecimiento en diámetro a nivel de rodal y de las poblaciones de especies comunes por tipo de bosque se procesó información para los siguientes periodos: 1995-1998, 1998-2001, 2001-2003 y

para todo el período 1995 a 2003. Para el análisis de los cambios florísticos por tipo de bosque se utilizó información de las mediciones de 1998 y 2003, y en cuanto a la riqueza e índices de diversidad se usaron datos de las mediciones de 1998, 2001 y 2003. La razón de esto último se debe a que es hasta 1998 donde se tienen identificaciones taxonómicas completas de los individuos de las PPM.

Para el análisis de correlación del crecimiento diamétrico y las variables silviculturales (forma de copa y iluminación de copa, forma de fuste y diámetro inicial) de las poblaciones de especies comunes por tipo de bosque se procesó la información obtenida de las mediciones todo el periodo de 1995 a 2003

Para el estudio del efecto del tratamiento se trabajó a nivel de rodal y a nivel de las poblaciones de especies comunes con 4 PPM por tratamiento. En este caso, el criterio de selección de las poblaciones de las especies comunes se basó en la abundancia de las especies en las 4 PPM, teniéndose como especie común aquella que presentara una abundancia mayor a 7 individuo por tratamiento. Para el estudio a nivel de rodal por tratamiento se analizó la dinámica en estructura utilizando información de las mediciones de 1993, 1994, 1995, 1998, 2001 y 2003 y a nivel de las poblaciones de especies comunes solo se procesó información de las mediciones de 1994 y 2003. De igual forma, tanto para el análisis de los patrones dinámicos de mortalidad, reclutamiento y crecimiento en diámetro a nivel de rodal y poblaciones de las especies comunes se procesó información de los siguientes periodos: 1993-1994, 1994-1995, 1995-1998, 1998-2001, 2001-2003 y para todo el período 1994 a 2003.

Se realizó además un análisis de correlación entre las variables silviculturales (forma de copa y iluminación de copa, forma de fuste y diámetro inicial) con el incremento diamétrico de las especies comunes por tratamiento. Para este caso se procesó la información obtenida de los

periodos 1993- 1994 (antes de la intervención silvicultural) y 1994-2003 (después de la intervención).

Para la realización de todas las pruebas paramétricas fue necesario verificar si los datos cumplieron con los supuestos de distribución de residuos y homogeneidad de varianzas con un nivel de confianza del 95%. Todos los procedimientos estadísticos fueron sometidos al **Programa de SAS Institute Inc** (versión 1.1; 2001)

4.3.1 Análisis de la dinámica estructural

Para analizar el estado y los cambios estructurales se procesó las variables de respuesta en términos de abundancia (N° arboles/ha) y área basal (G m²/ha) a nivel de rodal (árboles $dap \geq 10$ cm) y agrupada en clases diamétricas de 10 cm de ancho. Con estas variables de respuesta se realizó todas las posibles comparaciones estadísticas sometiendo los datos por tipo de bosque a pruebas de "t" de Student para muestras independientes.

Para el análisis del efecto del tratamiento se proceso de la misma forma que por tipo de bosque pero las comparaciones estadísticas realizadas fueron de acuerdo al diseño experimental descrito en la metodología (Véase capítulo 4.2.1), sometiendo los datos a pruebas estadísticas de "t" de Student para muestras dependientes.

El análisis del crecimiento en área basal absoluto promedio tanto por tipo de bosque como por tratamiento, consistió en calcular la diferencia entre área basal inicial y el área basal final en cada período y en caso del total se tomó el área basal inicial 1993 y el área basal final 2003. Para obtener el crecimiento de área basal en porcentaje se calculó dividiendo el incremento de área basal con respecto al total de área basal inicial multiplicado por 100.

Para examinar y describir la dinámica de la población por tipo de bosque en el tiempo, las variables de respuesta se reportaron por el número total de árboles muertos (egresos) y reclutas (ingresos); así como el valor en área basal de estos árboles muertos y reclutas. Para analizar en forma estadística al grupo de reclutas se tomó el número de individuos que ingresaron a la primera clase diamétrica de medición (10 a 19 cm de dap). También se distribuyeron los árboles muertos en clases diamétrica y se expresó en porcentajes de su población inicial por clase diamétrica. También se realizó el cálculo de la tasa de mortalidad según el modelo logarítmico de Lieberman y Lieberman (1987), estos autores asumen que una proporción constante de la población muere en cada intervalo de tiempo.

Para el cálculo se realizó la fórmula siguiente:

$$m (\%) = 100 (\log_e N_i - \log_e N_f) / t, \text{ donde:}$$

N_i = Población al inicio de la evaluación

N_f = Población al final de la evaluación (deducida de la mortalidad natural)

t = Tiempo

m = Tasa de mortalidad en porcentaje anual

La descripción de los patrones dinámicos a nivel de las poblaciones de especies comunes en el tiempo, se basó en la propuesta de Finegan y Guillén (en Finegan 1997), expresado en tres categorías poblacionales: poblaciones decadentes (reclutas < mortalidad), poblaciones estáticas (reclutas = mortalidad) y poblaciones crecientes (reclutas > mortalidad). Para el presente estudio ésta categoría poblacional se basará en la ganancia (reclutas) o pérdida (muertos) de 5 árboles por población individual.

4.3.2 Caracterización de la composición florística y riqueza por tipo de bosque

El análisis de la vegetación se resumió en una lista existente según el Índice de Valor Importancia (IVI), un índice que ha sido propuesto por Curtis y McIntosh (1950), donde considera los parámetros de abundancia, dominancia y frecuencia relativa para cada especie y ofrece así un criterio objetivo para la determinación de la importancia ecológica de las especies.

El IVI se obtuvo de la siguiente manera (Curtis y McIntosh 1950):

$$\text{IVI especie} = A\% + D\% + F\%$$

Donde:

A% = Abundancia relativa de la especie, calculada como $A/N \times 100$

A = Número de individuos de la especie

N = Número total de individuos

D% = Dominancia relativa de la especie, calculada como $D/G \times 100$

D = Suma de áreas basales de todos los individuos de la especie

G = Suma de áreas basales de todos los individuos

F% = Frecuencia relativa de las especies, calculada como $F/S \times 100$

F = Número de subparcelas donde ocurre la especie/ número total de subparcelas

S = Suma de las frecuencias absolutas de todas las especies

Aparte de la composición florística se realizó un análisis de la riqueza y diversidad por tipo de bosque. Registrando el número de especies (riqueza) y la abundancia de especies, con estas variables se obtuvo los índices de diversidad como el de Shannon–Wiener y Simpson (Magurran 1988) y el de alfa Fisher (Colwell 1997 citado en Finegan y Delgado 2000); con estas variables de respuesta se realizaron comparaciones estadísticas de "t" Student para muestras independientes. Para el cálculo de los índices se utilizó el Programa EstimateS por Colwell (1997). A continuación detallamos las fórmulas:

a) Para el caso de Shannon, los valores se calcularon de la siguiente manera:

$$\text{Shannon: } H = - \sum (n_i / N) \log_2(n_i / N)$$

donde:

H: promedio de incertidumbre por especie en una comunidad finita

n_i : número de individuos que corresponde a la i -ésima especie en la muestra

N: número total de individuos en la muestra

b) Para el caso de Simpson los valores se calcularon:

$$\text{Simpson } \alpha = \sum n_i (n_i - 1) / (N (N - 1))$$

Donde:

α = La probabilidad de que dos individuos tomados al azar de determinada muestra pertenezca a la misma especie

n_i = número de individuos de la i -ésima especie

N = Número total de individuos en la muestra

c) Para el caso de Fisher's α los valores se calcularon:

$$S = \alpha \ln (1 + N / \alpha)$$

donde:

S: el número de especie en una comunidad finita

N: número e individuos

\ln : es el logaritmo natural

α : es un parámetro (el índice mismo de diversidad)

4.3.3 Análisis del crecimiento diamétrico

Para el análisis del crecimiento diamétrico, tanto por tipo de bosque como por tratamiento silvicultural, se consideró los individuos con $d_{ap} \geq 10$ cm que presentaron un diámetro inicial y un diámetro al final por periodo (o sea que no hubieran muerto). Se excluyeron las palmas porque no presentan crecimiento secundario. Adicionalmente, se excluyeron los incrementos diamétricos

que estaban más allá de los rangos establecidos entre $- 2 \text{ mm}$ y $\geq 50 \text{ mm}$, pues estas medidas son consideradas como error de medición o. "no confiables" Se utilizó la mediana como medida de caracterización del incremento diamétrico y además se obtuvieron otros valores como: mínimos, máximos y promedios. Las comparaciones estadísticas se realizaron tanto a nivel de rodal y como de poblaciones de especies comunes agrupadas por clase diamétrica;. La comparación de especies individuales solo fue posible para las especies *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora* debido a la escasez de la mayoría de las especies por tipo de bosque y por tratamiento. Para hacer posible las comparaciones estadísticas del incremento mediano entre tipos de bosque y entre tratamiento, se trabajó con la población de al menos 7 árboles por clase diamétrica. Los datos fueron sometidos a pruebas paramétricas, pero los datos no mostraron distribuciones normales y no cumplían con los supuestos de homogeneidad de varianzas, por lo tanto se usaron pruebas estadísticas no paramétricas como la prueba de Wilcoxon -Mann Whitney.

4.3.4 Análisis de variables silviculturales y el crecimiento en diámetro

Se realizó un análisis no paramétrico de correlación (Spearman) para evidenciar la asociación entre los incrementos diamétricos y la iluminación de copa, forma de copa, forma de fuste y el diámetro inicial de los individuos de las especies comunes por tipo de bosque y por tratamiento. Por falta de datos el incremento no se relacionó con algunas variables silviculturales como presencia de lianas y forma de fuste.

5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Dinámica de los dos tipos de bosque

5.1.1 Dinámica estructural por tipo de bosque

5.1.1.1 Abundancia y área basal

La estructura y dinámica del Bosque de Cordia (BC) y del Bosque de Vochysia (BV) mostraron semejanzas y diferencias durante los 8 años de estudio (1995-2003), en términos de abundancia, área basal y distribución de árboles por clases diamétricas (Cuadro 1 y 2).

Cuadro 1. Promedio del número de árboles por hectárea, $dap \geq 10$ cm, desviación estándar entre paréntesis según clases diamétricas, tipos de bosque y años de medición, en el bosque secundario Florencia (edad 25-33 años), Costa Rica.

Clases diamétrica	Número de árboles (N/ha)							
	1995		1998		2001		2003	
	BC	BV	BC	BV	BC	BV	BC	BV
10-19	422 (149)	292 (47) ns	417 (145)	288 (42) ns	399 (135)	296 (45) ns	379 (137)	301(37) ns
20-29	101 (23)	119 (41) ns	109 (29)	117 (38) ns	118 (33)	104 (25) ns	122 (33)	106 (25) ns
30-39	27 (15)	48 (18) ns	26 (10)	63 (31) *	33 (5)	73 (40) ns	38 (17)	72 (37) ns
40-49	11 (7)	13 (9) ns	8 (8)	12 (9) ns	7 (6)	17 (16) ns	7 (5)	22 (18) ns
50+	3 (3)	2 (2)	7 (5)	4 (4)	9 (6)	7 (7)	7 (5)	7 (6)
Rodal	564 (154)	474 (85) ns	567 (161)	483 (90) ns	566 (148)	497 (80) ns	553(154)	508(73) ns

Nota: desviaciones estándar en paréntesis; *= $P < 0.05$; ns = no significativo, prueba de "t" para muestras independientes.

La estructura en términos de abundancia en el BC no fue diferente estadísticamente que la del BV en las cuatro mediciones, la prueba estadística fue de "t" de Student para muestras independientes. Aunque el BC y el BV no se diferencia estadísticamente a nivel de rodal, en la distribución de árboles por clase diamétrica sí se encontró diferencias estadísticas entre las clase

diamétrica de 30 cm –39 cm solo para el año 1998 (Cuadro 1). Los resultados nos da una idea respecto a los cambios en la estructura diamétrica por tipo de bosque y el rango de la abundancia en los 8 años de estudio.

La dinámica estructural en número de árboles en los 8 años estudio en el BC, reveló un cambio neto de 2% de su población inicial (564 ind./ha). Tendencias similares respecto al número de árboles en bosques secundarios de la tercer fase de la sucesión, han sido observadas en otros estudios a través de la cronosecuencia de edades (Finegan 1996; Guariguata *et al.* 1997; Aide *et al.* 2000; Peña-Claros 2000; Redondo *et al.* 2001; Ferreira *et al.* 2002).

Por otro lado, en el BV se mostró un patrón dinámico diferente puesto que aumentó en número de árboles por el 7%, esto apoya la idea de una constante recuperación del bosque. La desigualdad en el cambio del número de árboles entre el BC y el BV, se atribuye a la cantidad de árboles muertos en las clases diamétricas menores (Véase Anexo 2). El cambio de aumento y disminución en la población del bosque, en términos de su abundancia se manifiesta de forma distinta por clases diamétricas. Por ejemplo, Desde 1995 a 2003 el BC aumentó su población en las clases diamétricas de 20-39 y 50+ cm mientras disminuyó en las clases diamétricas de 10-19 cm y 40 - 49 cm. Por otro lado, el BV aumentó la población en las clases diamétricas de 10- 49 cm y 50+ cm con excepción de la población disminuida de las clases diamétricas de 20-29 cm. Los patrones descritos, se deben al paso de algunos árboles de una clase diamétrica inferior a otra superior, además de los efectos de mortalidad y reclutamiento a ser analizados en capítulos posteriores. A pesar de la relativamente temprana etapa de la sucesión, ambos tipos de bosque muestran tendencia en la distribución del número de individuos parecida una "J" invertida (Véase Anexo 1), típica de bosques naturales primarios, con la diferencia que las especies más abundantes y dominantes corresponden a especies del grupo de heliófitas durables, tales como

Cordia alliodora en el BC y *Vochysia ferruginea* en el BV. La abundancia encontrada de estas dos especies es comparable con otros estudios de bosques secundarios realizados en la región Norte y Noreste de Costa Rica (Lang y Knight 1983; Guariguata 1999 y 2000).

Cuadro 2. Promedio del área basal (árboles con dap \geq 10 cm), según clases diamétricas, tipos de bosque y años de medición, en el bosque secundario Florencia (edad 25-33 años), Costa Rica.

Clases diamétrica	Área basal (G m ² /ha)							
	1995		1998		2001		2003	
	BC	BV	BC	BV	BC	BV	BC	BV
10-19	6.5 (2.4)	4.6 (0.9) ns	6.4 (2.3)	4.4 (0.7) ns	5.9 (2.2)	4.6 (0.9) ns	5.8 (2.2)	4.7 (0.7) ns
20-29	4.6 (1.0)	5.8 (2.1) ns	5.0 (1.3)	5.7 (1.8) ns	5.4 (1.5)	5.1 (1.3) ns	5.7 (1.5)	5.1 (1.1) ns
30-39	2.3 (1.4)	4.4 (1.8) ns	2.3 (0.9)	5.8 (2.7) *	2.9 (1.5)	6.7 (3.6) ns	3.4 (1.7)	6.6 (3.3) ns
40-49	1.8 (1.2)	2.0 (1.5) ns	1.3 (1.1)	1.8 (1.4) ns	1.0 (1.0)	2.5 (2.4) ns	1.1 (0.8)	3.2 (2.6) ns
50+	0.9 (0.9)	0.5 (0.5)	1.7 (1.2)	0.9 (0.9)	2.5 (1.5)	1.5 (1.8)	2.2 (1.5)	1.6 (1.4)
Rodal	16.0 (3.0)	17.3(5) ns	16.8 (3.5)	18.7(5.1) ns	17.9 (3.0)	20.2(4.9) ns	18.2 (2.9)	21.2 (4.9) ns

Nota: desviaciones estándar en paréntesis; *= P < 0.05; ns = no diferencia significativa, prueba de "t" para muestras independientes.

Diferente al número de árboles totales, el área basal total del BC no fue diferente estadísticamente que del BV en las cuatro mediciones. Durante los 8 años de estudio, la distribución de área basal por clase diamétrica fue cambiante por tipo de bosque. Por ejemplo, el área basal en el BC fue superior en clase diamétrica de 10 a 19 cm y de 50+ cm, que en el BV en todas las mediciones. Sin embargo, el área basal en la clase diamétrica de 30 a 39 cm fue superior en el BV que en el BC en todas las mediciones. A pesar de estas pocas desigualdades en área basal, se detectaron diferencias estadísticamente significativas (P < 0.029) sólo en la clase diamétrica 30-39 cm en el año 1998. Cabe señalar que por el bajo número de árboles no fue posible hacer comparación estadística para la clase diamétrica de 50+ cm (Cuadro 2).

Con relación al cambio de aumento en área basal registrada en el 2003 con respecto a su área basal inicial, se observó en el rodal del BC un aumento por el 12% mientras que en el rodal del BV aumentó por el 23%. El área basal aumentó en ambos tipo bosque conforme ascendió de edad, la mayor contribución al área basal total correspondió al crecimiento diamétrico de los árboles ubicados en las clases diamétricas de 10 cm a 39 cm (Cuadro 2; Véase Anexo 1). Estudios realizados cercana al área de estudio, relataron el mismo patrón de aumento en área basal conforme aumentó la edad del bosque (Finegan y Guillen 1992; Guariguata y Ostertag 2001), similar comportamiento se apreció en otros bosques secundarios del Neotrópico (Aide *et al* 2000. Saldarriaga *et al.* 1988; Ferreira *et al.* 2002).

En general, los valores estructurales durante los 8 años de estudio expresados en términos del número de árboles y área basal reportado por tipo de bosque, caen dentro del rango de 510 a 760 árboles/ha ($dap \geq 10$ cm), y de 16 m²/ha a 25 m²/ha, obtenido de bosques secundarios menores a 25 años de edad en la zona de Sarapiquí (Finegan y Guillen 1992; Redondo *et al.* 2001). El valor en área basal no solo refleja la edad del bosque secundario sino que puede ser influenciado por el tipo de suelo (Finegan 1996). Por ejemplo, los valores de área basal de ambos tipos de bosque, son más bajos que los valores de área basal de 25m²/ha a 31 m²/ha obtenidos de bosques secundarios de 16 y 18 años de edad, aunque tienen el mismo tipo de suelo Ultisol e Inceptisol (Guariguata *et al.* 1997). Sin embargo, estos valores aún son superiores que el valor de área basal reportado para un bosque secundario de 15 años de edad que tiene un tipo de suelo Entisol (Faber- Langendoen 1992). Además, un estudio como el de Guariguata *et al.* (1997), reportó que el área basal de 31 m² /ha de un bosque secundario en la tercera etapa de la sucesión (18 años), superó el área basal de 25.9 m²/ha de un bosque maduro "La Selva".

En general, los marcados cambios estructurales por tipo de bosque en la tercera etapa de la sucesión, se balanceó por la pérdida árboles y el ingreso de árboles reclutas a la población. No obstante, es complejo explicar la dinámica estructural a nivel del rodal debido a que existen muchos factores en juego como la competencia de árboles individuales o el establecimiento de las especies al momento de la apertura del dosel (Hartshorn 1980). Además, el patrón dinámico en cada bosque secundario está relacionado con las condiciones particulares de cada sitio como factores edáficos, la madurez del bosque, la longevidad de las especies etc. (Finegan 1996)

5.1.1.2 Crecimiento del área basal

Para el cálculo del crecimiento en área basal, se consideró todo el período de estudio (1995-2003) y períodos intermedios. El cálculo del crecimiento en área basal para los períodos intermedios se tomó en cuenta todos los árboles que estuvieron presentes en dos mediciones y después murieron. Obsérvese en el Cuadro 3, que el incremento absoluto basimétrico anual de todo el período en el BV fue mayor estadísticamente que en el BC. Sin embargo, en cuanto al valor relativo de área basal no se detectaron diferencias significativas para ningún período.

Cuadro 3. Comparación de crecimiento en área basal en m²/ha absoluto y relativo entre tipos de bosque, para diferentes períodos (árboles dap \geq 10 cm). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Crecimiento de área basal (G m ² /ha/año) de todos los árboles										
	G absoluto					G relativo (%)				
Período	BC	DS	BV	DS	P> /t/	BC	DS	BV	DS	P> /t/
95-98	0.27	(0.31)	0.48	(0.24)	ns	1.58	(1.8)	2.76	(1.08)	ns
98-01	0.38	(0.27)	0.55	(0.10)	ns	2.50	(2.1)	3.17	(1.11)	ns
01-03	0.15	(0.20)	0.42	(0.12)	*	0.90	(1.0)	2.25	(1.20)	ns
95-03	0.27	(0.14)	0.49	(0.12)	*	1.82	(0.98)	2.39	(0.75)	ns

Prueba de "t" : * =P< 0.05 ; ns = significativo DS = Desviación estándar

Los valores del incremento basimétrico deben ser vistos con cuidado, la diferencia de incrementos basimétrico absoluto puede ser explicado por las bajas tasa de crecimiento de algunas especies como *Miconia argentea* y *Vernonia triflosculosa* (Véase sección 5.3.1.2) 2). Por otro lado, las altas tasas de incremento basimétrico en el BV, podrían deberse a la influencia del crecimiento rápido de los árboles de *Vochysia ferruginea*, ya que ésta especie es la primera de la lista de especies con mayor importancia ecológica en el BV mientras que en el BC es *Miconia argentea* la segunda especie de la lista en importancia ecológica (Véase sección 5.1.1.4).

El valor de incremento basimétrico absoluto del BV del período (1995-2003), fue mayor que el valor de 0.3 m²/ha/año registrado en el bosque "Los Espaveles" edad entre los 40 a 50 años Finegan *et al.*(2003), pero este valor se acerca al incremento basimétrico absoluto del BC. Sin embargo, el valor de incremento de ambos tipos de bosque y el valor de incremento del bosque "Los Espaveles", está por debajo del rango 0.55 m²/ha/año a 1.43 m²/ha/año registrado para bosques secundarios entre > 12 años y < 25 años de edad (Redondo *et al.* 2001).

En ambos tipos de bosque los cambios en incremento basimétrico durante los 8 años de estudio fue fluctuante. El mayor incremento basimétrico anual ocurrió en el segundo período con relación al tercero y primero. Los valores de incremento basimétrico anual del BV no son diferentes estadísticamente que la del BC en los dos períodos mientras que sí se alcanzaron detectar diferencias significativas en el últimos período (Cuadro 3). El mayor aporte del incremento basimétrico acumulado, se atribuye a los dos primeros períodos (95-01) mientras que del último período (91-03) fue mínimo. Estos patrones de cambios temporales en crecimiento de área basal, se observaron también en el bosque secundario "Los Espaveles", en donde el mayor incremento basimétrico anual se debió a los primeros 5 años de los 10 años en estudio (Finegan *et al.* 2003). Estos cambios temporales de crecimiento en área basal no han sido detectados en estudio como los de Lang y Knight (1983), ya que ellos calcularon la tasa de crecimiento en área basal de dos mediciones, a la edad de 60 años y 70 años de un bosque secundario en la isla de Barro Colorado. Con base al incremento del área basal, la productividad en el BV parece responder al crecimiento de la población de las especie dominante como *Vochysia ferruginea* que presentó un IVI de 42% para el año 2003 mientras que la productividad en el BC parece responder a la población dominante de *Cordia alliodora* y población abundante de *Miconia argentea* que presentaron un IVI de 15.6 % y 8.3% para el año 2003.

5.1.1.3 Dinámica estructural a nivel de rodal

Al inicio del estudio 1995, se registró para las 10 PPM una población de 1246 árboles, el BC con 5 PPM una población inicial de 677 árboles y el BV con 5 PPM una población inicial de 569 árboles. Durante los 8 años de estudio (1995-2003), murieron en total 254 árboles. La mayor cantidad de individuos muertos ocurrió en el BC, lo que significó una disminución del 25% de la población inicial mientras que el aporte de los árboles reclutados significó un 23%, originando de esta manera un recambio negativo del -2% (Cuadro 4). Sin embargo, la población de ambos tipos

de bosque expresado en términos de área basal, presentaron un recambio positivo. En el BC el área basal actual aumentó por el 13.9 %, esta ganancia en área basal se debió al área basal de los reclutas y al área basal de los árboles sobrevivientes.

Cuadro 4. Dinámica del número de árboles y área basal ≥ 10 cm dap, reclutas (R), muertos (M) durante 8 años de estudio (1995 a 2003), parcelas totales 1.2 ha por tipo de bosque en el bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Bosque	Total	Muertos	Muertos	Reclutas	Sobrevivientes	Total	Cambio
<i>Cordia</i>	1995	Total	Cortado	Total	2003	2003	
N individuos	677	169 (25%)	-	156	508	664	-13 (- 2.0%)
Area basal (m ²)	19.19	3.85 (20%)	-	1.45	20.34	21.87	2.68 (13.96%)
<hr/>							
Bosque							
<i>Vochysia</i>							
N individuos	569	85 (15%)	5 (0.9%)	130	479	609*	40 (7%)
Area basal (m ²)	20.75	1.63 (7.8%)	0.06 (0.3%)	1.17	24.31	25.48	4.73 (22%)

*De N 2003 cortaron 5 árboles

En contraste a los cambios en el BC en los 8 años de estudio, aunque se produjo una mortalidad natural del 15% y 0.9 % árboles cortados de la población inicial en el BV, la población final mostró un cambio neto de un 7% (Cuadro 4). Los árboles fueron cortados en año 2003 por personas ajenas al estudio. Por otro lado, el área basal del BV aumentó por el 22%, que podría atribuirse a la poca cantidad de árboles muertos ubicados en la clase diamétrica de 30-49 cm y 50+ cm; así como su crecimiento en diámetro (Véase Anexo 2).

En general, ambos tipos de bosque mostraron cambios marcados a lo largo de los 8 años en estudio. El BC se caracterizó por un menor reclutamiento aunado a una mayor mortalidad que el BV, lo cual sugiere que el BV aunado a un mayor reclutamiento, pareciera responder alguna intervención humana o algún disturbio natural que no es propio de la dinámica interna del rodal y aunque fuera parte de la dinámica interna, según Putz y Milton (1990), el tipo de suelo,

composición de especies y topografía podrían influir en la dinámica interna del rodal. Este patrón de una mayor mortalidad, se ha observado en otros bosques naturales tal como el estudio en la "Selva" durante el periodo 1969-1985 (Lieberman *et al.* 1990).

Para la comparación en reclutamiento entre tipos de bosque, se utilizó el número acumulado de árboles absoluto en 0.24 ha entre el período de 1995 a 2003. En el BC, los reclutas al igual que los árboles muertos fueron significativamente más numerosos que en el BV (Cuadro 5). Al analizar el reclutamiento y la mortalidad a través del tiempo se consideró tres períodos (95-98; 98-01 y 01-03). Estos valores de reclutamiento no son diferentes estadísticamente ($P \geq 0.05$) entre bosque pero inverso resultado ocurrió con los valores de mortalidad, en donde el BC se diferenció significativamente con una mayor mortalidad en los dos últimos períodos que el BV (Cuadro 5). No obstante, conociendo que la mortalidad no es independiente del tiempo, la mayor ganancia (reclutas) y pérdida (muertos) en la población por tipo de bosque, fue marcado en el segundo período (98-01).

Cuadro 5. Comparación tipos de bosque con relación al reclutamiento y mortalidad, $dap \geq 10$ cm, en el bosque secundario Florencia, Costa Rica. Cifras son promedios para parcelas de 0.24 ha y desviación estándar entre paréntesis.

Tipos de bosque	95-98	98- 01	01-03	Reclutamiento acumulada
Bosque Cordia	11 (\pm 5)	16 (\pm 8)	4 (\pm 2)	31 (\pm 8)
Bosque Vochysia	8 (\pm 3)	11 (\pm 3)	7 (\pm 2)	26 (\pm 9)
Prueba de /t/	ns	ns	ns	*

Tipos de bosque	95-98	98-01	01-03	Mortalidad acumulada
Bosque Cordia	10 (\pm 3)	16 (\pm 5)	7 (\pm 3)	33 (\pm 10)
Bosque Vochysia	6 (\pm 4)	8 (\pm 4)	3 (\pm 2)	17 (\pm 8)
Prueba de /t/	ns	*	*	*

* $P < 0.05$; ns = no significativo

En el BC, los individuos reclutados correspondieron a 59 especies, el 13% *Vernonia triflosculosa*, el 12% a *Dendropanax arboreus*, 9% a *Vochysia ferruginea* y el 4% *Miconia argentea* al igual que *Nectandra umbrosa* y el 58 % a otras 54 especies (Véase Anexo 3a). Por su parte, en el BV, los individuos reclutados correspondieron a 31 especies, el 38% *Xylopia sericophylla*, 9% *Vochysia ferruginea*, 8% *Dendropanax arboreus*, 6% *Nectandra umbrosa* y el 39% a otras 27 especies (Véase Anexo 3b). Con relación a la mortalidad en el BC, los 169 individuos muertos correspondieron a 26 especies, *Vernonia triflosculosa* con 33%, le sigue especies desconocidas con 21%, *Miconia argentea* con 12% y *Cordia alliodora* con 8% y el 26 % con otras especies (Véase Anexo 3a). Por su parte, en el BV, la mayor pérdida de árboles correspondió a *Vochysia ferruginea* con 49%, el 6% *Miconia sp.* al igual que *Vernonia triflosculosa*, 5% *Miconia argentea* y el 34% al resto de las especies (Véase Anexo 3b).

Además de comparar los datos de mortalidad en número absoluto, se realizó el cálculo de la tasa anual de mortalidad "natural" estimada según el modelo logarítmico de Lieberman y Lieberman

(1987), con base a las poblaciones originales (Cuadro 6). Para árboles $dap \geq 10$ cm, la tasa anual de mortalidad registrada en el BC fue significativamente mayor que en el BV para el periodo de 1995 a 2003. No obstante, para conocer en más detalle el tamaño de árboles muertos por parcela, se realizó un calculo de la mortalidad como porcentajes simples propuesto en el estudio de Putz y Milton (1990); los valores obtenidos de este calculo fue de 2.8% a 3.8% en el BC y de 1.0 % a 2.2 % en el BV (Véase Anexo 2). Estos valores de mortalidad fueron parecidos a los obtenidos por medio de la fórmula de Lieberman y Lieberman (1987). Las distintas formas de calcular la tasa de mortalidad, expresan la importancia de este fenómeno en el bosque; ya que la mortalidad puede variar en el tiempo y espacio ocasionando alteraciones en la estructura y en la vegetación (Aguirre 1999; Finegan y Camacho 1999).

Cuadro 6. Tasa anual de mortalidad natural (M%) desviación estándar (DS) y coeficientes de variación (CV) para cuatro periodos de evaluación de los dos tipos de bosques (Según modelo Lieberman y Lieberman 1987). Bosque Florencia, Costa Rica

Tasa anual de mortalidad				
	N_i	M%	DS	CV
95 a 98				
BC	677	3.2	0.8	25.62
BV	569	2.2	2.3	106.3
P /t/		ns		
98 a 01				
BC	625	4.7	1.5	32.6
BV	541	2.4	1.2	48.2
P /t/		*		
01 a 03				
BC	545	3.5	1.0	28.2
BV	501	1.7	0.8	50.1
P /t/		*		
95 a 03				
BC	677	3.9	0.9	23.6
BV	569	2.1	0.9	42.1
P /t/		*		

N_i : Población inicial de árboles vivos. * = $P \leq 0.05$; ns = no significativo

Conociendo que la mortalidad no es independiente del tiempo (Aguirre 1999), se realizó un análisis de la mortalidad comparando tipos de bosque en los tres periodos (Cuadro 6). En el primer periodo 95-98 no se detectaron diferencias significativas pero sí fueron estadísticamente diferente las tasas de mortalidad en el periodo 98-01, 01-03. Los resultados de la comparación estadística de la mortalidad coincidieron con los obtenidos de la mortalidad en número de árboles por parcela. El valor más alto de la tasa de mortalidad se observó en el periodo 98-01, con un valor mínimo de 3.2% y un máximo de 6.2 % en el BC y en el BV un mínimo de 1.2 % y un

máximo de 3.6%. El hecho de no detectar diferencias significativas de mortalidad para el primer período 95-98, quizás se debió a su alto coeficiente de variación. No obstante, el valor numérico de la tasa de mortalidad en el BC fue mayor que en el BV. De ahí, que es importante conocer los factores ecológicos a que se atribuye la variación de las tasas de mortalidad por parcela o tal vez se deba a que la poca potencia de la prueba estadística. La muerte de los árboles podría estar sujeta a eventos ocasionales puntualizado dentro del mismo rodal, como las alteraciones producidas por la caída de un árbol y sus efectos adversos a los árboles circundantes (Hartshorn 1980). Si estos eventos ocurrieran a menudo en los bosques naturales, sería más compleja la estimación de la mortalidad sino se consideran muestras más grandes en el rodal (Alder, 1995).

5.1.1.4 Cambios en la composición florística

Se describió la vegetación por tipo de bosque con el último registro efectuado en año 2003. De ambos tipos de bosque se tiene una lista de 113 especies correspondiente a 92 géneros y 40 familias (Véase Anexo 4). Las familias más representadas en términos del número de especies fueron Annonaceae, Boraginaceae, Melastomastaceae y Vochysiaceae. No obstante, otra familia como Euphorbiaceae fue la que más representó al número de especies en un bosque secundario de la tercera etapa sucesional (Finegan *et al.* 2003). Aunque son pocas familias que se pueden considerar típicas del bosque secundario neotropical de la tercer etapa sucesional, entre ellas se tiene a Vochysiaceae (Finegan 1996). No obstante, otro estudio relata que la familia registrada frecuentemente en bosques secundarios de Puerto Rico, la familia Melastomastaceae representó la mayor cantidad de especies (Aide *et al.* 1995).

La composición de la vegetación florística se analizó con base en el criterio del IVI (Índice de Valor Importancia), para los años 1998 y 2003 (Cuadros 7 y 8). Estos dos años nos dan una idea de los cambios en la composición florística, ya que en 1995 había un gran número de árboles no

identificados taxonómicamente. En ambos tipos de bosque se apreció un cambio en la composición florística al término de los 5 años de estudio.

De 1998 a 2003 la vegetación en el BC aumentó de 87 a 97 especies. Entre la lista de especies de la comunidad vegetal en el BC, permanecieron distinguidas 10 especies de mayor importancia, las cuales conformaron más del 60% del IVI (Cuadro 7). En 1998 la primera especie en la lista del IVI fue *Cordia alliodora* por su mayor grado de importancia ecológica en la comunidad florística. No obstante, 5 años después el IVI de *C. alliodora* (Boraginaceae) descendió por el 5%, y de las especies *Miconia argentea* (Melastomataceae) por el 14% y *Vernonia triflosculosa* (Asteraceae) por el 31%. Por otro parte, otras especies aumentaron su importancia, tal como *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), *Vochysia ferruginea* (Vochysiaceae) y *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae), el ascenso de importancia en IVI de estas poblaciones, mantuvo la lista las diez especies más importante en la vegetación. Por último, especies tal como *Rollinia pittieri* (Annonaceae), *Xylopia sericophylla*, (Annonaceae), *Inga chocoensis* (Fabaceae/Mimosaceae) y *Hampea appendiculata* (Malvaceae) mostraron poca variación a través de los años (Cuadro 7).

Cuadro 7. Índice de valor importancia (IVI), de las especies más importantes, árboles dap ≥ 10 cm, en 1.2 ha en el Bosque de Cordia para los años de medición 1998. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Bosque Cordia	Ab. relativa		Dom. relativa		Frecuencia		IVI absoluto		IVI relativo	
	(N° arb/ha)		(G m ² /ha)		relativa					
Especie	1998	2003	1998	2003	1998	2003	1998	2003	1998	2003
<i>Cordia alliodora</i>	16.8	15.8	25.1	24.4	8.1	7.4	50	48	16.6	15.9
<i>Miconia argentea</i>	15.0	12.8	8.8	7.5	5.1	4.7	29	25	9.6	8.3
<i>Vernonia triflosculosa</i>	14.4	9.2	5.9	3.4	7.2	6.3	28	19	9.2	6.3
<i>Rollinia pittieri</i>	4.6	4.5	8.6	8.5	6.3	5.5	19	18	6.5	6.1
<i>Dendropanax arboreus</i>	5.9	7.7	4.9	6.5	6.6	6.9	17	21	5.8	7.0
<i>Vochysia ferruginea</i>	3.8	5.1	8.6	10.7	3.6	3.8	16	20	5.3	6.6
<i>Inga chocoensis</i>	2.2	1.8	4.0	3.1	2.7	2.2	9	9	3.0	2.4
<i>Hampea appendiculata</i>	1.9	2.1	2.4	2.2	3.0	2.7	7	7	2.4	2.4
<i>Xylopia sericophylla</i>	1.9	2.6	2.0	2.4	3.0	3.0	7	7	2.3	2.7
<i>Vochysia guatemalensis</i>	1.2	1.7	3.3	4.6	2.4	2.7	7	8	2.3	3.0
Primeras 10 especies	68	63.3	74	73.3	48	45.3	189	182	63.0	60.7
Resto de especies*	32	36.8	26	26.7	52	54.7	111	118	37.0	39.4
					Total	IVI	300	300	100.0	100

* El resto de especies comprende 67 en 1998 y 87 en 2003

Sí analizamos a la sección 5.1.1.3 sobre dinámica poblacional, asumimos que la variación en la composición florística se vio afectada por el balance entre la mortalidad y reclutamiento. En efecto así, por ejemplo, la población de *V. triflosculosa* mostró un elevado porcentaje de reclutamiento a diferencia del resto de las especies debido a la mayor cantidad de árboles muertos.

La especies en la comunidad florística del BV, aumentó de 45 a 53 especies desde 1998 a 2003 (Cuadro 8). De acuerdo al valor del IVI, la relevancia de las diez especies con mayor peso ecológico varió durante el período de estudio.

Cuadro 8. Especies dominantes ($dap \geq 10$ cm), de acuerdo al IVI (Índice de Valor Importancia) en 1.2 ha del Bosque de *Vochysia*, según evaluaciones 1998 a 2003. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Bosque <i>Vochysia</i>	Ab. relativa		Dom. relativa		Frecuencia		IVI absoluto		*IVI relativo	
	(N° árboles/ha)		(G m ² /ha)		relativa					
Especie	1998	2003	1998	2003	1998	2003	1998	2003	1998	2003
<i>Vochysia ferruginea</i>	55.2	47.6	73.7	71.1	15.8	14.0	145	133	48.2	44.2
<i>Xylopia sericophylla</i>	13.6	18.2	5.3	7.3	13.7	13.6	33	39	10.8	13.0
<i>Cordia alliodora</i>	4.5	4.1	5.8	5.4	8.4	7.5	19	17	6.2	5.6
<i>Vochysia guatemalensis</i>	2.8	2.3	2.8	2.6	5.3	4.2	11	9	3.6	3.0
<i>Dendropanax arboreus</i>	3.4	4.6	1.8	2.2	5.3	6.5	10	13	3.5	4.4
<i>Vernonia triflosculosa</i>	2.1	2.3	0.6	0.6	4.7	4.7	7	8	2.4	2.5
<i>Miconia argentea</i>	1.6	n. p	0.4	n. p	3.2	n. p	5.7	n. p	1.7	n. p
<i>Nectandra umbrosa</i>	n. p	2.0	n. p.	0.8	n. p	4.2	n. p	6.9	n. p	2.3
<i>Cupania cinerea</i>	1.7	1.5	1.4	1.2	3.7	3.3	7	6	2.3	2.0
<i>Myrciaria floribunda</i>	1.4	1.6	0.5	0.5	3.7	3.3	6	5	1.8	1.8
<i>Rollinia pittieri</i>	1.2	1.1	0.7	0.7	3.2	2.8	5	5	1.6	1.5
Primeras 10 especies	87.4	85.4	92.9	92.4	66.8	64.0	247	242	82.4	80.3
Resto de especies*	12.6	14.6	7.1	7.6	33.2	40.0	53	58	17.6	19.4
					Total	IVI	300	300	100.0	100.0

* El resto de especies comprende 35 en 1998 y 43 en 2003. n.p: no presente la especie en el período

En el BV, el mayor peso ecológico correspondió a *Vochysia ferruginea* debido al alto valor de dominancia y abundancia, lo cual suma un valor elevado del IVI. Sin embargo, en el año 2003 el valor del IVI de esta especie disminuyó por el 8%, de igual forma *Cordia alliodora*, mientras que otras especies aumentaron su valor del IVI. Entre estas especies que marcaron la diferencia de aumento del IVI se tiene a *Xylopia sericophylla* acompañada de *Dendropanax arboreus*, son especies que ascendieron en importancia del IVI ante la disminución de importancia del IVI de la especies *Vochysia* y *Cordia*. Sin embargo, de las diez especies más importantes que conformaron la composición florística del BV, desapareció la especie *Miconia argentea*, siendo relevada por

otra especie, *Nectandra umbrosa* (Laureaceae). *Miconia* es una especie con una mayor cantidad de árboles muertos y poco ingreso de árboles reclutas (Véase Anexo 3a). El IVI del resto de las especies como *Cupania cinerea*, *Myrciaria floribunda*, *Rollinia pittieri* y *Vochysia guatemalensis* no mostraron grandes cambios. Los cambios en la composición florística del BV, se explica mejor revisando el capítulo 3.1.14. Por ejemplo, la población de *V. ferruginea*, fue afectada por una mayor cantidad de árboles muertos, que significó el 49% con respecto al total de árboles muertos y aunque ingresaron árboles reclutas, su población se encontró en decadencia.

En la zona Norte de Costa Rica, es típico encontrar bosques secundarios con el dosel superior dominado por *V. ferruginea*, *C. alliodora* y por *Pentaclethra macroloba* (Finegan 1996; Guariguata *et al.* 1997; Quirós 1999; Redondo *et al.*, 2001). También se ha encontrado a *Vochysia* y *Cordia* dominando el dosel en un bosque secundario establecido en Nicaragua (Ferreira *et al.* 2002). Otras especies que frecuentemente se ha encontrado asociada a estas dos especies y que permanecen en el dosel intermedio son *Dendropanax arboreus* y *Xylopia sericohylla*, hasta la decadencia de las especies dominantes del gremio heliófitas durables (Guariguata *et al.* 1997).

En algunos estudios se ha encontrado a la especie *Pentaclethra macroloba* compartiendo su hábitat con *Vochysia ferruginea*, con la diferencia de que *Pentaclethra* se encuentra relativamente abundante en bosques primarios (Delgado 1995). De las especies que conformaron la vegetación en ambos tipos de bosque, el 70% fueron establecidas por vertebrados pero la mayoría de los individuos, el 52% fueron dispersados por el viento como es el caso de las especies abundantes y dominantes de *C. alliodora* y *V. ferruginea* (Finegan y Delgado 2000). No obstante, el establecimiento al azar de las semillas de las especies heliófitas durables por cualquier agente dispersor, no asegura su permanencia en el bosque, ya que la mayoría de las especies no logran regenerarse bajo su propia sombra (Finegan 1992; Guariguata 2000)

La presencia cercana de las fuentes semilleras, es uno de los elementos clave que influye en la composición florística. El bosque en estudio se encuentra a la par de un bosque primario remanente, esto nos hace creer que los reclutas de las especies esciófitas *Brosimum lactecens*, *Lonchocarpus* sp. y *Otoba novogratensis*, fueron provenientes de sus progenitores establecidos en este bosque primario. En el bosque de estudio, Herrera y Finegan (1997) reportaron que los individuos de las especies *C. alliodora* y *V. ferruginea* dominantes en el dosel superior, se establecieron en espacios diferentes debido a que una especie (*Cordia*) prefiere las colinas y suelos ácidos mientras que la otra especie (*Vochysia*) prefiere condiciones diferentes. La caracterización de la composición florística por tipo de bosque pareciera que la asociación de especies fue determinada por las especies dominantes distribuidas en distintos tipos de suelo (Herrera 1996; Herrera y Finegan 1997; Finegan y Delgado 2000). Por otro lado, la composición florística en los bosques secundarios, puede ser acelerada por la presencia de árboles remanentes que sirven como sombrilla para la sobrevivencia de plántulas esciófitas y refugios de aves frugívoras (Guevara *et al.* 1986).

Al parecer muchos bosques secundarios y entre ellos dos tipos de bosque en estudio, figuradas en la tercera etapa de la sucesión, poseen muchas especies heliófitas durables que dominan el dosel superior del bosque y que en su mayoría son individuos de especies maderables de valor comercial (Finegan 1992; Ferreira *et al.* 2002). En general se apreciaron cambios marcados en la composición florística en ambos tipos de bosque debido al ingreso de especies más tolerante a la sombra y a la decadencia de especies dominantes y por consiguiente el establecimiento de especies colonizadores de claros.

5.1.1.5 Riqueza y diversidad

La mayor riqueza y diversidad de especies $dap \geq 10$ cm, se encontró en muestras de 0.24 ha en el BC mientras que fue menor la encontrada en el BV (Cuadro 9). Ambos tipos de bosque son diferentes estadísticamente en riqueza y diversidad para los años analizados. Estas diferencias en riqueza, puede ser debido a que el establecimiento de los especies reclutas (individuos con $dap \geq 10$ cm), es afectada por las preferencias en las características de la topografía elevada y suelos de alta acidez en el BV (Herrera y Finegan 1997).

Cuadro 9. Promedios y desviación estándar (DS) de riqueza y diversidad, individuos $dap \geq 10$ cm en 0.24ha para los dos tipos de bosque en el bosque secundario Florencia, San Carlos, Costa Rica.

Tipo de bosque /Período	Riqueza de especies	Fisher α	Shannon (H)	Simpson
1998				
BC	33 (6.8)	14.9 (5.8)	2.73 (0.35)	0.108 (0.05)
BV	19 (3.5)	6.7 (2.2)	1.76 (0.31)	0.329 (0.10)
Prob >/t/	0.0039	0.0315	0.0014	0.0027
2001				
BC	36 (7.7)	17.8 (7.4)	2.89 (0.43)	0.092 (0.06)
BV	20 (3.5)	7.2 (2.2)	1.85 (0.25)	0.295 (0.08)
Prob >/t/	0.0031	0.0295	0.0017	0.0015
2003				
BC	37 (7.3)	18.9 (7.9)	2.99(0.42)	0.082 (0.05)
BV	21(3.8)	7.7 (2.5)	1.93 (0.25)	0.271 (0.06)
Prob > t	0.0029	0.0314	0.0013	0.0009

P < 0.05 y < 0.1 ns; no significativo

La riqueza de especies se incrementa en ambos tipos de bosque a lo largo de la sucesión y a su vez los índices de diversidad revelaron que los bosques se vuelven más diversos. Los índices de diversidad calculados en las parcelas de 0.24 ha son un indicador de la paulatina recuperación de

la diversidad de ambos tipos de bosque. Los índices de diversidad en este estudio no son comparables con los obtenidos en parcelas del mismo tamaño establecidas en un bosque primario en Tirimbina (base de datos del Departamento Medio Ambiente y Desarrollo, CATIE). Los valores del índice de diversidad se debe tomar con cuidado ya que varía en el tiempo, ya sea por la alteración en la riqueza de especies, cambios en equidad de la abundancia de especies y/o por la fusión de ambos elementos (Delgado *et al.* 1997).

El patrón de la riqueza y diversidad en los 5 años de estudio coincide con otros autores, que han hecho estudios en bosques secundarios mayores a 10 años de edad (Redondo *et al.* 2001; Aide *et al.* 1996; Finegan 1996). También otros autores, a manera de generalizar, mencionan que la acumulación rápida de especies vegetales en los bosques secundarios neotropicales, la riqueza de especies antes de alcanzar los 80 años, sería comparable con a la de bosques maduros, (Brown y Lugo 1990). Aunque suena optimista la generalización de aumento de la riqueza en bosques secundarios, para Finegan (1996) puede ser hasta peligroso usar la riqueza como medida de la recuperación de la biodiversidad porque se desconoce el grado de la variación en la composición florística y diversidad de bosques secundarios y su efecto de las condiciones en el sitio.

5.1.1.6 Dinámica estructural de las poblaciones individuales de especies comunes

Los interpretación de la composición florística nos da una idea de las especies que marcaron los cambios en la vegetación por tipo de bosque. Para un mejor entendimiento del comportamiento de las especies se analizó los patrones dinámicos a nivel de la poblaciones individuales de especies, se realizó a través del cambio en tamaño de la poblaciones por el flujo del reclutamiento y mortalidad (Cuadro 10). Para estos cambios temporales en el tamaño de la población se asignaron categorías propuestas por Finegan y Guillen (Finegan 1997)

Cuadro 10. Cambios de tamaños de las poblaciones de las especies comunes, en 8 años de estudio por tipo de bosque. Según la categoría poblacional: población decadente (D); población estática (E) y población creciente (C). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Bosque	N Inicial	Reclutas	Muertos	N Final	Categoría
Cordia	1995	acumulados	acumulados	2003	Poblacional

Especies

<i>Cordia alliodora</i>	118	1	14	105	D
<i>Dendropanax arboreus</i>	34	18	1	51	C
<i>Rollinia pittieri</i>	30	1	1	30	E
<i>Vochysia ferruginea</i>	21	14	1	34	C
<i>Xylopia sericophylla</i>	13	4	0	17	E
<i>Vernonia triflosculosa</i>	97	20	56	61	D

Bosque	N Inicial	Reclutas	Muertos	N Final	Categoría
Vochysia	1995	acumulados	acumulados	2003	Poblacional

Especies

<i>Cordia alliodora</i>	25	1	1	25	E
<i>Dendropanax arboreus</i>	18	11	1	28	C
<i>Rollinia pittieri</i>	8	0	1	7	E
<i>Vochysia ferruginea</i>	325	12	42	290	D
<i>Xylopia sericophylla</i>	64	49	2	111	C
<i>Vernonia triflosculosa</i>	13	6	5	14	E

En los 8 años de estudio (1995-2003), la población de *Cordia* en el BC se presentó decadente por la carencia de reclutas acompañado por una cantidad de muertos en la población de *Cordia*, mientras que la población fue estática en el BV. Al parecer, en la medida que se cierra el dosel del bosque, se dificulta el establecimiento de su regeneración natural (Lang y Knigh 1983; Finegan 1996). En cambio, la población de *Vochysia* fue creciente en el BC a diferencia de su población decadente en el BV. Esto podría explicarse por la competencia que existe en espacio y

recursos (luz y nutrientes del suelo) entre individuos de la especie *Vochysia* localizados en el BV. Por su parte, la población de *Dendropanax* en el ambos tipos de bosque, respondió de una manera creciente debido a un mayor número de reclutas con respecto a la menor cantidad de árboles muertos. Por otro lado, la población de *Rollinia pittieri* permaneció estática en ambos tipos de bosque y de una manera similar ocurrió con la población de *Vernonia* en el BV mientras que esta población fue decadente en el BC. Por su parte, la población de *Xylopia* se mantuvo estática en el BC mientras que fue creciente en el BV.

La dinámica de estas poblaciones individuales particularmente de las especies heliófitas durables, fue diferente en ambos tipos de bosque. Así por ejemplo, la población de *Cordia alliodora* careció de reclutas, similar patrón fue observado en el estudio por Lang y Knight (1983), este autor y otros autores, plantean que las plántulas de esta especie no son capaces de crecer bajo sombra (Finegan, 1992; Guariguata 1999). El mismo comportamiento ocurre con la especie de *Vochysia* aunque se observó abundante regeneración (observaciones personales), pareciera ser que estas plántulas mueren antes de alcanzar el diámetro de 10 cm. Sin embargo, el comportamiento de la población de *Vochysia* en el BC fue diferente que el BV por la mayor cantidad de reclutas, esto podría ser el resultado de una competencia intra-específica en el BV.

Al término de la decadencia de las especies dominantes en el dosel superior del bosque secundario en estudio como *Cordia* y *Vochysia*, podrían ser sustituidas por la especie *Dendropanax arboreus* y *Xylopia sericohylla* en ambos tipos de bosque. La sustitución de la población *Dendropanax*, podría ser temporal, debido a esta especie sólo se ha encontrado habitando en el sub- dosel del bosque primario (Lieberman *et al.* 1985; Lieberman y Lieberman 1987).

El cambio de tamaño de las poblaciones individuales se vio afectadas por el flujo del número de reclutas y la cantidad árboles muertos. Este cambió de tamaño en las poblaciones individuales repercutió en el área basal. Por ello, se realizó una descripción más detallada de los cambios estructurales en las poblaciones individuales de las especies comunes basada en su distribución diamétrica. Las poblaciones individuales de las especies *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea* y *Rollinia pittieri* a diferencia del resto de las especies, mostraron una buena distribución diamétrica aunque la mayoría de los árboles se concentraron en las clases menores (Cuadro 11 y 12).

Cuadro 11. Cambios estructurales en número de árboles y área basal por clases diamétrica, dap \geq 10 cm, de las especies comunes en el BC, entre inicio (1995) y final (2003). Bosque secundario Florencia; Costa Rica

	Número de árboles por clases diamétricas					N Total (N°ind./ha)	G total (m ² / ha)
	10-19	20-29	30-39	40-49	50+		
Bosque de Cordia	N	N	N	N	N		
<i>Cordia alliodora</i> (inicio)	48	36	11	2	1	98(77)	4.1 (1.7)
<i>Cordia alliodora</i> (final)	32	36	17	1	2	88(77)	4.4 (2.5)
<i>Vochysia ferruginea</i> (inicio)	9	3	1	3	1	18(14)	1.1 (0.4)
<i>Vochysia ferruginea</i> (final)	14	6	3	2	3	28(22)	1.9 (1.2)
<i>Dendropanax arboreus</i> (inicio)	22	6				28 (13)	0.6 (0.4)
<i>Dendropanax arboreus</i> (final)	29	11	2			42(19)	1.2 (0.6)
<i>Vernonia triflosculosa</i> (inicio)	81					81(43)	0.9 (0.6)
<i>Vernonia triflosculosa</i> (final)	51					51(34)	0.6 (0.4)
<i>Rollinia pittieri</i> (inicio)	8	13	2	2		25(12)	1.3 (0.6)
<i>Rollinia pittieri</i> (final)	7	9	7	2		25(13)	1.5 (0.5)
<i>Xylopia sericophilla</i> (inicio)	8	3				11(7)	0.3 (0.2)
<i>Xylopia sericophilla</i> (final)	7	7				14(13)	0.4 (0.4)

Al término de los 8 años de estudio (de 1995 a 2003), las especies *Cordia alliodora* y *Vernonia triflosculosa* disminuyeron el tamaño de su población por el 10% y 37% respectivamente. No obstante, aumentó el área basal de *Cordia* por el 7% mientras que disminuyó el de *Vernonia* por el 33%. Entre otras especies que aumentaron de área basal y el tamaño de sus poblaciones, se

tiene a *Vochysia ferruginea*, *Dendropanax arboreus* y *Xylopia sericophylla*. Por otro lado, lado aumentó el área basal de *Rollinia pittieri* pero mantuvo el tamaño de su población inicial (1995).

Por otro lado, el mismo grupo de especies esta vez establecidas en el BV (Cuadro 12), la población de *V. ferruginea* aunque se encontró en declinación, tiende a mantener una buena distribución diamétrica mientras que fue diferente en la población de *Xylopia sericophylla* al igual que en la población de *Dendropanax arboreus*. A pesar de la variación en abundancia de las poblaciones individuales de las especies comunes, se observó un cambio de incremento positivo respecto al área basal.

Cuadro 12. Cambios estructurales en número de árboles y área basal por clases diamétrica, $dap \geq 10$ cm, de las especies comunes en el BV, entre el inicio (1995) y el final (2003). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Bosques de Vochysia	N° de árboles por clases diamétricas					N Total (N° ind./ha)	G Total (m ² /ha)
	10-19 N	20-29 N	30-39 N	40-49 N	50+ N		
<i>Vochysia ferruginea</i> (inicio)	125	91	42	11	2	271(107)	12.6 (4.5)
<i>Vochysia ferruginea</i> (final)	82	70	62	20	7	242 (73)	15.1 (4.6)
<i>Xylopia sericophylla</i> (inicio)	52	1				53 (29)	0.7 (0.5)
<i>Xylopia sericophylla</i> (final)	87	6				92 (31)	1.5 (0.5)
<i>Dendropanax arboreus</i> (inicio)	12	3				15 (13)	0.3 (0.3)
<i>Dendropanax arboreus</i> (final)	20	2	1			23 (16)	0.5 (0.4)
<i>Cordia alliodora</i> (inicio)	11	6	3	1		21 (14)	1.0 (0.4)
<i>Cordia alliodora</i> (final)	8	7	5	2		21 (13)	1.1 (0.5)
<i>Vernonia triflosculosa</i> (inicio)	11					11 (9)	0.5 (0.1)
<i>Vernonia triflosculosa</i> (final)	12					12 (9)	0.1 (0.1)
<i>Rollinia pittieri</i> (inicio)	6	1				7 (2)	0.1 (0.1)
<i>Rollinia pittieri</i> (final)	5		1			6 (2)	0.2 (0.1)

Los valores en número de árboles y de área basal de las poblaciones individuales de *Cordia* y *Vochysia* fueron sometidos a comparaciones estadísticas para los años 1995 y 2003. Para el año

1995, de la comparación en número de árboles de la especie *Cordia alliodora*, no se encontraron diferencias estadística ($P > 0.058$) pero ocurrió lo contrario en área basal donde sí hubieron diferencias estadística ($P < 0.014$). Para el año 2003, de igual manera no se detectó diferencias estadísticas ($P > 0.09$) entre el número de árboles pero mantuvo diferencias estadísticas ($P < 0.02$) en área basal. Por su parte, *V. ferruginea* en términos del número de árboles había diferencias significativas ($P < 0.006$) y en área basal ($P < 0.001$) para el año 1995; y similares resultados para el año 2003. Con el resto de las especies no se realizó comparaciones estadísticas por la escasez de datos. Al hacer este análisis, se ha podido apreciar el comportamiento individual de las poblaciones de las especies individuales en ambos tipos de bosque, (Lang y Knight, 1983). En general, el número de árboles distribuido según el tamaño de los árboles en cada población individual de las especies comunes, nos da una idea del paso de un árbol de una clase diamétrica a otra y también del potencial productivo en términos de área basal.

5.2 Estudio de un experimento silvicultural en el bosque secundario Florencia

5.2.1 Efecto del tratamiento sobre la estructura horizontal

5.2.1.1 Abundancia y área basal por tratamiento

Para analizar el efecto del tratamiento sobre la estructura en términos de densidad (número de árboles para $dap \geq 10$ cm) y el área basal por tratamiento (rodal tratado y rodal testigo), se tomaron los datos obtenidos de las mediciones antes del tratamiento aplicado en 1993 y después del tratamiento las mediciones de 1994, 1995, 1998, 2001 y 2003. Por el diseño de parcelas en parejas fue posible hacer comparaciones de medias para muestras pareadas a través de la prueba de "*t*" de Student entre el rodal testigo y el rodal tratado. En ambos rodales, se aprecia como ha cambiado durante los 10 años de estudio en términos de densidad y área basal (Cuadro 13 y 14).

Cuadro 13. Comparaciones del número de árboles por hectárea ($dap \geq 10$ cm) entre el rodal testigo y tratado según años de medición. Bosque Florencia, Costa Rica

Años	N individuos/ha		Total
	Testigo	Tratado	
1993	441 (± 123)	547 (± 93)	0.1675
1994	434 (± 114)	371 (± 73)	0.2329
1995	440 (± 114)	375 (± 66)	0.2203
1998	445 (± 119)	435 (± 71)	0.8193
2001	448 (± 96)	473 (± 77)	0.5311
2003	443 (± 86)	504 (± 74)	0.2365

*Comparaciones "t" de Student para muestras pareadas variable

N 1994: reducida por el tratamiento

En los 10 años de estudio, no se detectaron diferencias significativas en términos de densidad entre el rodal tratado y testigo. Del número total de individuos en el rodal tratado para el año 2003, se tiene más del 50% (205 individuos/ha) con valor comercial y menos del 45% (181 individuos/ ha) en el rodal testigo. De estos árboles comerciales en el rodal tratado, las especies más abundantes fueron *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora* (Véase sección 5.2.1.4)

En cuanto al área basal se presentó un aumento ascendente conforme aumenta la edad de desarrollo de la sucesión en ambos rodales. Aunque se apreció una tendencia ascendente en área basal no se encontraron diferencias significativas en todos los años de medición entre el rodal testigo y rodal tratado (Cuadro 14). Antes del tratamiento (1993), el área basal total en el rodal tratado a diferencia del rodal testigo, fue mayor debido a la mayor cantidad de árboles pequeños y menor cantidad los árboles entre dap 30 cm y 40 cm (Véase Figura 2). No obstante, debido al tratamiento aplicado en 1994, se redujo el 24% (3.97 m²/ha) del total de área basal

Cuadro 14. Comparaciones en área basal entre el rodal testigo y tratado para diferentes años de medición. Bosque Florencia, Costa Rica

Años	Area basal (G m ² /ha)		Total
	Testigo	Tratado	
1993	13.8 (± 3.7)	16.1 (± 4.0)	0.1720
1994	14.2 (± 3.8)	12.3 (± 2.8)	0.2358
1995	14.7 (± 3.7)	13.0 (± 2.9)	0.2492
1998	15.7 (± 3.8)	15.0 (± 2.6)	0.5927
2001	16.8 (± 3.3)	16.8 (±3.1)	0.9644
2003	17.2 (± 2.8)	18.1 (±3.3)	0.3386

*Comparaciones "t" de Student para datos pareado; G 1994 es reducida debida tratamiento

Del total de área basal en el rodal tratado en el año 2003, un 62% (11, 3 m²/ha) fue área basal comercial mientras que un 73% (12.6 m²/ha) de área basal comercial se registró en el rodal testigo.

Después del tratamiento (1994-2003), el rodal tratado aumentó en un 36% en número de árboles y aumentó por el 47% en área basal mientras que en el rodal testigo solo por el 2% y en área basal el 21% (Cuadro 13 y 14). Estos resultados sugieren que en el rodal tratado el crecimiento relativo en área basal fue mayor por el 26% en comparación con el rodal testigo. Del 47% de aumento en área basal en el rodal tratado (5.8 m²/ha), vemos que el 26% (1.5 m²/ha) correspondió a los árboles comerciales y del 21% (3 m²/ha) de aumento en área basal en el rodal testigo, el 83% correspondió a árboles comerciales.

La distribución diamétrica del número de árboles en ambos rodales, nos da una idea de como ha evolucionado durante los 10 años de estudio, el desarrollo de esta distribución de tipo "j" invertida con una alta concentración de árboles en la primera clase (Figura 2).

Las poblaciones agrupadas en clases diamétricas entre el rodal tratado y el rodal testigo antes del tratamiento (1993), mostraron diferencias significativas ($P = 5.90$, $t = 0.027$) entre el número de

árboles en la clase diamétrica 10-19 cm mientras que después del tratamiento (1994) no se alcanzó a detectar diferencia significativa ($P= 1.11$ $t= 0.348$), con la excepción de la última medición en el año 2003, es decir 8 años después del tratamiento, se volvió a detectar diferencias estadísticas. Considerando el resto de las clases diamétricas no se detectaron diferencias estadísticas, aún cuando había mayor concentración del número de árboles en clase diamétrica de 20 cm a 40 cm en el rodal tratado. Cabe señalar que los datos expresados en número de árboles de la clase diamétrica 50+ no se sometieron a pruebas estadísticas por la falta de datos.

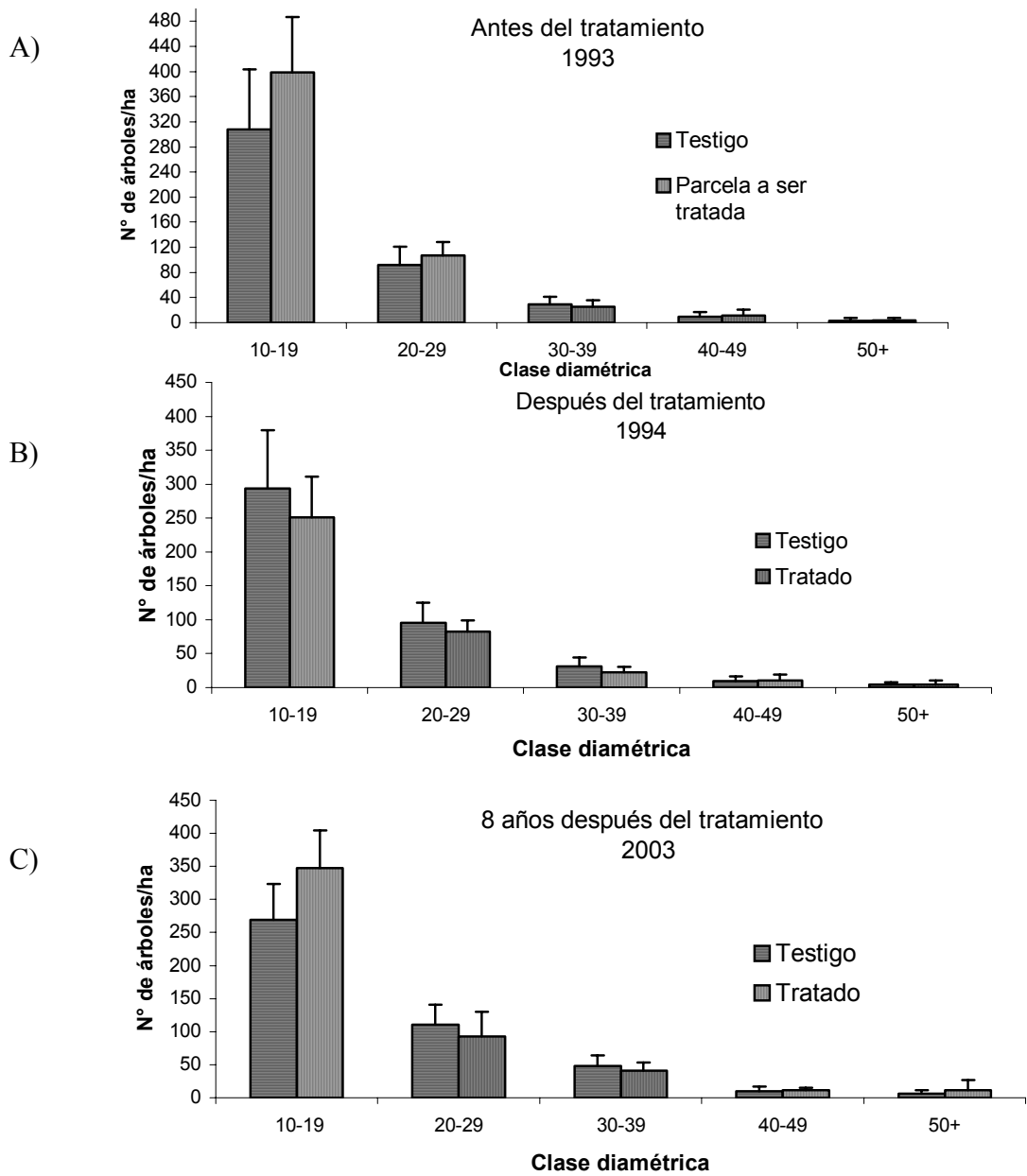


Figura 2. Comparación entre el número de árboles/ha por clases diamétricas, $dap \geq 10$ cm, entre tratamiento: a) antes 1993 b) después 1994 c) 8 años después 2003, en un bosque secundario Florencia, Costa Rica

En general, la ejecución del tratamiento parece no tener ningún efecto positivo en términos de área basal pero sí en número de árboles sobre todo en el rodal tratado. Sin embargo, es posible que el efecto positivo en área basal se concentró en las poblaciones individuales que fueron para la futura cosecha, los cuales estudiaremos más adelante. Por su parte, el aumento en área basal y en número de árboles en el rodal testigo, se debió en mayor proporción a los individuos actualmente con valor comercial.

5.2.1.2 Crecimiento de área basal por tratamiento

Como se puede observar el crecimiento basimétrico anual absoluto y relativo para todo el período fue más alto en el rodal tratado que en el rodal testigo. No obstante, en intervalos periódicos el crecimiento de área basal mostró cambios marcados de aumento y disminución en ambos rodales (Cuadro 15)

Cuadro 15. Promedios de incremento en área basal en m²/ha/año absoluto y relativo entre tratamiento, para diferentes períodos de los árboles dap \geq 10 cm Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Crecimiento de área basal (G m ² /ha/año) de todos los árboles										
Período	G absoluto				G relativo (%)					
	Testigo	DS	Tratado	DS	P> /t/	Testigo	DS	Tratado	DS	P> /t/
94-95	0.48	(0.19)	0.65	(0.65)	ns	3.6	(1.9)	5.4	(1.8)	ns
95-98	0.34	(0.08)	0.66	(0.15)	*	2.4	(0.7)	5.5	(2.6)	*
98-01	0.35	(0.26)	0.62	(0.35)	ns	2.5	(2.0)	4.2	(2.3)	ns
01-03	0.21	(0.35)	0.64	(0.20)	*	1.5	(2.1)	3.9	(1.4)	*
94-03	0.33	(0.18)	0.64	(0.21)	*	2.6	(1.7)	5.5	(2.6)	*

* =P< 0.05; ns = significativo: Prueba de "t" de Student para datos pareados; Desviación standard (DS)

El crecimiento basimétrico entre el rodal tratado y el rodal testigo para el primer y tercer período no fue diferente estadísticamente mientras que para el segundo período y el cuarto período sí fue diferente significativamente. El hecho de no haber encontrado diferencias estadísticas en dos

periodos podría ser explicado por la alta variación en las parcelas tratadas, lo cual refleja que algunos individuos crecieron más rápidos a diferencia de otros que crecieron más lentos. El mayor crecimiento basimétrico en el rodal testigo y en el rodal tratado, se concentró en los dos primeros períodos con relación a los otros dos períodos. Se observó una declinación del crecimiento basimétrico conforme aumentó la edad del rodal, aunque en el rodal tratado se presentó un ligero aumento en el período (95-98). Esto podría deberse al efecto del tratamiento sobre el crecimiento en los primeros años pero posteriormente disminuyó, tal vez porque al cerrarse el dosel de los árboles se dio una fuerte competencia, principalmente entre los individuos ubicados en la clase diamétrica 20-29 y 30-39 cm. Hutchinson (1993), relata que en bosques secundarios, el aumento de la tasa relativa de crecimiento de los individuos esta en función de la competencia por iluminación. Este mismo autor, reveló el efecto positivo sobre el crecimiento en área basal de un bosque secundario de 40 años de edad (Hutchinson, 1993). El crecimiento basimétrico anual registrado en el rodal tratado sugiere que por la aplicación del tratamiento se redujo la competencia por iluminación y estimuló el crecimiento en área basal de algunos árboles que se encontraban suprimidos o en el dosel medio. No obstante, se observó que 8 años después de la intervención, el rodal tratado mostró un elevado porcentajes de árboles con lateral o ninguna iluminación, lo que parece indicar una fuerte competencia por el recurso de luz (Véase Anexo 7)

5.2.1.3 Cambios estructurales a nivel de rodal por tratamiento

Se realizó un análisis de los cambios estructurales en el rodal testigo y en el rodal tratado separando la mortalidad por causa "natural" y la afectada por el tratamiento (Cuadro 16). Durante los diez años de monitoreo (93-03), de la población inicial en el rodal testigo, el 27% de los individuos murieron mientras que el reclutamiento significó el 27.5%, tan sólo mostrando un ligero cambio del 0.5%, es decir, la población permaneció en equilibrio, en cambio se observó un

aumentó del 25% en área basal. Este aumento de 3.3 m²/ha en el rodal testigo significa un aporte del 7% debido al reclutamiento y el 92% por el área basal de los árboles sobrevivientes al final del estudio. Del reclutamiento total en el rodal testigo, el 28% correspondió a la especie *Xylopia sericophylla* y el 17% a *Vernonia triflosculosa* y a su vez del total de mortalidad, el 38%, se atribuyó a esta especie *Vernonia*, el 12% desconocido y el 50% al resto de las especies (Véase Anexo 5a). La especie de *Vernonia* es un arbusto que mayormente se la encuentra creciendo en el dosel intermedio del bosque húmedo en Costa Rica (Comunicación personal con Finegan).

Cuadro 16. Cambios en el número de individuos y área basal ($dap \geq 10$ cm), en la población del rodal testigo y rodal tratado, durante 10 años, en un área total de parcelas de 1.2 ha en el Bosque secundario Florencia, Costa Rica

Rodal testigo	Total N_1993	C+T*	Recluta	Muertos	Sobrevivientes 2003	Total N_2003	Cambio
N° individuos	423	-	117	115	308	425	2 (0.45%)
Area basal (m ²)	13.2	-	1.2	3.1	15.3	16.5	3.3 (25%)
Rodal tratada	Total N_1993	C+T*	Recluta	Muertos	Sobrevivientes 2003	Total N_2003	Cambio
N° individuos	525	156 (30%)	202	87	286	488	-39 (-7.0%)
Area basal (m ²)	15.4	3.9 (25%)	1.0	1.3	16.3	17.3	1.9 (12%)

* C= arboles anillados, T= árboles talados

De la población original en el rodal tratado, el 30% de los árboles se redujo por el tratamiento y la población tratada quedó con 369 árboles y de estos el 23% de los árboles murieron naturalmente mientras que significó el 41% de ingreso (reclutas) a la población final hasta el 2003. Estos resultados sugieren que a pesar de la intervención silvicultural en la población tratada se produjo un cambio de aumento en el tamaño de la población debida por el alto reclutamiento. El efecto de aumento fue más relevante en área basal, aún cuando el área basal pérdida por

muerte natural fue levemente mayor que el ingreso de área basal se observó que una ganancia en el rodal tratado. Esto pareciera ser que algunos individuos respondieron con un mayor crecimiento en diámetro a l intervención silvicultural.

Este cambio en la población se produjo por la cantidad de reclutas y la cantidad de muertos en ambos rodales. Del reclutamiento total en el rodal tratado, el 26% correspondió a la especie *Xylopia sericophylla*, el 22% a *Dendropanax arboreus* y el 16 % a *Vochysia ferruginea* *Vernonia triflosculosa* mientras que el 18% del total de mortalidad correspondió a *Vernonia triflosculosa*, el 13 % *Miconia* sp y *Vochysia ferruginea* el 46% al resto de las especies (Véase Anexo 5b). La especie de *Miconia* es un arbusto que mayormente se la encuentra creciendo en el tanto en los potreros abandonados como en dosel intermedio del bosque húmedo en Costa Rica (Comunicación personal con Finegan).

Al parecer el tratamiento, provocó un mayor reclutamiento en el rodal tratado que en el rodal testigo (Cuadro 17). Las comparaciones entre los valores absolutos del reclutamiento acumulado en todo el período (93-03), indicaron diferencias significativas ($P < 0.03$) con 29 árboles en el rodal testigo y 51 árboles en el rodal tratado. El reclutamiento cambió temporalmente, ya que se encontraron diferencias significativas en el año 1998 y el 2003 mientras no se las encontró en el 2001. Quizás se debió a la poca potencia de la prueba estadística y/o por la falta de una mayor repetición de las unidades experimentales.

Cuadro 17. Comparación del reclutamiento en el rodal testigo y rodal tratado (cifras promedios de 0.24 ha). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Período	93-94	94-95	95-98	98-01	01-03	Reclutamiento Acumulado
Parcelas testigo	2 (\pm 3)	3 (\pm 1)	9 (\pm 3)	12 (\pm 2)	4 (\pm 3)	29 (\pm 6)
Parcelas tratadas	1 (\pm 1)	2 (\pm 2)	19 (\pm 8)	16 (\pm 3)	12 (\pm 1)	51 (\pm 12)
Prueba de /t/	ns	ns	*	ns	*	*

La tasa anual de mortalidad estimada en las parcelas tratadas y testigo, se calculó sobre la base del modelo logarítmico Lieberman y Lieberman (1987). La tasa anual estimada del período (1993-2003) no muestra diferencias significativas entre el rodal tratado y el rodal testigo, al igual que para ninguno de los periodos considerado (Cuadro 18). Numéricamente se evidencia que la tasa anual de mortalidad fue mayor en las parcelas tratadas entre período antes y durante el tratamiento (1993-1994), después de este período las tasas anuales fueron más bajas que en las parcelas testigo.

Cuadro 18. Tasa promedio anual de mortalidad natural (M%), desviación estándar (DS) y coeficientes de variación (CV) para seis periodos de evaluación en el rodal testigo rodal tratado (Según modelo Lieberman y Lieberman 1987). Bosque Florencia, Costa Rica

	N_i^*	Tasa anual de mortalidad		
		M %	DS	CV
93-94				
Testigo	423	3.5	1.8	51.5
Tratado	369**	5.5	5.9	106.5
P > /t/		0.44		
94-95				
Testigo	408	1.9	1.7	90.7
Tratado	351	1.9	1.5	79.2
P < /t/		0.94		
95-98				
Testigo	400	3.6	2.6	71.6
Tratado	344	2.4	2.9	124.4
P < /t/		0.37		
98-01				
Testigo	371	4.1	2.9	72.1
Tratado	326	2.9	0.6	20.8
P < /t/		0.40		
01-03				
Testigo	328	3.0	1.9	63.8
Tratado	298	2.7	1.3	46.4
P < /t/		0.75		
93-03				
Testigo	423	3.4	1.5	42.7
Tratado	369**	2.9	0.7	25.1
P < /t/		0.55		

* N_i oblación inicial de árboles vivos;

** N_i 1993 excluye los árboles cortados y anillados

M % según Lieberman y Lieberman (1987)

La tasa anual promedio de todo el periodo (1993 a 2003) fue más alta en el rodal testigo con 3.4 % con una fluctuación de 1.9% a 4.9% que en el rodal tratado con 2.9 % y una desviación de 1.9% y 3.8%. Las tasas mortalidad tanto del rodal testigo y del rodal tratado caen dentro del rango de 1% a 5% registrado para bosques tropicales que han sufrido disturbios (Alder 1995). Por otro lado, están por encima de 2.03% encontrada para bosques sin intervenir en "La Selva" (Peralta *et al.* 1987)

Las posibles causas de la mortalidad del bosque en estudio en la tercera fase de sucesión, son muy complejas, ya que pueden ser atribuido a la competencia y a la habilidad de las especies en aprovechar sus recursos y a factores ambientales. Por otro lado, es muy probable que la mayor mortalidad se debió a la competencia por el acceso al recurso luz, dado que la mayor parte de la mortalidad ocurrió con los árboles ubicados en las clases diamétricas menores tanto en el rodal testigo y en menor magnitud en el rodal tratado (Cuadro 19).

Cuadro 19. Mortalidad "natural" del número de árboles por hectárea ($dap \geq 10$ cm), por clase diamétrica en el rodal testigo y rodal tratado, durante 10 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Parcelas testigo				Parcelas tratadas		
Clases diamétricas	Mortalidad natural (1994-2003)					
	N_1994	M	M %*	N_1994	M	M%
10-19	285	86	30	241	55	22
20-29	92	9	10	79	11	14
30-39	30	4	13	22	0	0
40-49	9	1	11	10	2	20
50 +	4	0	0	4	1	25

* M%= calculado como la división entre el número de árboles muertos y el N 1994 x 100 por clase diamétrica

En el rodal testigo, la mayor mortalidad de los árboles pequeños posiblemente se debió a que la copa de estos árboles no disponían de buena iluminación. Por su parte, fue menor la mortalidad

de los árboles pequeños en el rodal tratado, lo cual se puede atribuir a la abertura del dosel (en 1994 después del tratamiento) y además por la muerte de los pocos árboles mayores de 40 cm de dap. El porcentaje de mortalidad por clases diamétrica es lo que se esperaría en estos rodales secundarios, y aún más destacados son los cambios cuando el rodal ha sufrido una intervención silvicultural. Por ejemplo, se observó un mayor reclutamiento a diferencia de la baja mortalidad (Véase acápite 5.2.1.3), aunque sí la mortalidad se debe a los árboles grandes, esto podría ocasionar un sesgo a la hora de considerar el crecimiento de área basal a nivel del rodal.

5.2.1.4 Dinámica de las poblaciones de especies comunes

De las siete poblaciones individuales de especie comunes, cinco especies fueron seleccionadas para la futura cosecha tales como: *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea*, *Rollinia pittieri*, *Xylopia sericophylla* y *Vochysia guatemalensis*. El cambio de tamaño en estas poblaciones por tratamiento, nos describe el patrón dinámico provocados por la mortalidad y el reclutamiento de cada especie (Cuadro 20). Al analizar estos cambios poblacionales, se encontró la decadencia de la población de *Cordia alliodora* en ambos tratamiento. Este disminuido cambio de la población provocado por la carencia de reclutas (ingreso) aún cuando se hizo un tratamiento silvicultural, lo que nos sugiere que la población perecerá en unos años más. Las poblaciones de *Xylopia sericophylla* y *Dendropanax arboreus* se presentaron creciente. En el caso de *Xylopia* pareciera que toleran la sombra dado que se observó muchos reclutas en ambos tratamientos y en el caso de *Dendropanax* pareciera responder al tratamiento debido al elevado reclutamiento registrado en el rodal tratado. El resto de las poblaciones permanecieron estática incluyendo a *Vochysia ferruginea* tanto en el rodal testigo como en el rodal tratado. Estos resultados sugieren no existe competencia intraespecífica en la población de *Vochysia* por tratamiento, debido a que no existe

una alta abundancia de *Vochysia* como la registrada en el Bosque de *Vochysia* (Véase sección 5.1.1.6).

Cuadro 20. Cambios en el tamaño de las poblaciones de las especies más comunes durante 10 años de estudio: a) rodal testigo y b) rodal tratado. D= Decadente E= Estática y C = Creciente. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

a) Testigo	N Inicial 1993	Reclutamiento	Mortalidad	N final 2003	Categoría Poblacional
Especies					
<i>Vochysia ferruginea</i>	99	6	2	103	E
<i>Cordia alliodora</i>	39	1	6	34	D
<i>Rollinia pittieri</i>	12	1	2	11	E
<i>Vochysia guatemalensis</i>	8	2	2	8	E
<i>Xylopia sericophylla</i>	22	28	2	48	C
<i>Dendropanax arboreus</i>	18	8	1	25	C
<i>Vernonia triflosculosa</i>	52	17	38	31	D
b) Tratado	N_inicial 1993-994*	Reclutamiento	Mortalidad	N final 2003	Categoría poblacional
Especies				N	
<i>Vochysia ferruginea</i>	115	16	13	118	E
<i>Cordia alliodora</i>	42	3	9	36	D
<i>Rollinia pittieri</i>	19	4	2	21	E
<i>Vochysia guatemalensis</i>	18	4	0	22	E
<i>Xylopia sericophylla</i>	12	26	0	38	C
<i>Dendropanax arboreus</i>	16	22	0	38	C
<i>Vernonia triflosculosa</i>	28	15	18	25	E

* Población de 1994 después del tratamiento

Estos cambios provocados por los efectos del reclutamiento y mortalidad repercutió sobre los parámetros estructurales de las poblaciones de las especies comunes. Las comparaciones estadísticas de las variables en número de árboles y área basal entre poblaciones de las especies comunes en el rodal testigo y el rodal tratado no fueron posibles debido a la alta variación de la distribución de árboles por parcela. No obstante, para tener una idea de como ha evolucionado el desarrollo estructural de las poblaciones de las especies comunes en el rodal tratado, se consideró las variables de respuesta en número de árboles y área basal por hectárea (Cuadro 21). Desde el inicio estudio, se destaca que las poblaciones de *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis* presentaron árboles distribuidos en las cinco clases diamétricas y que en el transcurso de los 8 años después de aplicado el tratamiento, se observó un aumento de árboles de *Vochysia* en todas las clases diamétricas mientras que la población de *Cordia* careció de reclutas lo cual disminuyó el número de árboles en la primera clase diamétrica y en el caso de la población de *Vochysia guatemalensis* varió en número de árboles por clase diamétrica con una marcada ausencia de árboles en clase diamétrica 40-49 cm. Por otro lado, el resultado en área basal se presentó un aumento de forma ascendente para todas las poblaciones de las especies comunes.

Cuadro 21. Cambio en estructura expresada en promedios del número de árboles/ha y área basal/ha de las especies comunes en las parcelas tratadas; a) inicio en 1993 y b) después de aplicado el tratamiento 1994 c) final del estudio 2003. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Parcelas tratadas	10-19	20-29	30-39	40-49	50+	N Total (N° ind./ha)	G Total (m ² /ha)
	N	N	N	N	N		
<i>Vochysia ferruginea</i> (a)	113	52	13	5	2	184	7.0
<i>Vochysia ferruginea</i> (b)	56	38	15	4	3	116	5.6
<i>Vochysia ferruginea</i> (c)	50	33	26	8	5	123	7.5
<i>Cordia alliodora</i> (a)	32	18	3	0	0	53	1.7
<i>Cordia alliodora</i> (b)	23	18	1	1	0	43	1.4
<i>Cordia alliodora</i> (c)	14	21	2	1	0	38	1.5
<i>Rollinia pittieri</i> (a)	14	5	4	0	0	23	0.8
<i>Rollinia pittieri</i> (b)	9	6	4	0	0	20	0.8
<i>Rollinia pittieri</i> (c)	14	2	5	1	0	22	0.9
<i>Vochysia guatemalensis</i> (a)	10	4	2	3	1	20	1.3
<i>Vochysia guatemalensis</i> (b)	8	4	2	3	1	18	1.4
<i>Vochysia guatemalensis</i> (c)	6	5	5	0	6	22	2.7
<i>Xylopia sericophylla</i> (a)	20	0	0	0	0	20	0.3
<i>Xylopia sericophylla</i> (b)	13	0	0	0	0	13	0.3
<i>Xylopia sericophylla</i> (c)	33	6	0	0	0	39	0.8
<i>Dendropanax arboreus</i> (a)	21	4	0	0	0	25	0.4
<i>Dendropanax arboreus</i> (b)	15	1	1	0	0	17	0.4
<i>Dendropanax arboreus</i> (c)	34	4	0	1	0	40	0.9
<i>Vernonia triflosculosa</i> (a)	35	0	0	0	0	35	0.4
<i>Vernonia triflosculosa</i> (b)	28	0	0	0	0	28	0.3
<i>Vernonia triflosculosa</i> (c)	26	0	0	0	0	26	0.4

Los resultados del tratamiento silvicultural aplicado dentro del bosque "Florencia", sugieren que el tratamiento tuvo su efecto en la población de *Dendropanax* debido al mayor ingreso de reclutas comparado con el menor ingreso de reclutas en la población de esta especie en el rodal testigo

(Véase Cuadro 20). En general, el tratamiento silvicultural provocó alteraciones en las poblaciones de especies comunes por las diferencias en número de árboles y por otro lado la alta variación del aumento en área basal de las poblaciones de las especies consideradas de rápido crecimiento como *Cordia alliodora*, *Vochysia ferruginea* y *Vochysia guatemalensis*. No obstante, no se puede resumir que el tratamiento aplicado tuvo un efecto positivo en el crecimiento de área basal de los individuos seleccionados de futura cosecha de las especies *Vochysia*, *Cordia*, *Xylopia*, *Rollinia* y *Vochysia guatemalensis* debido a que el crecimiento rápido de algunas individuos de estas especies podría responder a las condiciones favorables del sitio.

5.3 Análisis del crecimiento diamétrico

5.3.1. Incremento diamétrico a nivel de rodal

5.3.1.1 Incremento diamétrico por tipo de bosque

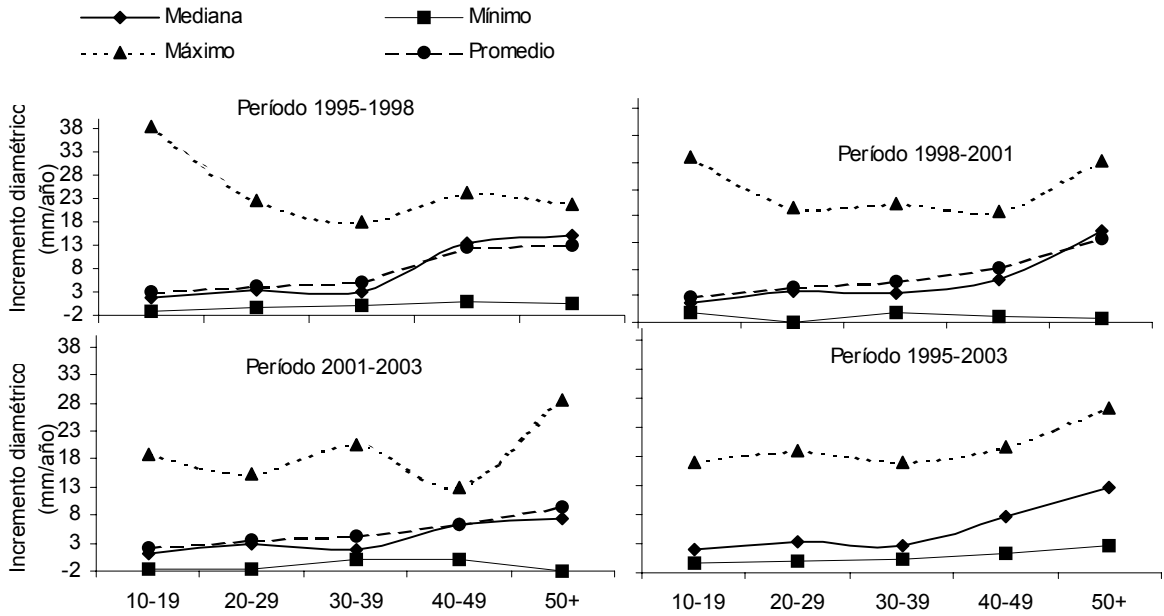
La dinámica del incremento diamétrico y sus variaciones fue observada en el tiempo por tipo de bosque. Los incrementos medianos de los individuos que sobrevivieron todo el período en el BC fueron 494 individuos y en el BV 470 individuos (Figura 3).

El incremento diamétrico se ha caracterizado a través del valor mediano, debido a que se observaron rangos muy amplios y algunas distribuciones con sesgos positivos.

La distribución del incremento responde a sesgos positivos, ya que los valores medianos son inferiores a los promedios y ambos valores están más cerca del valor mínimo que del máximo. Esto demuestra que trabajando con el promedio de los incrementos se llegaría a subestimar los individuos que crecen rápido o sobre-estimar los que crecen regular o lento (Finegan y Guillén citado en Finegan 1997), además se considera que los rangos son altos y los coeficientes de variación son elevados (Peralta *et al.* 1987; Siteo 1992).

En general, los incrementos diamétricos por tipo de bosque mostraron una extensa variación entre clases diamétricas. Los incrementos medianos anuales de las clases diamétricas entre 10 cm y 50 cm, fluctuaron entre 1.7 mm y 15 mm en el BC mientras que en el BV osciló entre 1.6mm y 8.1 mm. Estas estimaciones de crecimiento diamétrico a nivel de rodal encontrados en nuestro estudio son comparables a los valores de incremento registrado en otros bosques secundarios de la región Norte de Costa Rica (Guariguata 1999; Lang y Knight 1983). Por la propia característica del bosque secundario, los datos de crecimiento diamétrico fueron más elevado a diferencia de los valores de crecimiento obtenidos de bosques primarios (Graff. *et al.* 1999; Siteo 1992; Lieberman *et al.* 1985). Los incrementos máximos reportados de la clase diamétrica 10-19 cm fue de 38 mm en el BC y 40 mm en el BV. No obstante, se observó mucha variación en esta clase diamétrica al igual que en el resto de la clase diamétrica, a excepción de la clase diamétrica 20-29 cm que mostró poca variación en los tres período y en todo el período.

a) Bosque de Cordia



b) Bosque de Vochysia

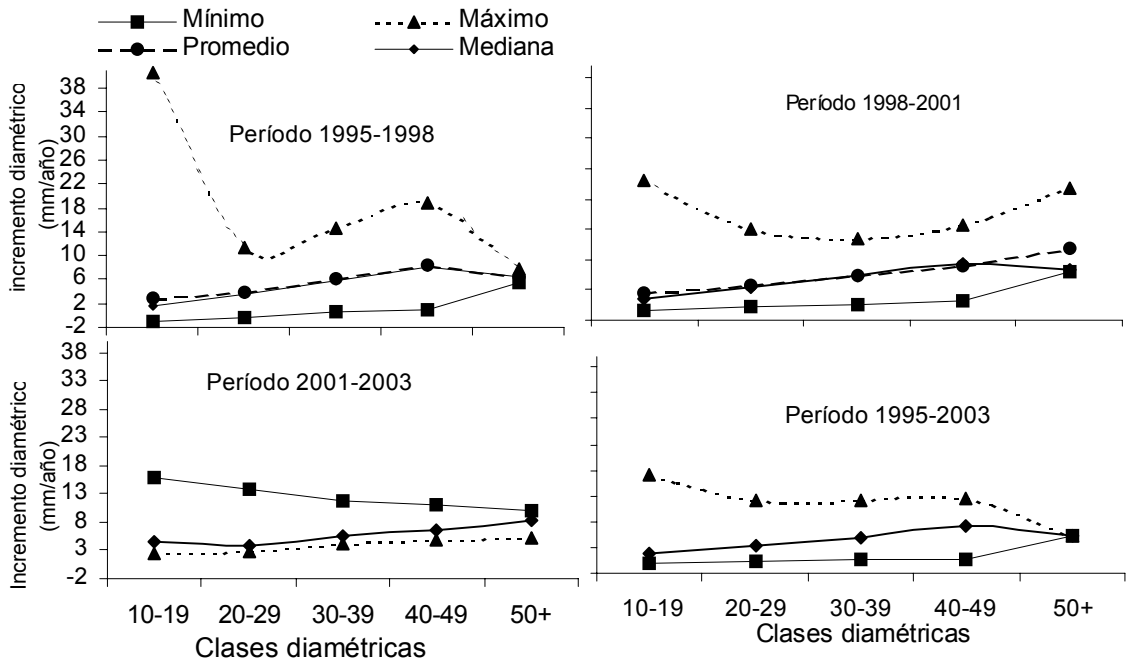


Figura 3. Parámetros descriptivos de los incrementos diamétricos medianos anuales de todos los árboles por clases diamétricas por tipo de bosque a) Bosque de Cordia y b) Bosque de Vochysia. Bosque secundario Florencia, Costa Rica

En los 8 años de estudio, se ha observado la evolución del crecimiento diamétrico por tipo de bosque. Durante la evolución del crecimiento por tipo de bosque, en algunos períodos fue bajo el incremento y en otros períodos fue alto, esto apoya la idea de que el crecimiento rápido de algunos individuos se tiende a balancear con el crecimiento lento de otros, lo cuál podría incidir en el valor de la mediana. Además de analizar el crecimiento de todos los individuos por tipo de bosque se agruparon los individuos por especie a manera de hacer un estudio más detallado sobre el crecimiento a nivel de las poblaciones más comunes como veremos más adelante.

La tendencia del crecimiento diamétrico en ambos tipos de bosque varió en los tres períodos considerados (Cuadro 22). El incremento mediano de la población sobreviviente de todo el período en el BV fue significativamente igual que en el BC, esto se comprobó estadísticamente a través de la prueba de Wilcoxon. Sin embargo, se encontraron diferencias de incremento entre el BC y BV en el primer periodo y para el tercer periodo. En el primer período, una minoría de individuos en el BC presentaron copa emergente y completa iluminación pero de la copa irregular (Véase Anexo 6). Por otro lado, en el BV se destaca que la mayoría de las copas de los individuos alcanzaron iluminación superior y buena forma de copa (Véase Anexo 6). Para el segundo periodo se cree que aumentó la densidad de la población, ocasionando un traslape de copa entre los individuos de diferentes especies provocando una supresión en el crecimiento individual. Con base en este fenómeno, se podría deducir que el bosque inició una etapa de fuerte competencia inter-específica. De igual forma ocurrió en el tercer periodo, donde el bosque pareciera crecer más lento, lo que podría atribuirse a la falta de iluminación superior y al elevado porcentaje de árboles que presentaron un deterioro de su copa (Véase Anexo 6). La presencia de copas irregulares podría ser ocasionado por los frecuentes vientos fuertes que azotan al bosque en estudio.

La fuerte competencia de los árboles por iluminación podría explicar el receso o menor crecimiento diamétrico de los árboles a medida que cierra el dosel del bosque. Estas observaciones coinciden con otros estudios realizados en bosques tropicales húmedos, donde establecen que los mayores incrementos provinieron de árboles con copa bien iluminada desde arriba (Swaine *et al.* 1987; Finegan *et al.* 2003)

Cuadro 22. Incremento mediano anual y el rango (mínimo y máximo) de todos los individuos para diferentes períodos y por tipo de bosque. Prueba de Wilcoxon para rangos asignados Bosque secundario Florencia, Costa Rica

Período	Incremento mediano (mm/año)				Diferencia
	N	B C	N	B V	
95-98	619	2.0 (-1.3-38)	539	2.7 (-0.9-41)	* *
98-01	599	2.3 (-1.9-28)	540	2.6 (-0.3-21)	ns
01-03	627	1.5 (-1.8-28)	563	2.4 (-1.5-16)	* * *
95-03	494	2.4 (0.2-26)	470	2.7 (-0.1-19)	ns

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** = P < 0.001

En los 8 años de estudio, los incrementos medianos reportados por tipo de bosque, son comparables con los obtenidos del bosque secundario "Los Espaveles" (Finegan *et al.* 2003). Al parecer los incrementos medianos tienden a disminuir conforme avanza la edad del bosque y esto concuerda con otros estudios similares (Redondo *et al.* 2001; Koning y Balslev 1994).

Por otro lado, los incrementos medianos por clases diamétricas en ambos tipos de bosque no mostraron clara tendencia de aumento en crecimiento diamétrico entre una y otra clase diamétrica (Cuadro 23). Los incrementos entre la clase diamétrica de 40-49 cm no difieren estadísticamente entre el BV y el BC en ninguno de los períodos considerados.

La comparación entre los incrementos diamétricos de la clase diamétrica de 10 cm-19 cm, resultó ser diferente estadísticamente en dos períodos de los tres períodos en estudio. De igual forma, los mismos resultados estadísticos se obtuvieron entre los incrementos medianos de la clase diamétrica 20-29 cm. Por otro lado, los incrementos medianos de la clase diamétrica 30cm–39 cm fueron mayores en el BV que en el BC durante los tres periodos pero solo se encontró diferencias significativas en el primer período mientras que entre los incrementos medianos de la clase diamétrica 40cm-49cm no se detectaron diferencias significativas en ninguno de los tres periodos en estudio.

Cuadro 23. Incremento mediano anual y el rango (mínimo y máximo) por clase diamétrica de todos los individuos para diferentes períodos y por tipo de bosque. Prueba de Wilcoxon. Bosque secundario Florencia, Costa Rica

a) Período de medición 95-98

Clases diamétricas	Incremento mediano (mm/año)				Diferencia
	n	BC	n	BV	
10-19	464	1.7 (1.3-38)	323	1.7 (0.9-40)	ns
20-29	110	3.5 (0.4-22)	141	3.7 (0.4-11)	ns
30-39	30	3.1 (0-17)	58	5.9 (0.6-14)	*
40-49	11	13.5 (08-24)	15	8.1 (08-18)	ns

b) Período de medición 98-01

Clases diamétricas	Incremento mediano (mm/año)				Diferencia
	n	BC	n	BV	
10-19	430	1.7 (0.3-28)	312	1.6 (-0.3-21)	ns
20-29	124	3.8 (-1.9-20)	134	3.3 (0.3-13)	ns
30-39	28	3.6 (0 – 20)	75	5.3 (0.6-20)	ns
40-49	9	6.0 (-0.9 –18)	14	7.2 (1.3-13)	ns

c) Período de medición 01-03

Clases diamétricas	Incremento mediano (mm/año)				Diferencia
	n	BC	n	BV	
10-19	441	1.0 (-1.5-18)	334	2.0 (-1.4-15)	* * *
20-29	137	3.0 (-1.5-15)	122	2.0 (-0.9-13)	ns
30-39	35	2.0 (0-20)	84	3.9 (0.9-11)	ns
40-49	7	6.4 (0-13)	19	4.5 (0-10)	ns

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** = P < 0.001

Al observar la amplia variación entre incrementos máximos por clase diamétrica en los tres períodos, hace suponer que el crecimiento rápido de algunos árboles dependía de su posición dentro de la jerarquía competitiva así como recursos de suelo y luz para su crecimiento. En este sentido se cree que los árboles grandes consiguen la mayor parte de los recursos y crecen rápido; los árboles pequeños consiguen poco recursos y crecen lento. No obstante, los árboles con diámetros pequeños aunque crecen lento por el hecho de estar suprimidos y poca disponibilidad del recurso luz, podrían aumentar sus tasas de crecimiento al ocurrir una abertura en el dosel del bosque (Hutchinson 1993). Este hecho hace complejo el análisis del crecimiento y además de la variación de árboles de crecimiento rápido y árboles de crecimiento lento en todas las clases diamétricas. Los resultados del incremento diamétrico de ambos tipo de bosque sugieren que se

encuentran en constante dinamismo. En general, se asume que el incremento diamétrico podría estar sujeto a la disponibilidad del recurso luz sobre las copa de los árboles y a la competencia tanto intra-específica e inter-específica. Otros estudios relacionados con la dinámica de los incrementos diamétricos se encuentran en la literatura sobre bosques tropicales primarios (Siteo 1992; Korning y Balslev 1994; Finegan *et al.* 2003; Camacho y Finegan 1997).

5.3.1.2 Incremento diamétrico de las especies comunes

Para el análisis del crecimiento a nivel de especies, se tomó en cuenta la población individual de las especies más comunes y además de la especie *Miconia argentea*. Los incrementos medianos de las poblaciones individuales de las especies más comunes durante el período 95-03, fueron mayores en el BC que los del BV (Cuadro 24). El incremento mediano de *Vochysia ferruginea* fue mayor estadísticamente durante los tres periodos en el BC que en el BV, en este último *Vochysia* fue más abundante. La dinámica poblacional de esta especie heliófita durable, responde de una manera diferente en ambos tipos de bosque por su característica individualista en su crecimiento y supervivencia (Lang y Knight 1983). El comportamiento de esta especie en el BV, se podría atribuir a la alta competencia intra-específica, de la forma que ha ocasionado la decadencia de su población (Véase capítulo 5.2.1.4). Los incrementos elevados de *Vochysia ferruginea* registrados en este estudio son comparables a los reportados en otros estudios, los cuales la han de muy rápido crecimiento (Guariguata 1999; Finegan y Camacho 1999).

Cuadro 24. Comparación de incrementos diamétricos anuales de todos los árboles de especies más comunes ($dap \geq 10$ cm) en diferentes periodos por tipo de bosque. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Especies	a) Período 95-98					b) Período 98-01				
	n	BC	n	BV	Df.	n	BC	n	BV	Df.
<i>Vochysia</i>	21	12.3	313	2.8	***	25	10.3	299	3.0	***
<i>Cordia</i>	114	1.7	25	1.7	ns	106	3.0	25	1.3	ns
<i>Rollinia</i>	29	4.4	7	3.1	ns	30	4.6	7	1.0	ns
<i>Dendropanax</i>	34	6.3	18	2.2	***	39	5.8	20	3.7	***
<i>Xylopia</i>	13	7.8	62	3.9	***	13	6.0	79	3.7	***
<i>Vernonia</i>	89	0.7	9	1.7	ns	70	1.0	12	0.8	ns
<i>Miconia</i>	96	1.0	9	0.5	*	91	1.0	7	0.7	ns

Especies	c) Período 01-03					d) Período 95-03			
	n	BC	n	BV	DF	(n) BC	(n) BV	DF	
<i>Vochysia</i>	30	6.9	279	2.0	***	(19)11.7	(268)2.9	***	
<i>Cordia</i>	100	1.5	25	1.5	ns	(99) 2.4	(24) 1.4	ns	
<i>Rollinia</i>	29	2.0	7	3.0	ns	(27) 3.7	(7) 2.2	ns	
<i>Dendropanax</i>	49	5.4	23	4.0	ns	(33) 6.1	(17) 3.3	***	
<i>Xylopia</i>	13	4.0	98	3.9	ns	(11) 5.2	(62) 3.4	***	
<i>Vernonia</i>	60	0.5	11	0.5	ns	(44) 0.8	(8) 0.7	ns	
<i>Miconia</i>	85	0.0	7	0.0	ns	(78) 0.8	(7) 0.4	*	

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$

Los incrementos medianos obtenidos de la población *Dendropanax arboreus* fueron mayor estadísticamente en el BC que los obtenidos del BV en los cuatro periodos, a excepción del tercer periodo (Cuadro 24). En cambio, el incremento de la población de *Miconia argentea*, no fue diferente estadísticamente en tres periodos en ambos tipos de bosque. No obstante, la comparación de incrementos podría estar sesgada debido al tamaño pequeño de su población en el BV. El crecimiento mínimo en diamétrico de esta especie podría deberse al tamaño menor de sus árboles, que por lo general, se los ha observado en el dosel inferior del bosque (comunicación personal de Finegan).

5.3.1.3 Crecimiento diamétrico por tratamiento

Se analizó el comportamiento de los incrementos medianos por tratamiento, todos los individuos del rodal tratado y del rodal testigo y también los individuos agrupados en clases diamétricas a lo largo de los 10 años de estudio (1993-2003). Para este propósito se trabajó con la población de 297 árboles sobrevivientes en el rodal testigo y 270 árboles sobrevivientes en el rodal tratado (Cuadro 25).

Como se ha reportado en otros estudios (Lieberman y Lieberman 1987; Siteo 1992; Silva *et al.* 1995; Finegan y Camacho 1999), la forma de distribución asimétrica de los incrementos diamétricos presentó sesgos positivos. Los valores mínimos se acercaron más a la mediana y al promedio que a los valores máximos. Sin embargo, a diferencia de los estudios mencionados, se reportó valores máximos más altos y los valores entre la mediana y el promedio fueron similares en algunos periodos y en otros periodos los valores de la mediana se mantuvieron por debajo del promedio (Figura 4). Poder descifrar el comportamiento de los incrementos diamétricos a nivel de rodal en bosques secundarios, es hasta cierto punto crítico, ya que el crecimiento diamétrico de

toda la población puede estar influenciada por algunas pocas especies de rápido crecimiento o por su abundancia; Además la alta variación podría repercutir sobre la determinación de un bosque creciendo rápido y otro creciendo más lento. Por esta razón, algunos autores, han realizado estudios de crecimiento agrupando a los individuos de acuerdo a su velocidad de crecimiento, a manera de reducir la variabilidad de los incrementos diamétricos (Sánchez 1995; Camacho y Finegan 1999)

El rango de los incrementos medianos anuales de la clase diamétrica entre 10 cm y 50 cm fluctuó de 1.4 mm a 9.8 mm en el rodal testigo y en el rodal tratado de 2.9 mm a 16.7 mm en todos los períodos considerados (Figura 4).

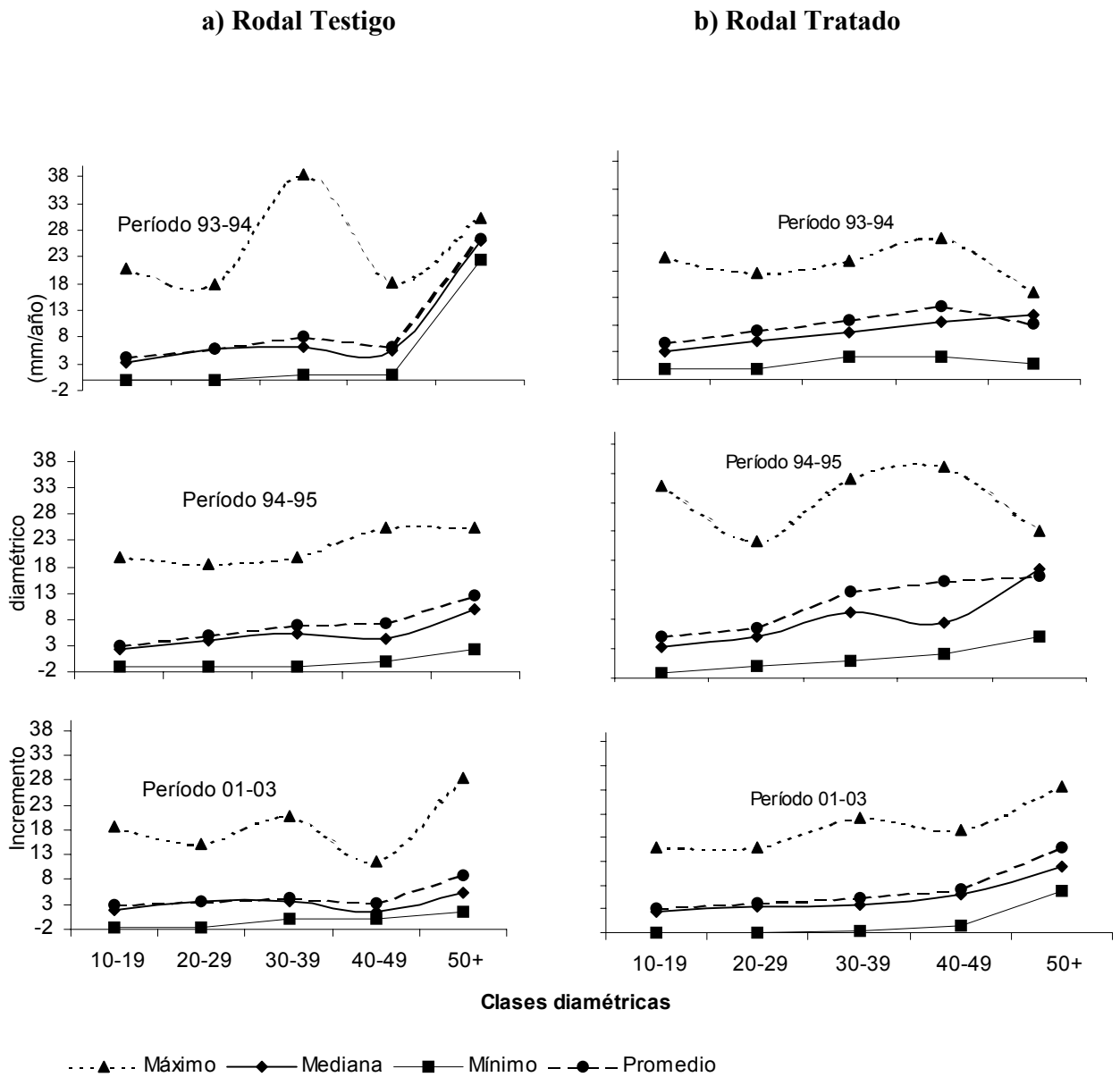


Figura 4. Estadística descriptiva de los incrementos diamétricos medianos de todos los árboles por tratamiento para diferentes períodos: Antes del tratamiento y durante la intervención = 93-94; después del tratamiento = 94-95 y actualmente = 01-03. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

En todos los períodos, el rango de variación de los incrementos medianos por clases diamétrica en el rodal testigo y en el rodal tratado es alto aunque se observó que los incrementos medianos de la clase diamétrica 10 cm – 19 cm y 20 cm - 29 cm mostraron poca variación. El valor del incremento mínimo se encontraba al borde del incremento negativo, es decir, que hubo diámetros que decrecieron hasta -1.9 mm, esto quizás se debió al estado depresivo del árbol o al cambio de corteza, lo cual dificulta validar la medición anterior (Figura 4).

Los incrementos diamétricos en el rodal tratado y en el rodal testigo, mostraron una disminución en el transcurso de los 10 años (Cuadro 25). El incremento mediano en el rodal tratado fue mayor significativamente que en el rodal testigo en todos los períodos a excepción del período 93-94. Esto indica que el incremento diamétrico en el rodal tratado era similar al del rodal testigo antes de la intervención silvicultural.

Cuadro 25. Incrementos medianos anuales y rangos (mínimo y máximo) de toda la población (*n*) para diferentes períodos por tratamiento. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Incremento mediano (mm/año)							
Periodos	n	Dap Prom.	testigo	n	Dap Prom.	tratado	Df.
93-94	406	18.3	4.1 (0-38)	351	18.2	4.1 (0-17)	ns
94-95	403	18.6	3.1 (-1.1-25)	346	18.7	4.4 (-1-34)	* * *
95-98	390	19.1	2.7 (-1.3-21)	339	19.2	3.7 (-1.3- 26)	* * *
98-01	384	19.5	3.0 (-1.6-28)	390	18.7	3.6 (-0.6 -27)	* *
01-03	399	19.4	2.5 (1.4-28)	424	18.6	3.0 (-1.9 -28)	*
94-03	207	19.5	2.8 (0.3-26)	213	19.1	3.3 (-1.3 -28)	*

Df. = diferencia: * P< 0.05, **P< 0.01, *** =P < 0.001

Para conocer sí el incremento diamétrico después del tratamiento (94-95) y antes del tratamiento en las parcelas tratadas fue significativo se realizó la prueba de "t" para datos pareados ($t = 1.19$; $P = 0.235$), demostrando que a pesar del aumento después del tratamiento no fueron diferentes

estadísticamente. En cambio sí se detecto diferencias significativas ($t = - 4.7$; $P=0.001$) entre el incremento mediano de 94-95 y el último período 01-03. El efecto inmediatamente después del tratamiento repercutió en el crecimiento más elevado de la población tratada aunque se observó que disminuyó el crecimiento conforme avanzó la edad del bosque. Se asume que la población tratada se encontraba en una fuerte competencia por el recurso luz, donde la mayoría de los árboles mostraron traslape de copas. (Véase Anexo 7)

Los incrementos diamétricos de toda la población agrupados en clases diamétricas tanto de las parcelas testigo y tratadas, son superiores en las clases mayores que en la clase diamétricas menores. No obstante, en las cinco clases diamétricas los incrementos medianos son más altos en las parcelas tratadas que en las parcelas testigo a través de los períodos considerados. Con excepción de la clase diamétrica de 40 cm – 49 cm, se encontraron diferencias significativas en incremento mediano entre las clases diamétricas entre 10 cm a 39 cm en el período 93-94. Esto quiere decir que los árboles grandes tanto en las parcelas testigo y tratadas no presentaban crecimiento similar antes del tratamiento.

Cuadro 26. Comparación de los incrementos medianos anuales de todos los árboles, $dap \geq 10$ cm, por clase diamétrica por períodos y por tratamiento. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Clases diamétricas	a) Período 93-94					b) Período 94-95				
	Incremento diamétrico mediano (mm/año)									
	n	testigo	n	tratado	Df	n	testigo	n	tratado	Df.
10-19	280	3.2	241	3.1	ns	269	2.2	234	3.3	***
20-29	86	5.7	77	5.1	ns	251	4.1	76	5.2	*
30-39	28	6.1	20	6.6	ns	251	5.4	22	9.3	*
40-49	9	5.3	10	8.7	*	244	4.4	10	7.3	ns

Df.: diferencias: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, ***= $P < 0.001$ N: número de individuos aplicado para todas las tablas

c) Período 95-98					d) Período 98-01					
Clases diamétricas	Incremento diamétrico mediano (mm/año)									
	n	testigo	n	tratado	Diferencia	n	testigo	Tratado	n	Df.
10-19	251	1.8	224	3.0	* *	244	2.3	271	2.7	*
20-29	93	4.2	77	4.6	ns	95	3.7	77	4.6	ns
30-39	33	4.5	21	7.8	ns	30	4.8	22	5.6	ns
40-49	9	4.9	10	5.1	ns	9	6.0	13	6.6	ns

Df.: diferencias: * P< 0.05, **P< 0.01, *** =P < 0.001

e) Período 01-03					f) período 94-03					
Clases diamétricas	Incremento mediano (mm/año)									
	n	testigo	n	tratado	Df.	n	testigo	n	tratado	Df.
10-19	251	2.0	241	2.5	ns	193	2.7	99	2.6	ns
20-29	97	3.4	77	3.4	ns	74	4.3	69	4.5	ns
30-39	40	3.7	20	3.9	ns	22	4.7	17	6.7	ns
40-49	7	1.5	10	6.2	ns	7	4.9	7	7.2	ns

Df.: diferencias: * P< 0.05, **P< 0.01, *** =P < 0.001

Después del tratamiento (94-95), se verificó que existen diferencias significativas en tres clases diamétricas de las cuatro, puede ser que se deba a los árboles grandes ubicados en las clases diamétricas 40-49 cm, los cuales crecieron indiferentes a la aplicación del tratamiento. Por otro lado, en los siguientes períodos (95-98 y 98-01), solo se encontró diferencias en las clases diamétricas menores, que puede ser explicado por dos razones: la primera por la abertura del dosel y la segunda por el mayor reclutamiento en la población (Cuadro17), en el período siguiente en ninguna de las cuatro clases existió diferencias significativas. El incremento diamétrico de la población sobreviviente después del tratamiento (94-03) entre las parcelas tratada y testigo, no fueron diferente estadísticamente.

5.3.1.4 Crecimiento diamétrico de las especies más comunes

Se obtuvieron los incrementos medianos anuales de todas las poblaciones de las especies más comunes mencionadas anteriormente incluyendo *Vochysia guatemalensis* como especie de interés en el presente análisis. De las siete especies comunes, cinco especies fueron seleccionadas para la futura cosecha, tales como: *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, *Rollinia pittieri*, *Xylopia sericophylla* y *Vochysia guatemalensis* (Cuadro 28).

La población de *Vochysia ferruginea* presentó incrementos medianos anuales que fluctuaron entre 6.1mm y 2.0 mm en el rodal testigo y en el rodal tratado oscilaron de 5.2 mm a 2.5 mm abordando todos los periodos. El incremento mediano de la especie *Vochysia ferruginea*, resultó ser mayor significativamente antes del tratamiento (93-94) en el rodal testigo pero fueron estadísticamente similares durante el tratamiento (94-95) y en los periodos de 95-98 y 98-01. Esto se comprobó por medio de la prueba de Wilcoxon (Cuadro 28). Asimismo no existe diferencia significativa del incremento mediano de la población sobreviviente de *Vochysia* en los 10 años de estudio entre el rodal testigo y el rodal tratado. Este hecho, sugiere que cuando la población de *Vochysia ferruginea* aumenta de densidad, la especie condiciona su crecimiento a la competencia intraespecífica (entre individuos de la misma especie), ya que se observó después de haber aplicado el tratamiento que la mayoría de los individuos presentó copa llena de iluminación (Véase Anexo 6). El incremento mediano de *Vochysia* encontrado en los 10 años de estudio cae dentro del rango 8 mm/año a 12 mm/año obtenido de estudios en bosques primarios y secundarios (Siteo 1992; Camacho y Finegan 1997; Guariguata 1999; Finegan *et al.* 2003)

Los incrementos medianos de *Cordia alliodora*, *Rollinia Pittieri* registrados en todos los periodos no se detectaron diferencias significativas entre el rodal testigo y el rodal tratado. Las especies *Xylopia sericophylla* y *Vochysia guatemalensis* mostraron diferencias significativas de

incremento mediano entre el rodal testigo y el rodal tratado en los periodos después del tratamiento. Ambas poblaciones parecen haber respondido efectivamente al tratamiento, demostrando un mayor crecimiento durante los 9 años en el rodal tratado. Los incrementos medianos altos encontrados en la población de *V. guatemalensis*, se incluye dentro del grupo de las especies de rápido crecimiento (Finegan *et al.* 2003)

Cuadro 28. Comparaciones estadísticas de los incrementos diamétricos medianos anuales de todos los árboles de las especies más comunes para diferentes periodos por tratamiento: Rodal testigo y rodal tratado. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Especie	a) Período 93-94					b) Período 94-95				
	n	testigo	n	tratado	Df.	n	testigo	n	tratado	DF
<i>Vochysia ferruginea</i>	98	6.1	111	4.1	**	102	4.3	110	5.2	ns
<i>Cordia alliodora</i>	38	3.2	41	3.1	ns	37	2.2	40	2.2	ns
<i>Rollinia pittieri</i>	12	3.5	19	2.0	ns	12	4.3	19	2.2	ns
<i>Dendropanax arboreus</i>	18	5.6	16	8.0	ns	18	3.3	16	5.2	ns
<i>Xylopia sericophylla</i>	22	5.0	13	6.1	ns	23	4.1	13	6.5	***
<i>Vernonia triflosculosa</i>	50	3.0	27	3.1	ns	47	1.1	26	1.6	ns
<i>Vochysia guatemalensis</i>	7	3.1	18	11.6	ns	7	1.1	18	17.8	*

Df.: diferencias: P < 0.05, **P < 0.01, *** = P < 0.001

c) Período 95-98					d)	Período 98-01				
Incremento diamétrico mediano (mm/año)										
Especie	n	testigo	n	tratado	Df.	n	testigo	n	tratado	Df.
<i>V. ferruginea</i>	103	3.7	111	4.6	ns	102	3.0	110	3.7	ns
<i>C. alliodora</i>	36	2.5	37	1.8	ns	34	3.5	36	2.5	ns
<i>R. pittieri</i>	12	3.4	19	2.8	ns	1.0	1.0	19	3.0	ns
<i>D. arboreus</i>	18	3.2	17	5.4	*	20	4.8	30	5.8	ns
<i>X. sericophylla</i>	24	3.7	17	5.8	***	30	3.5	23	5.3	***
<i>V. triflosculosa</i>	42	0.5	19	0.9	*	37	1.0	28	1.3	ns
<i>V. guatemalensis</i>	7	1.3	18	11.4	*	7	1.7	20	12.0	*

Df.: diferencias: * P< 0.05, **P< 0.01, *** =P < 0.001

e) Período 01-03					f) Período 94-03					
Incremento mediano (mm/año)										
Especie	n	testigo	n	tratado	Df.	n	testigo	n	tratado	Df.
<i>V. ferruginea</i>	103	2.0	111	2.5	ns	101	3.0	102	4.1	ns
<i>C. alliodora</i>	31	1.5	36	1.0	ns	33	2.8	32	2.9	ns
<i>R. pittieri</i>	10	2.0	15	2.5	ns	10	2.3	17	2.2	ns
<i>D. arboreus</i>	24	5.9	34	5.4	ns	17	4.3	16	6.4	ns
<i>X. sericophylla</i>	41	3.9	34	5.2	***	21	3.4	13	5.2	***
<i>V. triflosculosa</i>	29	0.5	22	0.5	ns	19	0.6	14	1.3	ns
<i>V. guatemalensis</i>	8	4.2	22	7.9	*	7	3.2	18	13.4	*

Df.: diferencias: P< 0.05, **P< 0.01, *** =P < 0.001

Los incrementos medianos de *Cordia alliodora* y *Rollinia pittieri* en los 10 años de estudio, son bajos comparados con los reportados en el bosque secundario "Los Espaveles" (Finegan *et al.* 2003). La mayoría de las copas de los individuos de *Cordia* al inicio del estudio (1993), estaba iluminadas con luz superior pero en los años posteriores al tratamiento los individuos de esta especie mostraron dificultades al acceso de buena iluminación. En el caso de *Rollinia* los individuos no mostraron un mejor posicionamiento respecto a la iluminación antes del tratamiento y años después del tratamiento (Véase Anexo 8). Los individuos de *Dendropanax* que no fueron favorecidos por el tratamiento pero que estaban presentes en el dosel intermedio, mostraron incrementos diamétricos mayores antes y después del tratamiento establecidos en el rodal tratado aunque solo se encontraron diferencias significativas en el período 95-98. El incremento mediano de la población sobreviviente de *Dendropanax* durante los 10 años de estudio fue bajo comparado con 1.8 mm/año revelado en el Bosque "Los Espaveles" (Finegan *et al.* 2003). Al parecer la población de *Dendropanax* aprovechó la apertura del dosel por la aplicación del tratamiento, para mantenerse con un mayor crecimiento en el rodal tratado pero mostrando un crecimiento más lento en el rodal testigo en casi todos los periodos considerados. Entre las especies comunes, *Vernonia* presentó incrementos diamétricos más bajos en casi todos los periodos tanto en el rodal tratado como en el rodal testigo. Su crecimiento lento quizás se debió al requerimiento de iluminación, ya que se mantuvo en el dosel intermedio con poco acceso de iluminación (Véase Anexo 7).

Cuadro 29. Comparación de incrementos medianos anuales de todos los árboles de *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora* (dap \geq 10 cm) por clase diamétrica. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Incremento diamétrico mediano (mm/año) – Período 93-94										
Clases diamétricas	<i>Vochysia ferruginea</i>					<i>Cordia alliodora</i>				
	n	testigo	n	tratado	Df.	n	testigo	n	tratado	Df.
10 – 19	53	4.2	55	3.0	**	17	3.1	24	3.1	ns
20 – 29	32	6.2	37	6.1	ns	10	4.3	15	4.1	ns
30 – 39	11	8.1	12	6.1	*	7	3.2	2	4.6	-

Los incrementos medianos de las especies *Vochysia* y *Cordia* en tres clases diamétricas, revelaron un aumento del crecimiento en las clases de 30-39 cm con relación a las clases menores a esta. *Vochysia* mostró mayores incrementos en las el rodal testigo que establecida en el rodal tratado y por otro lado *Cordia* mostró similares crecimientos diamétricos en ambos rodales, intervenido y no intervenido. Sin embargo se debe tener cuidado ya que se contó con muy pocos datos en las clases diamétricas mayores. Las diferencias estadísticas encontradas en incremento, en un período y no en otro, pueden deberse a los cambios de tamaño de la población individual de las especies comunes. La tendencia de disminuir el crecimiento diamétrico ha sido reportada en el estudio de un bosque secundario del trópico húmedo (Lang y Knight 1983).

5.4 Crecimiento diamétricos con relación a las variables silviculturales

5.4.1 Relación del crecimiento y los atributos del árbol

5.4.1.1 Especies comunes por tipo de bosque

Para un estudio más detallado del crecimiento diamétrico se relacionó con los atributos del árbol, para esto se consideró el incremento del período 1995-1998, debido a que el incremento de algunas especies en los otros períodos, no representó el número mínimo de individuos requerido en este estudio (Cuadro 30). En términos generales, en ambos tipos de bosque los datos expuestos, ponen en evidencia que había más correlación significativa entre el incremento diamétrico y las características de la copa así como de la luz recibida por la misma. Estos resultados son similares a otros estudios realizados en bosques tropicales (Peralta *et al.* 1987; Siteo 1992; Sánchez 1995); Por otro lado, la forma de fuste y el tamaño inicial de los individuos mostraron poca correlación lineal con el incremento diamétrico. Esto concuerda con otros autores, los cuales señalan que la correlación entre el incremento y el diámetro inicial no es lineal sino más bien curvilínea (Siteo 1992; Camacho y Finegan, 1999). En nuestro estudio, se observa esta forma de relación a través de la distribución del incremento por clases diamétricas (Véase Figura 3).

Entre las especies más comunes, se observó que la forma y la exposición de copa de *Miconia* y *Vochysia* en el BC mostraron alta correlación significativa con el crecimiento diamétrico; y en el BV lo mostraron las especies de *Vochysia* y *Rollinia*. Por otro lado, las especies de *Miconia* y *Vochysia* en el BC presentaron baja correlación entre su diámetro inicial y su crecimiento diamétrico. También se evidencia que en ambos tipos de bosque, se presentó alta correlación de la especie de *Cordia* entre su crecimiento diamétrico y la forma de copa.

Cuadro 30. Coeficiente de correlación (Spearman) entre el incremento diamétrico de las especies comunes por tipo de bosque y las variables silviculturales. *N* = Número de árboles;

DIN (Diámetro inicial) EC= Exposición de copa; FC= Forma de copa; FF= Forma de fuste. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Bosque Cordia		Período 95-03				Bosque Vochysia		Período 95-03			
Especie	<i>n</i>	DIN	EC	FC	FF	<i>n</i>	DIN	EC	FC	FF	
<i>Cordia</i>	114	0.20	0.20	0.46***	0.11	25	0.10	0.18	0.51*	0.34	
<i>Dendropanax</i>	34	0.13	0.02	0.15	0.05	18	0.19	0.46*	0.10	0.26	
<i>Miconia</i>	96	0.45**	0.44***	0.45***	0.02	9	0.24	0.39	0.42	0.57	
<i>Rollinia</i>	29	0.42*	0.29	0.32	0.17	7	0.16	0.79*	0.89**	0.35	
<i>Vernonia</i>	89	0.02	0.16	0.37**	0.07	8	0.13	0.55	0.73*	0.50	
<i>Vochysia</i>	21	0.50	0.58*	0.42*	0.11	268	0.37**	0.65***	0.42***	0.12*	
<i>Xylopia</i>	13	0.14	0.49	0.73**	0.30	62	0.02	0.03	0.07	0.22	

Coefficiente de correlación Spearman* significativo al 0.05; ** significativo al 0.01; *** significativo 0.001

La mayor correlación entre las dos variables mencionadas y el incremento diamétrico, sugiere que los individuos que recibieron completa iluminación en la copa y de círculo entero, tuvieron mejor crecimiento diamétrico. Este hecho fue señalado por Siteo (1992), donde describe que la función de estos factores influyen en el proceso fotosintético: La forma de copa en su función de área foliar y la exposición de copa en su función de la cantidad y calidad de luz recibida. En base a esto, la exposición de copa es la variable más importante para el crecimiento diamétrico, ya que la forma de copa es el resultado del proceso de crecimiento de la copa. En tal sentido, se puede suponer que la exposición de copa es independiente de factores internos, ya que el individuo puede tener buena exposición de copa desde su posición o por la oportuna abertura de un claro en el dosel del bosque. Analizando en más detalle, el crecimiento diamétrico de los árboles de *Vochysia* esta más relacionado a la luz que recibieron sus copas que a la buena forma mientras que el crecimiento de los individuos de *Cordia* esta más relacionado a la forma de copa que a la exposición de la copa. No obstante, la interacción de estos factores debe producir una correlación

significativa, ya que como lo señala Siteo (1992), en la práctica se ha demostrado la necesidad de estos factores para un mayor crecimiento diamétrico.

5.4.1.2 Especies comunes por tratamiento

En este capítulo, se quiere demostrar el efecto del tratamiento sobre el crecimiento diamétrico de los árboles de las especies más comunes relacionado con las variables silviculturales, para dos periodos: antes del tratamiento (93-94) y después del tratamiento (94-93). Los criterios considerados para determinar lo biológicamente interesante de una correlación obtenida de las 7 poblaciones, entre el incremento y las variables silviculturales, se necesitaba contar con un número mínimo de 7 individuos por tratamiento y que la correlación sea un valor ≥ 30 con una confianza estadística del 95%. En este sentido, el número de correlaciones fue mayor antes del tratamiento (14 de 42 casos), que después de tratamiento (8 de 42 casos) (Cuadro 31). En general, se presentó una disminución respecto al valor de correlación (Spearman) para el período después del tratamiento. Las variables con mayor frecuencia de correlación significativa fueron la exposición de copa (EC) y la forma de copa (FC) en 6 de las 7 poblaciones mientras que con el diámetro inicial fue menos frecuente la correlación significativa, en 4 de las 7 poblaciones. Similares resultado se ha destacado en otros estudios de bosque tropicales (Finegan *et al.* 2003; Guariguata 1999; Siteo, 1992).

Cuadro 31. Coeficiente de correlación (Spearman) entre el incremento diamétrico anual de las especies comunes por tratamiento y las variables silviculturales para dos períodos. *N* = Número de árboles; DIN (Diámetro inicial); EC= Exposición de copa; FC= Forma de copa. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

testigo					tratado			
Período 93-94								
Durante el tratamiento								
Especie	<i>N</i>	DIN	EC	FC	<i>N</i>	DIN	EC	FC
<i>Cordia alliodora</i>	38	0.55**	0.54**	0.30	41	0.23	0.39**	0.55***
<i>Dendropanax arboreus</i>	18	0.14	0.01	0.13	16	0.70**	0.30	0.14
<i>Rollinia pittieri</i>	12	0.20	0.36	0.55	19	0.60**	0.39	0.23
<i>Vernonia triflosculosa</i>	50	0.31*	0.01	0.21	27	0.04	0.41**	0.26
<i>Vochysia ferruginea</i>	98	0.23	0.03	0.45**	111	0.32*	0.41*	0.40**
<i>Vochysia guatemalensis</i>	7	0.92**	0.58	0.53	18	0.23	0.01	0.25
<i>Xylopia sericophylla</i>	22	0.48*	0.31	0.03	13	0.07	0.29	0.29
testigo					tratado			
Período 94-03								
Después del tratamiento								
Especie	<i>N</i>	DIN	EC	FC	<i>N</i>	DIN	EC	FC
<i>Cordia alliodora</i>	33	0.21	0.05	0.07	33	0.14	0.24	0.35*
<i>Dendropanax arboreus</i>	17	0.17	0.23	0.06	16	0.03	0.44	0.02
<i>Rollinia pittieri</i>	10	0.18	0.14	0.45	17	0.12	0.08	0.29
<i>Vernonia triflosculosa</i>	19	0.12	0.33	0.06	14	0.12	0.70**	0.17
<i>Vochysia ferruginea</i>	101	0.39**	0.12	0.30**	102	0.23	0.21	0.26
<i>Vochysia guatemalensis</i>	7	0.98***	0.61	0.67	18	0.41	0.33	0.59**
<i>Xylopia sericophylla</i>	21	0.43*	0.29	0.06	13	0.07	0.50	0.54*

Coeficiente de correlación Spearman; significativo al 0.05 (*), 0.01 (**) y al 0.001 (***).

Después de aplicado el tratamiento, las correlaciones significativas más frecuentes en el rodal tratado, entre el crecimiento diamétrico y las características de la copa, se tiene a las poblaciones de *Cordia alliodora*, *Vernonia triflosculosa*, *Vochysia guatemalensis* y *Xylopia sericophylla* mientras que en el rodal testigo se tiene solo a la población de *Vochysia ferruginea* (Cuadro 31).

En el rodal testigo, las correlaciones significativas con el diámetro inicial se presentaron en 3 de las 7 poblaciones mientras que fueron ausentes en el rodal tratado (Cuadro 31). Este hecho, se

debe al efecto directo e indirecto del tratamiento silvicultural, ya que al favorecer a los individuos de futura cosecha de las especies *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, *Rollinia Pittieri*, *Xylopia sericophilla* y *Vochysia guatemalensis* también se favoreció a los individuos vecinos, como es el caso de *Dendropanax arboreus* (Véase capítulo 4.3.1.4). Este hecho, sugiere que el crecimiento simultáneo de la mayoría de los individuos por la abertura del dosel, ha causado la formación de poblaciones coetáneas en el rodal tratado. En efecto, el crecimiento diamétrico de la mayoría de las poblaciones, tuvo más correlación con la forma de copa que con la exposición de copa y poca o ninguna con el diámetro inicial. Este fenómeno biológicamente interesante de una relación entre los atributos del árbol y el crecimiento diamétrico se ha descifrado en otros estudios de bosques secundarios (Sánchez 1995; Guariguata y Ostertag 2001; Finegan *et al.* 2003). En general, los patrones entre el incremento y los atributos del árbol parecen demostrar un juego dinámico basado en el comportamiento individualista de los árboles relacionado con los recursos disponibles desde su establecimiento.

6 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Estudio de ambos tipos de bosque

- ◆ Los resultados de este estudio sugieren que entre tipos de bosque existen diferencias en composición florística y riqueza pero aún son similares en proceso dinámicos estructurales.
- ◆ Los cambios estructurales en el Bosque de Cordia fueron provocados por una alta mortalidad aunado por un alto reclutamiento, este balance mantuvo a la población del bosque en un estado de equilibrio. En cambio, la población del Bosque de Vochysia, pareció encontrarse en constante recuperación por la poca mortalidad aunado a las altas tasas de reclutamiento.
- ◆ Respecto al cambio en tamaño de las poblaciones individuales en ambos tipos de bosque, se destacó la decadencia de *Cordia alliodora* y el creciente aumento de la población de *Dendropanax arboreus* mientras que la población de *Vochysia ferruginea* mantuvo un patrón creciente en el Bosque de Cordia pero fue decadente en el Bosque de Vochysia.
- ◆ Ambos tipos de bosque cambiaron de composición florística, por el ingreso de individuos de las especies *Aiouea* sp. y *Trichospermum grewiifolium* del gremio heliófitas durables y las especies *Brosimum lactescens* y *Cupania rufescens* del gremio esciófitas parciales.
- ◆ Una vez más se confirma que conforme se hicieron más viejos ambos tipos de bosque aumentó la riqueza de especies y diversidad en el Bosque de Cordia.
- ◆ Los incrementos diamétricos indican que el Bosque de Vochysia creció a una tasa superior que el Bosque de Cordia. A nivel de las poblaciones individuales, las mayores tasas de crecimiento se atribuyeron a las especies: *Vochysia ferruginea*, *Dendropanax arboreus* y *Xylopia sericophylla* en el Bosque de Cordia

El efecto del tratamiento silvicultural a nivel de rodal

- ◆ Los resultados del estudio del tratamiento silvicultural, sugieren que el raleo (tratamiento silvicultural) aplicado dentro del bosque "Florencia" en la tercera etapa de la sucesión alteró la dinámica del rodal tratado pero no reafirma el efecto positivo en cuanto al crecimiento en diámetro a nivel de rodal y aún menos el crecimiento de los individuos seleccionados para la futura cosecha.
- ◆ El rodal tratado mostró alteraciones temporales en la dinámica estructural, provocando altas tasas de reclutamiento y mostrando mayores de tasas de crecimiento en área basal en comparación con el rodal testigo
- ◆ Las poblaciones de las especies comunes que presentaron alteraciones en la dinámica poblacional por efecto del tratamiento fueron: *Xylopia sericophylla* (actualmente no comercial), *Vochysia guatemalensis* (actualmente comercial) e indirectamente la población de *Dendropanax arboreus* (actualmente comercial).
- ◆ Los incrementos diamétricos indican tasas superiores de crecimiento en el rodal tratado que en el rodal testigo. Dicho tratamiento, afectó positivamente el crecimiento en diámetro de los árboles seleccionados para la futura cosecha de *Xylopia sericophylla* y *Vochysia guatemalensis*.

Incremento diamétrico y las variables silviculturales de las poblaciones individuales

- ◆ Tanto en los dos tipos de bosque y en el rodal tratado, se encontró que el mayor número de correlaciones entre el crecimiento diamétrico fue con la forma de copa y la exposición de copa y menos con el diámetro inicial. Entre las especies que presentaron este tipo de correlación se destacaron a *Vochysia ferruginea*, *Cordia alliodora*, *Vochysia guatemalensis* y *Xylopia sericophylla*.

Recomendaciones

Se recomienda un estudio más detallado de la dinámica del bosque "Florencia" empleando modelos de transición de la dinámica poblacional y curvas de simulación de crecimiento a nivel de rodal y de poblaciones individuales como medida para revelar la magnitud el proceso de maduración de los bosques secundarios en la tercera etapa de la sucesión.

Se recomienda analizar los procesos ocurrentes en las poblaciones individuales de las especies, partiendo desde la "regeneración natural" incluyendo las tasa de mortalidad y reclutamiento, a manera de determinar los procesos dinámicos de las poblaciones del sotobosque y la composición de especies que permanecería en el bosque secundario durante la tercera fase de sucesión y hasta alcanzar la madurez del bosque.

Se recomienda que el raleo descrito en este estudio no se debe aplicar cuando el bosque secundario es conformado por dos especies abundantes y dominantes comerciales ya que son altos los costos de su aplicación que no se compensa con la productividad de madera de un número limitado de especies comerciales.

Sería conveniente evaluar los efectos del tratamiento silvicultural a través de simulaciones en crecimiento a nivel de las poblaciones individuales seleccionadas para la futura cosecha y con criterios de evaluación económica

Si el objetivo del bosque secundario es la producción de madera se debe hacer un estudio sobre tecnología de la madera de algunas especies secundarias que muestren un buen desarrollo del crecimiento por ejemplo *Xylopia sericophylla* que actualmente no se integra en la canasta de las especies comerciales.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, V.R.R. Vásquez 1999. Mortalidad de árboles en dos tipos de bosque tropical húmedo sometidos a manejo forestal en la vertiente Atlántica de Centroamérica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 81 p.
- Aide, M.T.; Zimmerman, J.K.; Pascarella, J.B.; Rivera, L.; Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8 (4): 328-338.
- Aide, M.T.; Zimmerman, J.K.; Rosario, M.; Marcano, H. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28: 537-548
- Aide M.T.; Zimmerman, J.K.; Herrera, L.; Rosario, M.; Serrano, M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pasture in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 77-86.
- Alder, D.; Synnott, T.J. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. *Tropical Forestry Paper n°25*. Oxford Forestry Institute, Oxford, England. 124 p.
- Alder, D. 1995. Growth modeling for mixed tropical forest. Oxford Forestry Institute. Oxford Forestry Institute. Oxford Forestry Institute, Oxford, England. 231 p.
- Berti, G. 2001 Estado actual de los bosques secundarios en Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 35: 29-37.
- Brown, S. y Lugo, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-30
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba, Costa Rica* 15 (1): 40- 42
- Camacho, M.; Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del norte de Costa Rica: Crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial. Serie Técnica/Informe Técnico n° 295 CATIE, Turrialba, Costa Rica. 38 p.

- Centeno, E. L.R. 1989. Análisis estructural de cuatro etapas sucesionales en la región de Selva Mediana Subperennifolia en la Región de Escárcega, Campeche. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo/División de ciencias forestales. Chapingo, México. 196 p.
- Chiari, L.R.J. 1999. Prescripción y aplicación de tratamientos silviculturales en bosques secundario, Boca Tapada de Pital, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica . 103 p.
- Chokkalingam, U y De Jong, W. 2001. Secondary forest: a Working definition and typology. *International Forestry Review* 3(1): 19-26.
- Colwell, R.K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. version 501. User's Guide and application [open-line]. Available: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Curtis, J.F. y McIntosh, RP. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434: 450.
- Delgado, D. 1995. Efectos en la riqueza, composición y diversidad florística producidos por el manejo silvícola de un bosque húmedo tropical de tierras bajas en Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 97 p.
- Delgado; D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: Cambios en la riqueza y composición de la vegetación. CATIE. Informe Técnico No. 298. 43 p.
- Emrich A.; Pokorny B.; Sepp C. 2000. The significance of Secondary forest management for development policy. TOB Series N. FTWF-18e. GTZ, Eschborn, Germany. 180 p.
- Espinosa, B.A. 1987. Dinámica sinecología de cuatro etapas sucesionales de una selva subperennifolia en Escárcega, Campeche. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas. Monterrey, N.L., México. 115 p.
- FAO – Food Agriculture Organization 1996. Situación de los bosques del mundo 2001. Roma, Italia.

- Faber-Langendoen, D. 1992. Ecological constraints on rain forest management at Bajo Calima, Western Colombia. *Forest Ecology and management*. 53: 213-244.
- Ferreira, M.Ch.; Finegan, B.; Kanninen, M.; Delgado, LD. Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el Municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana* n° 38: 44 - 50.
- Finegan, B. 1992. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. *Silvicultura y manejo de bosques naturales*. CATIE- Serie Técnica n° 188. Turrialba, Costa Rica.
- Finegan, B. 1993. Estudios de crecimiento y rendimiento de especies florísticas en bosques naturales y secundarios en Sarapiquí, Costa Rica. *Semana Científica*. CATIE. Turrialba, Costa Rica
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: The first 100 year of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119- 124 p
- Finegan, B. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques húmedos tropicales secundarios. In *Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina*. Pucalpa – Perú. 106-119 p.
- Finegan, B; 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
- Finegan, B.; Camacho, M.; Orozco, L. 2003. Procesos de dinámica del rodal durante una transición sucesional en un bosque tropical húmedo secundario. Borrador octubre del 2003. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 23 p.
- Finegan, B.; Sabogal, C.; Reiche, C. y Hutchinson, I. 1993. Los bosques húmedos tropicales de América Central: Su manejo sostenible es posible y rentable. Edición especial / *Revista Forestal Centroamericana* n° 6: 17-27.
- Finegan, B.; Guillen, L. 1992 Crecimiento y rendimiento de bosques húmedos secundarios en Sarapiquí y los factores que los determinan. In: *II Congreso Forestal Nacional (1992, San*

- José, costa Rica). resumen de ponencias. San José, Costa Rica. p 142-144. (mimeografiado)
- Finegan, B; Sabogal, C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica (Partes I y II). El Chasqui Costa Rica. 17:3-24; 18:16-24.
- Garwood. N.C. 1989. tropical soil seed bank: a review. Pp. 149-209 *In*: Leck, M. A.; Parker, V.T.; Simpson, R. L (eds.) Ecology of soil seed banks, Academic press, USA. p. 149-209.
- Gomez-Pompa, A.; Vásquez-Yanez, C. 1974. Estudios sobre la sucesión en los trópicos cálidos húmedos: El ciclo de vida de las especies secundarias 579-591. *In*: Proceedings of the First International Congress of Ecology. The Hague, The Netherlands.
- Gomide, G.L.A.; Sanquetta, CR; Da Silva, JNM. 1998. Dynamics of a tropical secondary forest in Amapá State, Brazil *In*: Guariguata, M y Finegan, B. (eds.) Ecology and Management of Tropical Secondary forest: Science, people and policy. Proceeding. Conference, CATIE, Turrialba, Costa Rica. p. 99-108.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester. 222 p.
- Guariguata, M. 1999. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 124: 255-261.
- Guariguata, M. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forest: Management implication. *Ecological applications* 10 (1): 145-154.
- Guariguata, M y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206
- Guariguata, M. R.; Chazdon, R.L.; Denslow, J.S.; Dupuy J. M.; Anderson, L. 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland. Costa Rica. *Plat, Ecology* 132: 107-120
- Guillen, J.A.L. 1993. Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la Región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis M.Sc. CATIE, Turrialba, C.R.75p.

- Guevara, S.; Purata, S.E.; Marel, E Van der. 1986. The role remnant forest in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Tropical Succession* 23-30
- Herrera, B. 1996. Evaluación del efecto del sitio en la productividad de las poblaciones de dos especies dominantes en un bosque tropical de la tercera fase de la sucesión secundaria en Costa Rica . Tesis M Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 140 p.
- Herrera, B.; Campos, J.J. 1997. Avances en la investigación sobre la calidad de sitio en bosques secundarios tropicales. *Revista Forestal Centroamericana* 19 (6):13-19.
- Herrera, B; Finegan B. 1997. Substrate conditions, fowler nutrients and distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. *Plan and Soil*, 191(2):259-267.
- Hutchinson, I. 1993. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: Caso Pérez Seldón, CR. *Revista Forestal Centroamericana*. 2: 13-18.
- Korning, J.; Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10: 151-166.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Paul Parey, Hamburg y Berlín, Alemania. 335 p.
- Lieberman, D; Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamic at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* (G. B.). 3(4): 347-358.
- Lieberman, D; Lieberman, M; Peralta, R; Hartshorn, G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137-152.
- Lieberman, D; Hartshorn, G.; Lieberman, M; Peralta, R;. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station 1969-1985. *In* Gentry A.H.(ed.): *Four Neotropical Rainforest*. Yale University Press. New Haven, CT. pp.509-521

- Lieberman, D; Lieberman, M. R; Hartshorn, G.; Peralta R. 1985. Growth rates and age size relationships of tropical wet forest trees ins Costa Rica. *Journal of tropical Ecology*. 1:97-109.
- Manta, M.I. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la Vertiente Atlántica de Costa Rica. Tesis M. Sc. Turrialba, CR, CATIE 150 p.
- Müller, E; Solis, M. 1997. Estudio de caso: Los bosques secundarios en Costa Rica. *In: Memorias del taller internacional sobre le estado actual y potencial del manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina 1997*. Pucallpa, Perú. p. 147-157.
- Peralta, R.; Hartshorn, G.; Lieberman, D.; Lieberman, M. 1987. Reseña de estudios a largo plazo sobre la composición florística y dinámica del bosque tropical en "La Selva", Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35 (supl.1):23-40.
- Peña-Claros, M. 2001. Secondary forest succession: Processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Ph.D. thesis, Utrecht University. PROMAB, Scientif Serie 3. Riberalta, Bolivia. 170 p.
- Putz, F.E.; Milton, K. 1990. Tasas de mortalidad de los árboles en la isla de Barro Colorado. *In Leight, JR. Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. p. 157-162
- Quirós. M.S. 1999. Determinación y aplicación silviculturales en un bosque secundario, Pénjamo, Florencia, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica . 92 p.
- Quirós, M.D. 2001. Tratamientos silviculturales. *In Louman, B.; Quirós, D. Nilsson, M. (eds.): Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. 265 p.
- Redondo, B.A; Vilchéz, AB; Chazdon RL. 2001. Estudio de la dinámica y composición de cuatro bosques secundarios en la región Huerta Norte, Sarapiquí-Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana*.36:20-26

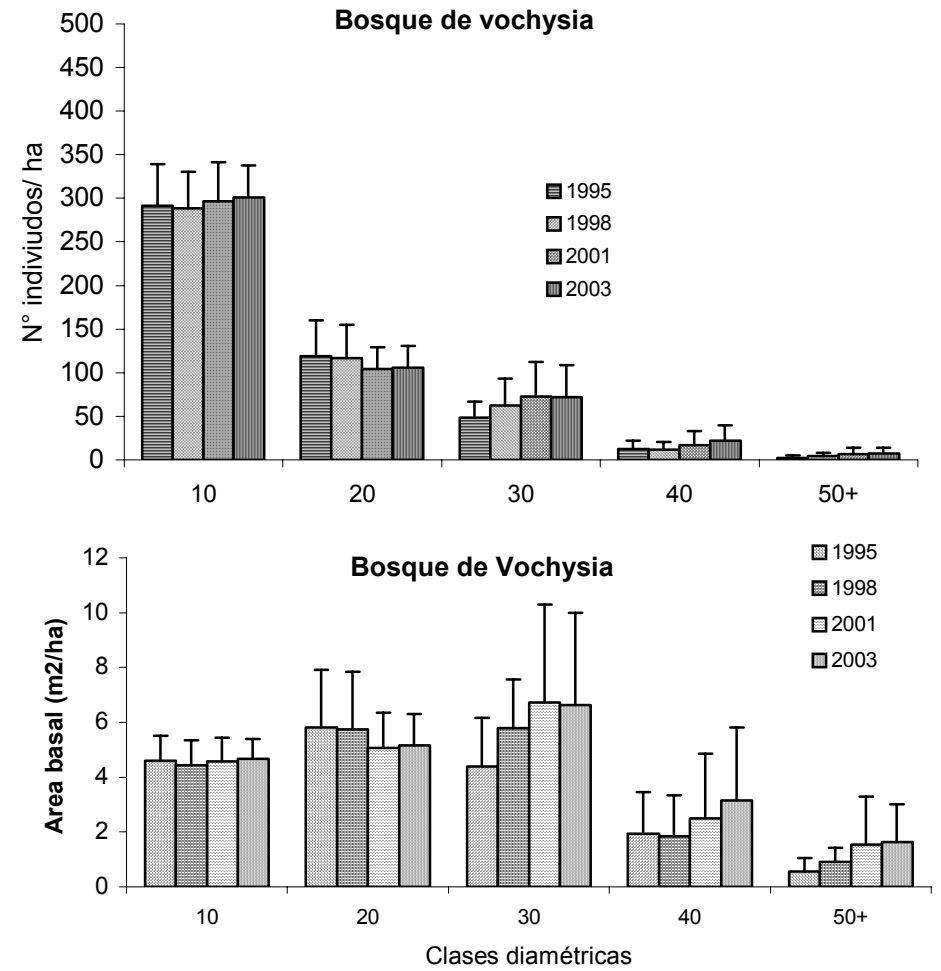
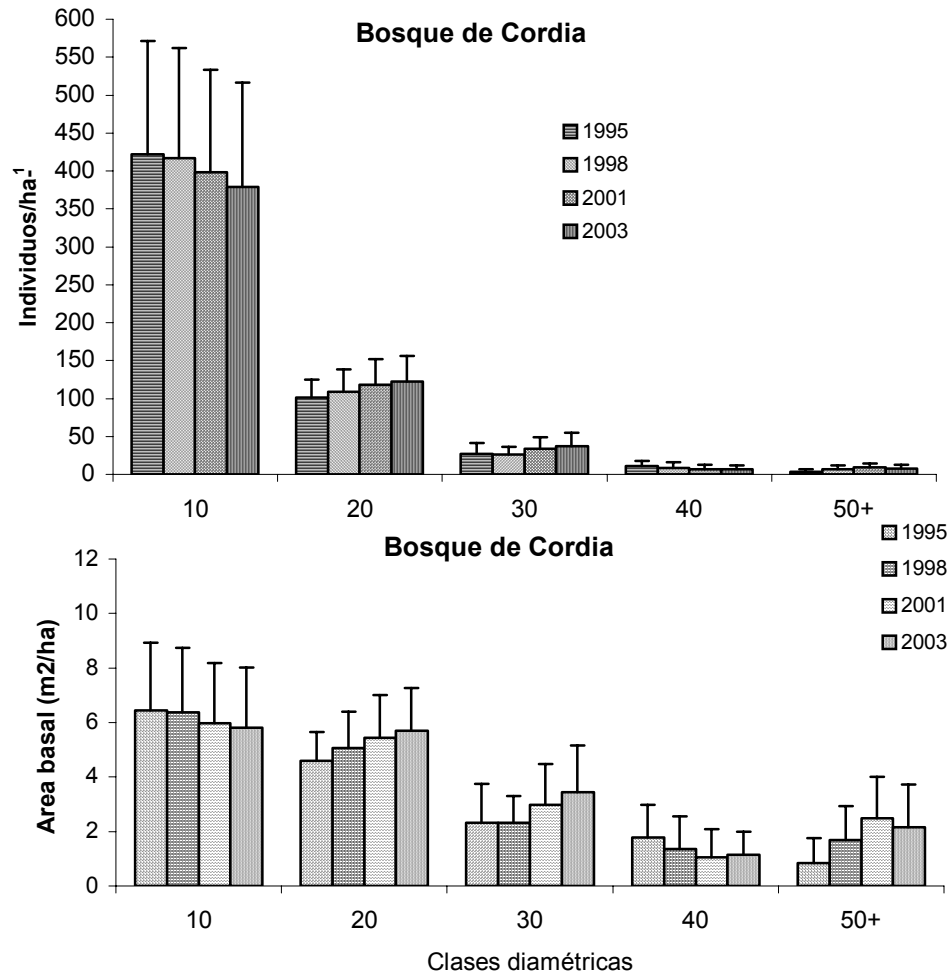
- Ross, R. 1954. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. *J. Ecology*, 42 . p 259-282.
- Sabogal, C.; Castillo, A. Carrera, F.; Castañeda, A. 2001. Aprovechamiento forestal mejorado en bosques de producción: Estudio de caso Los Filos, Río, San Juan, Nicaragua. Serie Técnica. Informe Técnico N° 323. 57 p.
- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L.; Uhl, C. 1988. Long- term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Segura, R.L. 2000. Tratamientos silviculturales aplicados al manejo de tres bloques de bosque secundario ubicado en Coope San Juan, Aguas Zarcas, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 143 p.
- Sitoe, A.A. 1992. Crecimiento diamétrico de especies maderables en un bosque húmedo tropical bajo diferentes intensidades de intervenciones. Tesis M Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE: 119 p.
- Smith, J.; Sabogal, C.; De Jong W; Kaimowitz, D. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Center for international Forestry Research (CIFOR), Occasional Paper # 13. p. 31
- Tosi, J. 1969. Mapa ecológico de Costa Rica, según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Escala 1:750 000. San José, Costa Rica, Centro Científico Tropical.
- Uhl, C.; Buschbacher, R.; Serrão EAS.1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681
- Valerio, J. 1995. Diagnóstico silvicultural. Proyecto Reforma. Cartago, Costa Rica. p. 12-24
- Valerio, J. y Salas, C. 1998. Selección de practicas silviculturales para bosques tropicales. Manual técnico. Proyecto de manejo forestal sostenible (BOLFOR). Santa Cruz, Bolivia. 2 ed. El País.77 p.

- Vásquez, A. 1994. Estudio detallado de suelos y determinación de la capacidad de uso de la tierra finca "El Cerro", Florencia de San Carlos (Alajuela, costa Rica). Informe de consultoría. San José, Costa Rica. 37 p.
- Vanclay J.K. 1991. Data requirements for developing growth models for tropical moist forests. *Comm. For. Rev.* 70: 248-271.
- Venegas, V.G. ; Camacho C, M. 2001. Efecto de un tratamiento silvicultural sobre la dinámica de un bosque secundario montano en Villa Mills, Costa Rica. CATIE, Serie Técnica/ Informe Técnico n° 322. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales (Pub. n°20). 22 p.
- Vieira, G.I.C. 1998. Dinâmica de sementes e regeneração vegetativa em florestas sucessionais da Amzônia Oriental. *In: Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people and Policy. Resúmenes Técnicas # 4, Turrialba-CATIE.* p. 89-96.
- Wadsworth, F.H. 2000. Los bosques Secundarios y su manejo *in* Producción Forestal para América Tropical. Capitulo 4: 113 –172.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seeds in tropical rain forest. *Forestry Abstracts* 44(12): 767-779

ANEXOS

Anexo 1

Distribuciones diamétricas del número de árboles y área basal (dap = 10 cm), durante todo el estudio, bosque secundario Florencia, Costa Rica.



Anexo 2

Frecuencia de árboles vivos (V) 2003 y muertos (M) 1995-2003, por clases diamétricas, en parcelas permanentes de muestreo (PPM 0.24 ha) por tipos de bosque, en el bosques secundario "Florencia", Costa Rica.

Clases diamétricas	Bosque de <i>Cordia</i>										Bosque de <i>Vochysia</i>													
	PPM 1		PPM 8		PPM 12		PPM 13		PPM 14		Total		PPM 3		PPM 6		PPM 9		PPM 10		PPM 11		Total	
	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V	M
10-19	51	17	97	37	150	38	114	24	94	26	506	142	58	15	72	9	72	21	87	23	61	7	350	75
20-29	16	3	30	5	29	2	23	8	24	0	122	18	20	1	31	0	43	6	30	1	19	1	143	9
30-39	9	3	11	1	3	1	3	0	6	1	32	6	9	0	5	0	15	0	14	0	15	0	58	0
40-49	3	0	4	1	2	0	0	0	4	2	13	3	2	0	0	0	4	0	3	0	6	0	15	0
> 50	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	4	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	3	1
N° total de muertos	23		44		41		32		29		169		16		9		27		25		8		85	
N° total vivos 2003	81		143		184		140		129		677		90		108		135		135		101		569	
% de muertos/año	3.5		3.8		2.8		2.9		2.8		3.1		2.2		1.0		2.5		2.3		1.0		1.9	

Anexo 3a. Bosque de Cordia (BC): Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 8 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

#	Especies	NR	%	Especies	NM	%
1	<i>Vernonia triflosculosa</i>	20	13	Vernonia triflosculosa	56	33
2	<i>Dendropanax arboreus</i>	18	12	<i>Desconocido</i>	36	21
3	<i>Vochysia ferruginea</i>	14	9	<i>Miconia argentea</i>	20	12
4	<i>Nectandra umbrosa</i>	7	4	<i>Cordia alliodora</i>	14	8
5	<i>Miconia argentea</i>	6	4	<i>Miconia affinis</i>	7	4
6	<i>Vochysia guatemalensis</i>	5	3	<i>Aiouea sp.</i>	5	3
7	<i>Miconia affinis</i>	5	3	<i>Hampea appendiculata</i>	4	2
8	<i>Xylopia sericophylla</i>	4	3	<i>Stemmadenia donnell-smith</i>	4	2
9	<i>Hampea appendiculata</i>	4	3	<i>Inga chocoensis</i>	3	2
10	<i>Guatteria diospyroides</i>	4	3	<i>Inga sp.</i>	2	1
11	<i>Pseudolmedia spuria</i>	3	2	<i>Nectandra umbrosa</i>	2	1
12	<i>Otoba novogranatensis</i>	3	2	<i>Trichospermum grewiifolium</i>	2	1
13	<i>Clarisia biflora</i>	3	2	<i>Bactris sp. 01</i>	1	1
14	<i>Casearia sylvestris</i>	3	2	<i>Dendropanax arboreus</i>	1	1
15	<i>Amyris pinnata</i>	3	2	<i>Ficus pertusa</i>	1	1
16	<i>Virola sebifera</i>	2	1	<i>Gliricidia sepium</i>	1	1
17	<i>Virola koschnyi</i>	2	1	<i>Goethalsia meiantha</i>	1	1
18	<i>Simarouba amara</i>	2	1	<i>Inga oerstediana</i>	1	1
19	<i>Ocotea praetermissa</i>	2	1	<i>Lacistema aggregatum</i>	1	1
20	<i>Lonchocarpus oliganthus</i>	2	1	<i>Miconia sp.</i>	1	1
21	<i>Goethalsia meiantha</i>	2	1	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	1	1
22	<i>Cupania rufescens</i>	2	1	<i>Nectandra salicina</i>	1	1
23	<i>Cupania glabra</i>	2	1	<i>Ocotea sp.</i>	1	1
24	<i>Chionanthus panamensis</i>	2	1	<i>Rollinia pittieri</i>	1	1
25	<i>Alchornea costaricensis</i>	2	1	<i>Virola koschnyi</i>	1	1
26	<i>Cordia alliodora</i>	1	1	<i>Vochysia ferruginea</i>	1	1
27	<i>Rollinia pittieri</i>	1	1	Total	169	100
28	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	1	1			
29	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	1	1			
30	<i>Zanthoxylum acuminatum</i>	1	1			
31	<i>Xylopia sericea</i>	1	1			
32	<i>Trichospermum grewiifolium</i>	1	1			
33	<i>Swartzia cubensis</i>	1	1			
34	<i>Stemmadenia donnell-smith</i>	1	1			
35	<i>Senna papillosa</i>	1	1			
36	<i>Psychotria grandis</i>	1	1			

Continua..... Anexo 3a

#	Especies	NR	%
37	<i>Ocotea sp.</i>	1	1
38	<i>Miconia punctata</i>	1	1
39	<i>Matayba oppositifolia</i>	1	1
40	<i>Malpighia albiflora</i>	1	1
41	<i>Licaria misantlae</i>	1	1
42	<i>Lennea viridiflora</i>	1	1
43	<i>Lacmellea panamensis</i>	1	1
44	<i>Koanophyllon pittieri</i>	1	1
45	<i>Inga sapindoides</i>	1	1
46	<i>Inga oerstediana</i>	1	1
47	<i>Guarea rhopalocarpa</i>	1	1
48	<i>Ficus yoponensis</i>	1	1
49	<i>Ficus pertusa</i>	1	1
50	<i>Faramea occidentalis</i>	1	1
51	<i>Eugenia mexicana</i>	1	1
52	Desconocido	1	1
53	<i>Cupania cinerea</i>	1	1
54	<i>Colubrina spinosa</i>	1	1
55	<i>Cinnamomum triplinerve</i>	1	1
56	<i>Brosimum lactescense</i>	1	1
57	<i>Beilschmiedia costaricense</i>	1	1
58	<i>Apeiba membranacea</i>	1	1
59	<i>Allophylus psilospermus</i>	1	1
Total		156	100

Anexo 3b. Bosque de Vochysia (BV): Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 8 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

#	Especies	NR	%	Especies	NM	%
1	<i>Xylopia sericophylla</i>	49	38	<i>Vochysia ferruginea</i>	42	49
2	<i>Vochysia ferruginea</i>	12	9	Desconocido	6	7
3	<i>Dendropanax arboreus</i>	11	8	<i>Vernonia triflosculosa</i>	5	6
4	<i>Nectandra umbrosa</i>	8	6	<i>Miconia sp.</i>	5	6
5	<i>Vernonia triflosculosa</i>	6	5	<i>Miconia argentea</i>	4	5
6	<i>Simarouba amara</i>	6	5	<i>Vochysia guatemalensis</i>	3	4
7	<i>Inga chocoensis</i>	4	3	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	3	4
8	<i>Syzygium jambos</i>	3	2	<i>Xylopia sericophylla</i>	2	2
9	<i>Myrciaria floribunda</i>	3	2	<i>Miconia punctata</i>	2	2
10	<i>Cupania costaricensis</i>	3	2	<i>Hampea appendiculata</i>	2	2
11	<i>Protium schippii</i>	2	2	<i>Cordia alliodora</i>	1	1
12	<i>Ocotea sp.</i>	2	2	<i>Dendropanax arboreus</i>	1	1
13	<i>Koanophyllon pittieri</i>	2	2	<i>Rollinia pittieri</i>	1	1
14	<i>Calophyllum brasiliense</i>	2	2	<i>Inga chocoensis</i>	1	1
15	<i>Cordia alliodora</i>	1	1	<i>Nectandra umbrosa</i>	1	1
16	<i>Vochysia guatemalensis</i>	1	1	<i>Nectandra membranacea</i>	1	1
17	<i>Virola sebifera</i>	1	1	<i>Lennea viridiflora</i>	1	1
18	<i>Virola koschnyi</i>	1	1	<i>Graffenrieda galeottii</i>	1	1
19	<i>Sclerolobium costaricense</i>	1	1	<i>Cupania glabra</i>	1	1
20	<i>Pseudolmedia spuria</i>	1	1	<i>Cupania cinerea</i>	1	1
21	<i>Persea caerulea</i>	1	1	<i>Brosimum alicastrum</i>	1	1
22	<i>Otoba novogranatensis</i>	1	1	Total	85	100
23	<i>Myrcia splendens</i>	1	1			
24	<i>Lonchocarpus guatemalensi</i>	1	1			
25	<i>Licaria misantlae</i>	1	1			
26	<i>Lennea viridiflora</i>	1	1			
27	<i>Inga sertulifera</i>	1	1			
28	<i>Inga sapindoides</i>	1	1			
29	<i>Inga pezizifera</i>	1	1			
30	Desconocido	1	1			
31	<i>Alchornea costaricensis</i>	1	1			
	Total	130	100			

	Hymenolobium mesoamericanum			X
	Lennea viridiflora	X	X	X
	Lonchocarpus guatemalensis		X	
	Lonchocarpus macrophyllus			X
	Lonchocarpus oliganthus	X		
	Lonchocarpus sp.			X
	Platymiscium pinnatum	X		
	Pterocarpus rohrii	X		
	Swartzia cubensis	X		X
FLACOURTIACEAE	Casearia corymbosa	X		X
	Casearia sp.	X		
	Casearia sylvestris	X		
	Lacistema aggregatum	X		X
HIPPOCASTANACEAE	Billia colombiana	X		
LAURACEAE	Beilschmiedia costaricensis	X		X
	Beilschmiedia sp.	X		X
	Cinnamomum triplinerve	X		
	Desconocido	X	X	X
	Licaria misantlae	X	X	
	Nectandra hihua			X
	Nectandra membranacea	X	X	X
	Nectandra salicina	X		X
	Nectandra umbrosa	X	X	X
	Ocotea hartshorniana	X		
	Ocotea leucoxylon	X		X
	Ocotea macropoda	X		
	Ocotea praetermissa	X		X
	Ocotea sp.	X	X	X
	Persea caerulea		X	X
MAGNOLIACEAE	Talauma gloriensis	X	X	
MALPIGHIACEAE	Malpighia albiflora	X		
MALVACEAE	Hampea appendiculata	X	X	X
MELASTOMATAACEAE	Conostegia rufescens	X		
	Conostegia setifera	X		
	Graffenrieda galeottii			X
	Miconia affinis	X		X
	Miconia argentea	X	X	X
	Miconia ligulata			X
	Miconia punctata	X	X	
MELIACEAE	Cedrela odorata	X		
	Guarea kunthiana	X		
	Guarea rhopalocarpa	X		X
	Trichilia martiana			X
	Trichilia quadrijuga			X
MONIMIACEAE	Siparuna pauciflora	X		
MORACEAE	Brosimum lactescens	X	X	
	Clarisia biflora	X		
	Ficus americana	X		
	Ficus cahuitensis			X

Continua.....				
	<i>Ficus costaricana</i>	X	X	
	<i>Ficus nymphaeifolia</i>			X
	<i>Ficus yoponensis</i>	X		
	<i>Pseudolmedia spuria</i>	X	X	X
	<i>Sorocea pubivena</i>	X		
	<i>Trophis racemosa</i>			X
MYRISTICACEAE	<i>Otoba novogranatensis</i>	X	X	X
	<i>Virola koschnyi</i>	X	X	X
	<i>Virola sebifera</i>	X	X	X
MYRTACEAE	<i>Eugenia mexicana</i>	X		X
	<i>Myrcia splendens</i>		X	X
	<i>Myrciaria floribunda</i>		X	
	<i>Syzygium jambos</i>		X	
OLEACEAE	<i>Chionanthus panamensis</i>	X		
RHAMNACEAE	<i>Colubrina spinosa</i>	X		
RUBIACEAE	<i>Chimarrhis parviflora</i>	X		
	<i>Coutarea hexandra</i>	X		
	<i>Faramea occidentalis</i>	X		X
	<i>Psychotria grandis</i>	X		
RUTACEAE	<i>Amyris pinnata</i>	X	X	X
	<i>Zanthoxylum acuminatum</i>	X		
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	X		
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	X	X	
	<i>Zanthoxylum sp.</i>		X	
SAPINDACEAE	<i>Allophylus psilospermus</i>	X		
	<i>Cupania cinerea</i>	X	X	X
	<i>Cupania costaricensis</i>	X	X	X
	<i>Cupania glabra</i>	X		
	<i>Cupania rufescens</i>	X		X
	<i>Matayba oppositifolia</i>	X		
	<i>Vouarana anomala</i>	X	X	X
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum cainito</i>		X	
	<i>Pouteria subrotata</i>			X
SIMAROUBACEAE	<i>Simarouba amara</i>	X	X	X
SOLANACEAE	<i>Cestrum nocturnum</i>			X
STAPHYLEACEAE	<i>Turpinia occidentalis</i>	X		X
TILIACEAE	<i>Apeiba membranacea</i>	X		X
	<i>Apeiba tibourbou</i>		X	X
	<i>Goethalsia meiantha</i>	X	X	X
	<i>Luehea seemannii</i>	X	X	
	<i>Trichospermum grewiifolium</i>	X		X
ULMACEAE	<i>Trema micrantha</i>			X
VERBENACEAE	<i>Aegiphila mollis</i>			X
	<i>Vitex cooperi</i>			X
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia ferruginea</i>	X	X	X
	<i>Vochysia guatemalensis</i>	X	X	X

Anexo 5a. Rodal testigo: Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 10 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

#	Especies	NR	%	Especies	NM	%
1	<i>Xylopia sericophylla</i>	28	23.9	<i>Vernonia triflosculosa</i>	38	33.0
2	<i>Vernonia triflosculosa</i>	17	14.5	Desconocido	12	10.4
3	<i>Dendropanax arboreus</i>	8	6.8	<i>Miconia sp.</i>	9	7.8
4	<i>Miconia affinis</i>	6	5.1	<i>Cordia alliodora</i>	6	5.2
5	<i>Vochysia ferruginea</i>	6	5.1	<i>Inga sp.</i>	5	4.3
6	<i>Nectandra umbrosa</i>	5	4.3	<i>Miconia affinis</i>	5	4.3
7	<i>Amyris pinnata</i>	4	3.4	<i>Hampea appendiculata</i>	4	3.5
8	<i>Otoba novogranatensis</i>	3	2.6	<i>Miconia argentea</i>	4	3.5
9	<i>Calophyllum brasiliense</i>	2	1.7	<i>Stemmadenia donnell-smith</i>	4	3.5
10	<i>Cupania costaricensis</i>	2	1.7	<i>Goethalsia meiantha</i>	3	2.6
11	<i>Inga chocoensis</i>	2	1.7	<i>Inga chocoensis</i>	3	2.6
12	<i>Lonchocarpus oliganthus</i>	2	1.7	<i>Rollinia pittieri</i>	2	1.7
13	<i>Persea caerulea</i>	2	1.7	<i>Saurauia sp.</i>	2	1.7
14	<i>Protium schippii</i>	2	1.7	<i>Vochysia ferruginea</i>	2	1.7
15	<i>Virola koschnyi</i>	2	1.7	<i>Vochysia guatemalensis</i>	2	1.7
16	<i>Vochysia guatemalensis</i>	2	1.7	<i>Xylopia sericophylla</i>	2	1.7
17	<i>Allophylus psilospermus</i>	1	0.9	<i>Cupania glabra</i>	1	0.9
18	<i>Beilschmiedia costaricensis</i>	1	0.9	<i>Dendropanax arboreus</i>	1	0.9
19	<i>Clarisia biflora</i>	1	0.9	<i>Ficus sp.</i>	1	0.9
20	<i>Colubrina spinosa</i>	1	0.9	<i>Gliricidia sepium</i>	1	0.9
21	<i>Cordia alliodora</i>	1	0.9	<i>Graffenrieda galeottii</i>	1	0.9
22	<i>Cupania rufescens</i>	1	0.9	<i>Inga oerstediana</i>	1	0.9
23	<i>Eugenia mexicana</i>	1	0.9	<i>Lacistema aggregatum</i>	1	0.9
24	<i>Guarea rhopalocrpa</i>	1	0.9	<i>Lennea viridiflora</i>	1	0.9
25	<i>Guatteria diospyroides</i>	1	0.9	<i>Nectandra salicina</i>	1	0.9
26	<i>Hampea appendiculata</i>	1	0.9	<i>Nectandra umbrosa</i>	1	0.9
27	<i>Lacistema aggregatum</i>	1	0.9	<i>Ocotea sp.</i>	1	0.9
28	<i>Licaria misantlae</i>	1	0.9	<i>Virola koschnyi</i>	1	0.9
29	<i>Lonchocarpus guatemalensi</i>	1	0.9	Total	115	100
30	<i>Malpighia albiflora</i>	1	0.9			
31	<i>Myrciaria floribunda</i>	1	0.9			
32	<i>Ocotea praetermissa</i>	1	0.9			
33	<i>Ocotea sp.</i>	1	0.9			
34	<i>Pseudolmedia spuria</i>	1	0.9			
35	<i>Rollinia pittieri</i>	1	0.9			
36	<i>Senna papillosa</i>	1	0.9			
37	<i>Simarouba amara</i>	1	0.9			
38	<i>Stemmadenia donnell-smith</i>	1	0.9			
39	<i>Virola sebifera</i>	1	0.9			
40	<i>Zanthoxylum acuminatum</i>	1	0.9			
Total		117	100			

Anexo 5b . Rodal tratado: Lista de especies del número de individuos reclutados (NR) y su porcentaje (%) del total y también las especies del número de individuos muertos (NM), ocurrido durante 10 años de estudio. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

#	Especies	NR	%	Especies	NM	%
1	<i>Xylopia sericophylla</i>	26	12.9	<i>Vernonia triflosculosa</i>	18	21
2	<i>Dendropanax arboreus</i>	22	10.9	<i>Miconia sp.</i>	13	15
3	<i>Vochysia ferruginea</i>	16	7.9	<i>Vochysia ferruginea</i>	13	15
4	<i>Hampea appendiculata</i>	15	7.4	<i>Miconia argentea</i>	10	11
5	<i>Vernonia triflosculosa</i>	15	7.4	<i>Cordia alliodora</i>	9	10
6	<i>Inga sertulifera</i>	6	3.0	<i>Hampea appendiculata</i>	5	6
7	<i>Lennea viridiflora</i>	6	3.0	<i>Desconocido</i>	4	5
8	<i>Nectandra umbrosa</i>	6	3.0	<i>Trema micrantha</i>	3	3
9	<i>Goethalsia meiantha</i>	5	2.5	<i>Cecropia sp.</i>	2	2
10	<i>Cupania costaricensis</i>	4	2.0	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	2	2
11	<i>Lacistema aggregatum</i>	4	2.0	<i>Rollinia pittieri</i>	2	2
12	<i>Rollinia pittieri</i>	4	2.0	<i>Simarouba amara</i>	2	2
13	<i>Vochysia guatemalensis</i>	4	2.0	<i>Inga chocoensis</i>	1	1
14	<i>Amyris pinnata</i>	3	1.5	<i>Inga sp.</i>	1	1
15	<i>Cordia alliodora</i>	3	1.5	<i>Miconia affinis</i>	1	1
16	<i>Inga chocoensis</i>	3	1.5	<i>Ocotea hartshorniana</i>	1	1
17	<i>Inga sapindoides</i>	3	1.5	Total	87	100
18	<i>Miconia argentea</i>	3	1.5			
19	<i>Ocotea leucoxylon</i>	3	1.5			
20	<i>Pseudolmedia spuria</i>	3	1.5			
21	<i>Swartzia cubensis</i>	3	1.5			
22	<i>Apeiba tibourbou</i>	2	1.0			
23	Cupania cinerea	2	1.0			
24	<i>Desconocido</i>	2	1.0			
25	<i>Inga punctata</i>	2	1.0			
26	<i>Ocotea praetermissa</i>	2	1.0			
27	<i>Simarouba amara</i>	2	1.0			
28	Virola koschnyi	2	1.0			
29	<i>Bactris sp. 02</i>	1	0.5			
30	<i>Beilschmiedia costaricensis</i>	1	0.5			
31	<i>Casearia corymbosa</i>	1	0.5			
32	<i>Cecropia obtusifolia</i>	1	0.5			
33	<i>Clethra mexicana</i>	1	0.5			
34	<i>Clusia aff. cylindrica</i>	1	0.5			
35	<i>Cupania rufescens</i>	1	0.5			
36	<i>Dalbergia melanocardium</i>	1	0.5			

Continuación..... Anexo 5b

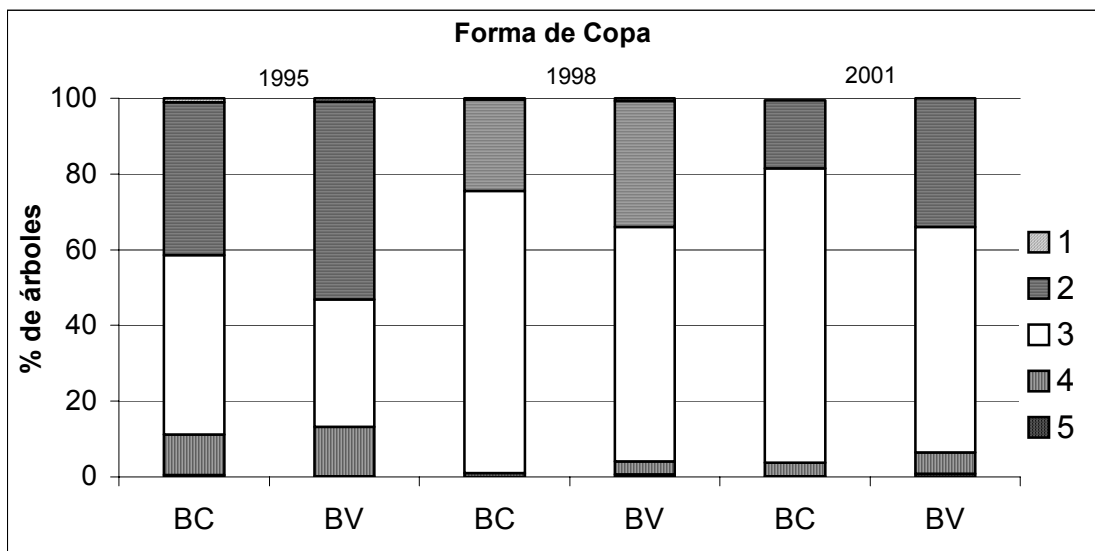
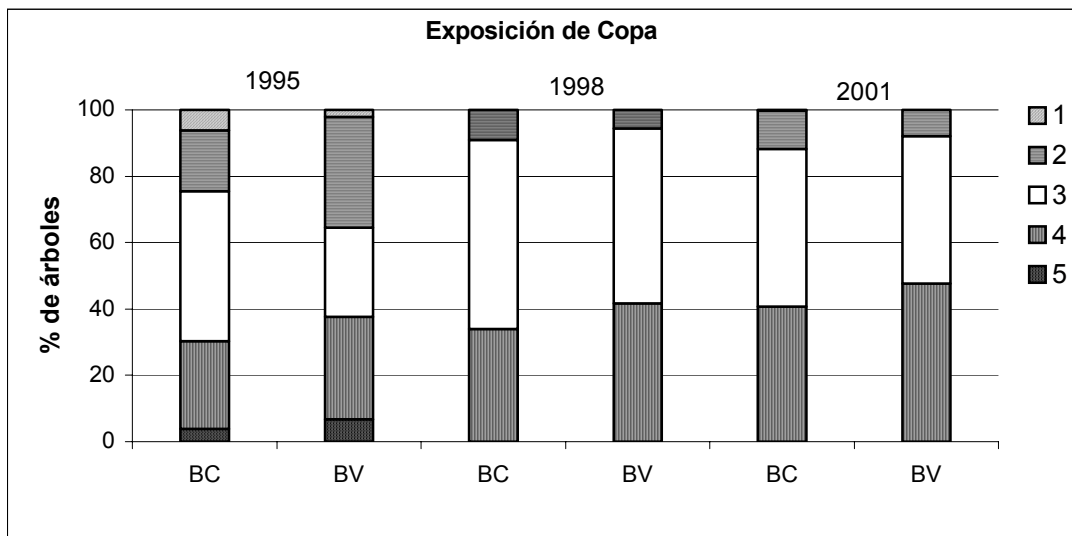
#	Especies	NR	%
37	<i>Dichapetalum donnell-smit</i>	1	0.5
38	<i>Faramea occidentalis</i>	1	0.5
39	<i>Ficus nymphaeifolia</i>	1	0.5
40	<i>Graffenrieda galeottii</i>	1	0.5
41	<i>Guarea rhopalocarpa</i>	1	0.5
42	<i>Inga leiocalycina</i>	1	0.5
43	<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	1	0.5
44	<i>Lonchocarpus sp.</i>	1	0.5
45	<i>Miconia affinis</i>	1	0.5
46	<i>Miconia ligulata</i>	1	0.5
47	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	1	0.5
48	<i>Nectandra hihua</i>	1	0.5
49	<i>Nectandra membranacea</i>	1	0.5
50	<i>Ocotea sp.</i>	1	0.5
51	<i>Otoba novogranatensis</i>	1	0.5
52	<i>Trema micrantha</i>	1	0.5
53	<i>Trichilia martiana</i>	1	0.5
54	<i>Trichilia quadrijuga</i>	1	0.5
55	<i>Trichospermum grewiifoliu</i>	1	0.5
56	<i>Trophis racemosa</i>	1	0.5
57	<i>Virola sebifera</i>	1	0.5
58	<i>Vouarana anomala</i>	1	0.5
59	<i>Xylopia sericea</i>	1	0.5
Total		202	100

Anexo 6

Distribución en porcentaje del número de árboles ($dap \geq 10$ cm) con exposición de copa y forma de copa evaluación en el BC (Bosque de Cordia) y BV (Bosque de Vochysia). Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

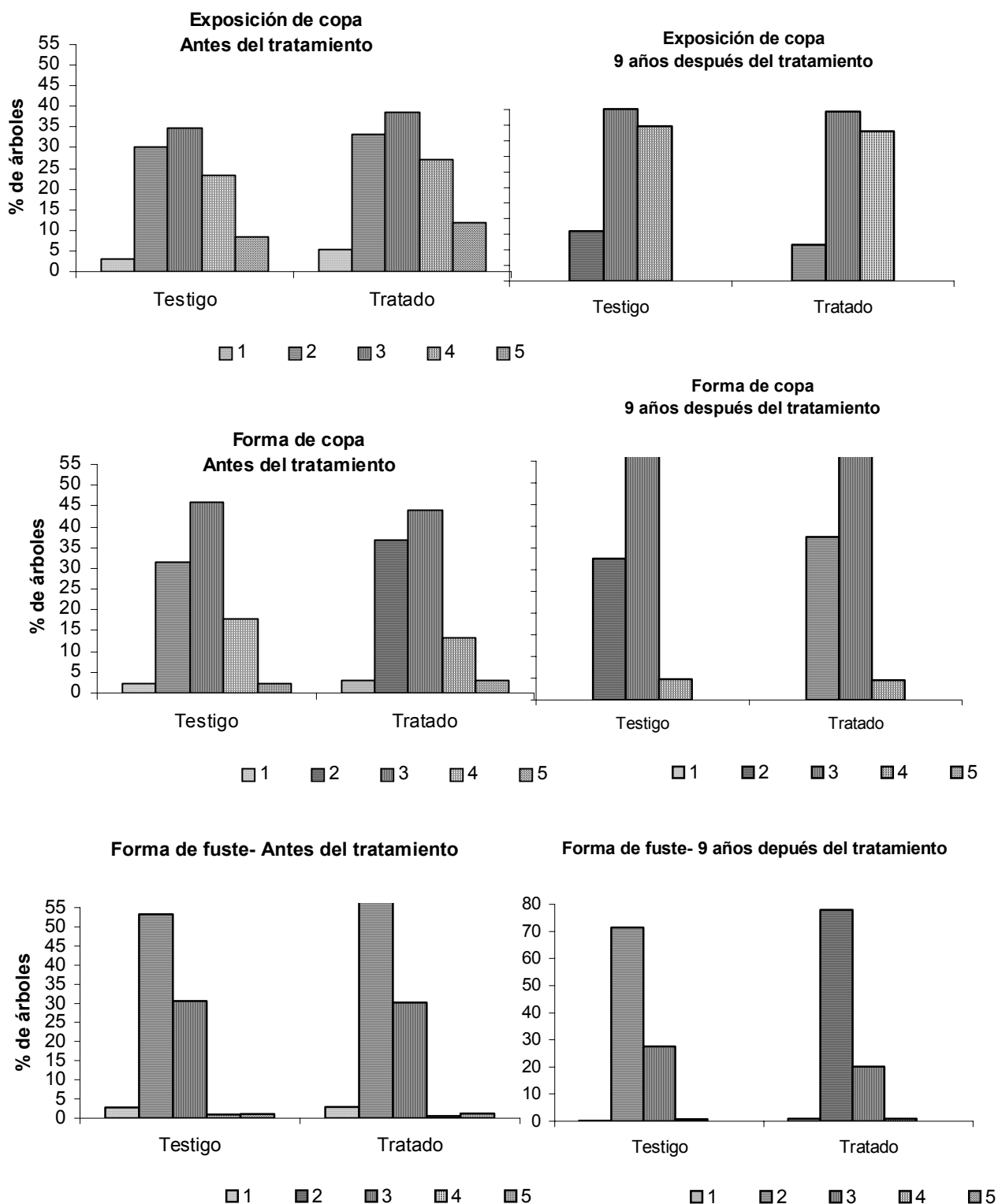
Categoría de exposición de Copa: 1= Emergente, copa recibe completa iluminación; 2= Llena de iluminación superior; 3=Alguna Iluminación ; 4= Iluminación lateral; 5=Ninguna.

Forma de Copa: 1=Círculo entero, 2=Círculo irregular; 3=Medio círculo; 4= Menos de medio círculo; 5= Solamente pocas ramas.



Anexo 7

Distribución en porcentaje del número de árboles ($dap \geq 10$ cm) con exposición de copa y forma de copa en parcelas tratada y parcelas testigo en el Bosque Florencia, Costa Rica. Exposición de copa: 1 = Emergente copa recibe completa iluminación; 2 = Llena de iluminación superior; 3 = Alguna iluminación superior 4 = Iluminación lateral solamente; 5 = Ninguna. Forma de copa: 1 = Circulo entero o completo; 2 = círculo irregular 3 = Medio círculo 4 = menos de medio círculo 5 = Pocas ramas. Forma de fuste: 1 = Actualmente maderable; 2 = potencialmente maderable; 3 = Deformada; 4 = Dañada; 5 = Podrida



Anexo 8

Distribución en porcentaje del número de árboles ($dap \geq 10$ cm) por categoría de exposición de copa de las especies comunes tanto en el rodal testigo y en el rodal tratado. Bosque secundario Florencia, Costa Rica.

Exposición de copa: 1=Emergente, copa recibe completa iluminación; 2=Llena de iluminación superior; 3=Alguna iluminación ; 4=Iluminación lateral; 5=Ninguna.

VOCHF = *Vochysia ferruginea* **CORDAL** = *Cordia alliodora* **ROLLPI** = *Rollinia pittieri*

DENDAR = *Dendropanax arboreus* **XYLOSE** = *Xylophia sericophylla* **VERNTR** = *Vernonia triflosculosa*

VOCHGU = *Vochysia guatemalensis*

