

# Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica

## Su valor para la conservación o uso comercial

**Braulio Vílchez Alvarado<sup>1</sup>; Robin L. Chazdon<sup>2</sup>; Víctor Milla Quesada<sup>3</sup>**

Debido al incremento en la cobertura de los bosques secundarios en los últimos años (Proyecto Estado de la Nación 2001), estos sitios, dependiendo de sus características, podrían ser considerados en los planes de conservación o de aprovechamiento en Costa Rica. Estas opciones, sin embargo, dependen de características que varían grandemente con el sitio, como zona de vida, edad, composición florística, área basal, densidad, diámetro promedio y biomasa. La combinación de esos factores determina qué uso sería el mejor, tanto en términos económicos como ecológicos.



Foto: Robin Chazdon.

<sup>1</sup> Profesor e investigador Instituto Tecnológico de Costa Rica. [bvilchez@itcr.ac.cr](mailto:bvilchez@itcr.ac.cr)

<sup>2</sup> Profesora e Investigadora Departamento de Ecología y Biología Evolutiva University of Connecticut. [chazdon@uconnvm.uconn.edu](mailto:chazdon@uconnvm.uconn.edu)

<sup>3</sup> Instituto Tecnológico de Costa Rica. [vmilla@gmail.com](mailto:vmilla@gmail.com)

## Resumen

El trabajo se realizó en bosques secundarios del trópico húmedo de bajura, en la región Huetar Norte de Costa Rica. Con el objetivo de cuantificar los cambios en la estructura y diversidad de árboles en estos bosques, en 1997 se montaron cuatro parcelas permanentes de diferentes edades: Cuatro Ríos (25 años), Lindero El Peje (20 años), La Tirimbina (15 años) y Lindero Sur (12 años). Las parcelas medían 50 m x 200 m (1 ha), subdivididas en 100 subparcelas de 10 m x 10 m. En cada una se evaluó al dap, la abundancia, el número y riqueza de especies, el área basal, la altura total, el incremento corriente anual y la biomasa de todos los árboles  $\geq 10$  cm dap. Tras ocho años de evaluaciones, la densidad tendió a disminuir conforme aumentó la edad de los sitios, y los lugares más jóvenes tendieron hacia el aumento del número de individuos; sin embargo, los de mayor edad siguen teniendo mayor densidad. En ningún lugar hubo un cambio importante en la riqueza de especies. El área basal en los cuatro bosques evaluados aumentó con la maduración. El incremento medio anual fue: Cuatro Ríos 1,1 mm, El Peje 1,4 mm, Tirimbina 2,7 mm y Lindero Sur 3,5 mm. Las especies comerciales rondan entre 35 y 40% del total de especies encontradas y representan más del 70% del área basal del bosque. La biomasa también se incrementó con la edad del bosque excepto en La Tirimbina, donde se obtuvieron los valores más bajos.

**Palabras claves:** Bosque secundario; bosque tropical húmedo; regeneración natural; protección forestal; dinámica de la población..

## Summary

### **Regeneration dynamics in four tropical secondary forests in Northern Costa Rica; their value for conservation and commercial use.**

Our study was conducted in lowland secondary forests in the Huetar Norte region of Costa Rica. In 1997, four different-age permanent simple plots were established with the objective of quantifying changes in the structure and diversity of trees: Cuatro Rios (25 years old), Lindero El Peje (20 yr old), Tirimbina (15 yr old), and Lindero Sur (12 yr old). Each 1 ha plot measured 50 x 200 m, divided into 100 subplots of 10 x 10 m. Within each plot, annual surveys were conducted, measuring DBH, abundance, species density, and species richness for all trees  $\geq 10$  cm DBH. From these measurements we calculated annual diameter increment, basal area, and aboveground biomass increment. Over eight years, tree density tended to decrease in older plots, whereas the youngest plots showed increases in the number of individuals; nevertheless, older plots had a higher density of trees. Species richness of trees showed little or no change over time. The basal area and aboveground biomass for all four plots increased within plots over time as well as with initial plot age. Mean annual diameter increments were: 1.1 mm/yr in Cuatro Rios, 1.4 mm/yr in Lindero el Peje, 2.7 mm/yr in Tirimbina, and 3.5 mm/yr in Lindero Sur. Commercial tree species composed between 35-40% of all species and represented more than 70% of the basal area.

**Keywords:** Secondary forest; tropical moist forest; natural regeneration; forest protection; dynamics.

## Introducción

Los bosques tropicales cubren tan solo el 7% de la superficie del planeta, pero albergan más de la mitad de la riqueza mundial de especies (Wilson 1988). A pesar de la existencia de vastas áreas de bosque, de continuar la tasa actual de deforestación, estos bosques desaparecerán en un tiempo

relativamente corto (Laurance et ál. 2001). Sólo en la década de 1981 a 1990, América tropical perdió 74 millones de hectáreas de bosque a una tasa anual de deforestación del 0,75% (Whitmore 1997), principalmente en los bosques húmedos de tierras bajas (50,8 millones de hectáreas). Según FAO (2007) el índice de deforestación en

México y América Central alcanza el 1,2 % por año.

En Costa Rica, específicamente, la pérdida total de bosque en el periodo 1986-1991 fue de 2250 km<sup>2</sup> y la tasa de deforestación estimada fue de 450 km<sup>2</sup> por año, o 4,2% anual (Sánchez Azofeifa et ál. 2001). Sin embargo, la tasa de deforestación ha venido disminuyendo

progresivamente en el país desde mediados de la década de 1980. Así, de unas 60.000 ha por año en los años 1960-70, bajó a 43.000 ha en 1983, 13.000 en 1993 y, finalmente, a un promedio de 5.000 ha en los últimos cinco años. Entre las razones para que se haya dado esta reducción están: el establecimiento de áreas protegidas, cambios en la legislación forestal, cambios en el uso de la tierra, pago por servicios ambientales y problemas que enfrenta la ganadería. Como resultado, la cobertura forestal aumentó del 32% del territorio nacional en 1990 a 43,5% en 1999 (Proyecto Estado de la Nación 2001). Dentro de esta cobertura se toman en cuenta todas las formas de bosque, desde primarios, secundarios y humedales como manglares y yolillales, hasta las plantaciones forestales.

Sin embargo, como consecuencia de la severa deforestación que antes se dio, hubo una fuerte tendencia a la creación de paisajes fragmentados de tamaños y formas variables, inmersos en una matriz de hábitos transformados y usos variados del suelo que aún se mantienen en el paisaje de la Región Noreste del Atlántico de Costa Rica. Dichos paisajes fragmentados guardan gran similitud con los archipiélagos, y muestran una correlación positiva entre área y número de especies y estado en que se encuentran (las islas grandes albergan más especies que las islas pequeñas -teoría de la biogeografía de islas) (Simberloff 1988). Una visión generalizada de estos conceptos permite entender mejor la formación y desarrollo de parches, o conjunto de paisajes ecológicos o metapoblaciones constituidos por varios tipos de usos del suelo. En consecuencia, los bosques secundarios, a escala regional, son un mosaico de poblaciones pequeñas, cada una con su propia dinámica, donde la migración es baja y todos los parches tienen la probabilidad de desaparecer según diferentes factores.

Un bosque secundario es el crecimiento forestal que se produce naturalmente después de una modificación drástica del bosque previo causada por intervención humana o por catástrofes naturales (Müller et ál 1992). En este entorno de variabilidad de usos del suelo y de activa regeneración y dinámica, el estudio y entendimiento del potencial de los bosques secundarios tropicales se incrementó en los últimos años. Estos ecosistemas representan una opción para la posible recuperación y continuidad de la cobertura vegetal (Chazdon 2003), y de las poblaciones animales y otras formas de vida que viven en ellos (Duna 2004). Uno de los propósitos de los estudios en este campo es la valoración de los ecosistemas como fuentes principales de ingresos, tanto ecológicos como económicos. El rápido crecimiento que caracteriza a los bosques secundarios tropicales, sumado a la presión que actualmente sufren los bosques primarios, les confiere a los bosques secundarios un enorme potencial de manejo que, lamentablemente, se ha explotado poco (Guariguata y Kattan 2002).

En el variado contexto paisajístico, los bosques secundarios tropicales cumplen un papel importante. Entre los diferentes tipos de usos del suelo en el ámbito regional -bosques introducidos, árboles en pastizales, bosques maduros, plantaciones forestales, humedales-, los bosques secundarios sirven como modelos de rehabilitación de zonas degradadas (Lugo 1992), como refugios de biodiversidad (Lamb et ál. 2005), como fuente de productos no maderables (Chazdon y Coe 1999), como protección de fuentes de agua y contra la erosión (Fearnside y Guimaraes 1996).

Por la importancia de la conservación de la biodiversidad en paisajes deforestados y su potencial para el manejo forestal, se planteó el objetivo de cuantificar, durante ocho años, los cambios en

la estructura y diversidad de árboles en cuatro bosques secundarios de diferentes edades. El estudio es una continuación de los trabajos iniciados por Redondo et ál. (2001) en bosques secundarios del trópico húmedo costarricense en Sarapiquí. El área es un corredor biológico importante entre la reserva Indio-Maíz en Nicaragua y el Parque Nacional Braulio Carrillo en Costa Rica, e incluye la Estación Biológica La Selva. Aproximadamente el 58% de la región tiene algún tipo de cobertura forestal, lo que implica que un alto porcentaje son tierras sin protección. La temperatura media anual en la zona es de 25,3°C, y la precipitación media anual alcanza los 3700 mm, con una época menos lluviosa en enero y febrero. Según la clasificación de Holdridge (1978), el área pertenece a la zona de vida bosque muy húmedo tropical.

Para este estudio se analizaron los datos de cuatro parcelas permanentes de diferentes edades entre 1997 y 2004. Las parcelas miden 50 m x 200 m (una hectárea), divididas en 100 subparcelas de 10 m x 10 m. Dentro de cada una de las parcelas se evaluó el diámetro a la altura del pecho (1,30 m de altura), la altura total, el incremento corriente anual, el área basal, la abundancia y la biomasa. Para la determinación de biomasa se utilizó una ecuación alométrica desarrollada por Brown (1997) para bosques húmedos tropicales, la cual fue también utilizada por Clark y Clark (2000) en estudios de biomasa en bosques primarios en la Estación Biológica La Selva. Como especies comerciales se consideraron las citadas por Jiménez et ál. (2002). Los sitios de estudio fueron: Lindero El Peje, con 20 años de edad al año de establecimiento y Lindero Sur (12 años), ambos ubicados en la Estación Biológica La Selva; La Tirimbina (15 años) y Cuatro Ríos (25 años) localizados en La Virgen de Sarapiquí.

## Resultados

### Densidad y riqueza de especies

Se observó que la densidad de árboles con dap >10 cm en los bosques maduros se mantuvo estable (Lindero El Peje) o disminuyó (Cuatro Ríos); en los sitios más jóvenes, en cambio, se presentó un incremento en el número de individuos por hectárea (Fig. 1). En Lindero Sur y La Tirimbina se dio una disminución en la cantidad de individuos durante el último año, pero predomina la tendencia creciente en la densidad. Pese a esto, los sitios con mayor densidad son los de mayor edad, aun en los primeros años de

estudio cuando esos bosques tenían la edad del Lindero Sur y Tirimbina al final de la investigación. Respecto al número de especies, se observa una tendencia al incremento en los bosques más jóvenes conforme pasan los años. Lindero Sur (19 años al final del estudio) presentó 46 especies y La Tirimbina (22 años) 63 especies (Fig. 2). Los sitios de mayor edad fueron los que presentaron mayor número de especies: Lindero El Peje (27 años) y Cuatro Ríos (32 años) mostraron 66 y 81 especies respectivamente.

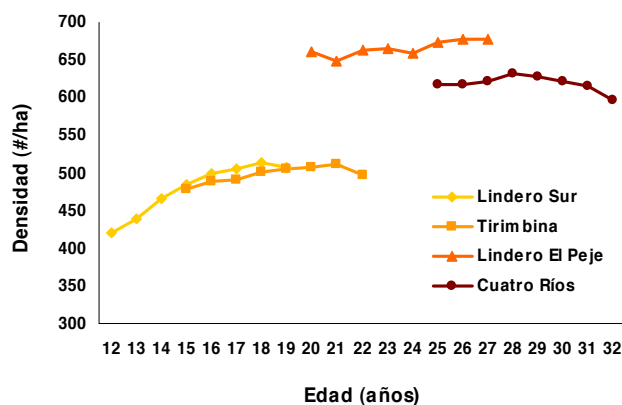
Los patrones de densidad y número de especies se relacionan

con el grado de desarrollo en los bosques tropicales. Para Costa Rica, se han estimado valores que oscilan entre 20-100 especies arbóreas/hectárea; las zonas de vida muy húmedas basales y premontanas son las más diversas (Ramírez y Maldonado 1998). Los valores obtenidos en este estudio se encuentran dentro de los ámbitos reportados.

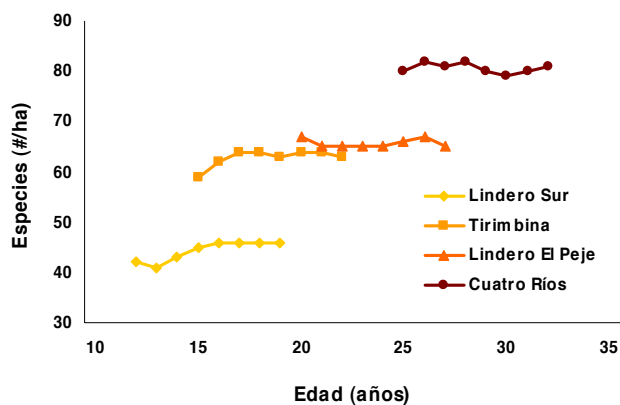
Los altos niveles de precipitación y la estación lluviosa constante en los cuatro sitios también favorecen el crecimiento de las plantas, pues existe una alta abundancia de insectos polinizadores y otros recursos (p.e. cantidad de nutrientes) que apoyan las buenas tasas de floración y fructificación de las especies y sus mecanismos de dispersión. Según Charles-Dominique et ál. (1981), en el bosque secundario de la Guyana Francesa la liberación de semillas muestra un pico único al final de la estación seca; es decir que pareciera que se han desarrollado adaptaciones para soltar semillas en la época más favorable para la germinación: el inicio de la época lluviosa.

Desde el punto de vista estructural, y en comparación con los bosques primarios, los rodales secundarios jóvenes tienen una mayor densidad de fustes, un área basal menor y un dosel más bajo (Saldarriaga et ál. 1998, Aide et ál. 1996). Se debe destacar que los valores de riqueza de especies obtenidos en la presente investigación deben analizarse con cautela, pues podrían ser un efecto de la mayor disponibilidad de semillas de los bosques vecinos de hace 20 o 30 años.

En términos generales, los bosques secundarios jóvenes tuvieron una menor riqueza de especies, la cual aumentó con la edad. Sin embargo, no hubo cambios importantes en la riqueza de especies en ningún sitio a lo largo de la investigación (Fig. 3). La tendencia de los bosques jóvenes a ganar especies conforme aumenta su edad fue mayor que en los sitios maduros. La relación entre



**Figura 1.** Densidad ( $\geq 10$  cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense



**Figura 2.** Número de especies ( $\geq 10$  cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

especies ganadas y especies perdidas fue superior en Lindero Sur y Tirimbina, mientras que en Lindero El Peje y Cuatro Ríos se dio una disminución (Cuadro 1). En promedio, Lindero Sur presentó una ganancia de 12 individuos/año y 1 especie/año, La Tirimbina ganó 2 individuos/año y 1 especie/año; Lindero El Peje tuvo una ganancia de 2 individuos/año, pero el promedio total de especies ganadas fue de 0, y Cuatro Ríos presentó una disminución promedio de 3 individuos al año, sin ganancia ni pérdida de especies.

La presencia de perturbaciones naturales, como huracanes, inundaciones y fuertes vientos, son críticas para el desarrollo de la diversidad y ocurren a frecuencias e intensidades intermedias (Asquith 2003). En la región estudiada, sus posibles efectos se minimizan porque no se presentaron. Por tanto, no se afectó de manera importante la pérdida de especies ni de la diversidad, y tanto el paisaje local como el regional se mantuvieron en proceso de sucesión. Ejemplo de ello fue la presencia de individuos con  $\geq 10$  cm de diámetro de algunas especies en peligro de extinción, como *Sclerolobium costaricense*, *Hymenolobium mesoamericanum*, *Platymiscium pinnatum* y *Cedrela fissilis* (Jiménez 1999). Estas espe-

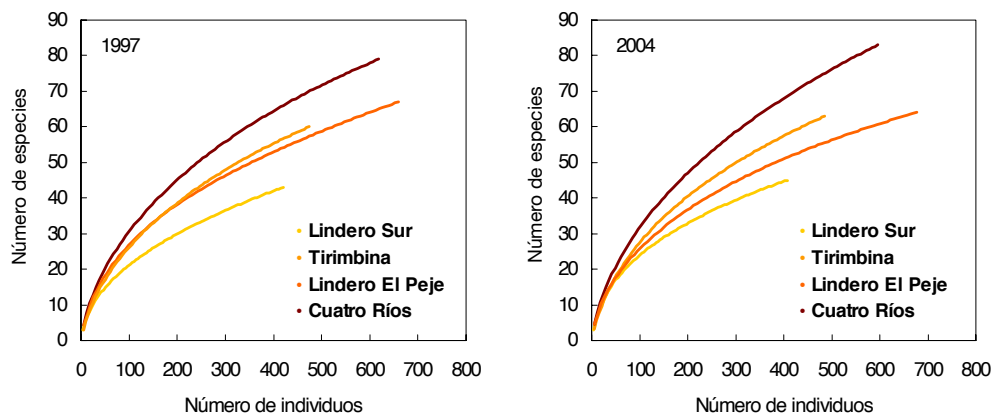
**Cuadro 1.** Cambios en la riqueza de especies ( $\geq 10$  cm dap) entre 1997-2004 para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

Sitio	Especies ganadas	Especies perdidas
Lindero Sur	6	2
Tirimbina	8	4
Lindero El Peje	2	3
Cuatro Ríos	8	7

cies en regeneración tardan más tiempo en llegar a los 10 cm de diámetro, lo cual puede explicar por qué no hubo un aumento en el número de estas especies en los sitios. En general, con el pasar de los años los bosques secundarios se pueden transformar en un mosaico heterogéneo de especies que da un valor más alto al recurso forestal (Smith et ál. 1997).

Algunos de los cambios en el comportamiento de los cuatro bosques estudiados se pueden deber a fenómenos atmosféricos (Redondo et ál. 2001). Así por ejemplo, en 1998 se presentó el fenómeno de El Niño; en ese año se dieron en la zona las temperaturas más altas de los últimos años y periodos de sequía más prolongados (OET 2000). Estos factores pudieran haber ocasionado que los individuos con ciertos requerimientos especiales murieran por las condiciones adversas (Chazdon et ál.

2005). Para 1999 el fenómeno de La Niña, por el contrario, produjo temperaturas bajas y precipitación alta, lo que pudo haber tenido una influencia positiva en los individuos del bosque (Redondo et ál. 2001). En la Estación La Selva, la temperatura promedio en 1998 fue de  $25,5^{\circ}\text{C}$  y la precipitación de 3953 mm, pero en 1999 la temperatura disminuyó a  $24,7^{\circ}\text{C}$  y la precipitación se incrementó hasta 4151 mm (OET 2000). Así, es de importancia destacar el rol que juegan estos cambios climáticos en la presencia de individuos en los bosques secundarios. Según Hubbell y Foster (1990) y Condit et ál. (1992, 1995), la sequía inducida por el fenómeno El Niño entre 1982 y 1983 en la Isla Barro Colorado provocó un 3% de mortalidad de individuos con  $\geq 10$  cm dap; lo que hizo que se formaran claros en donde la apertura del dosel favoreció la germinación de distintas especies vegetales.



**Figura 3.** Riqueza de especies ( $\geq 10$  cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

### Incremento diamétrico y área basal

Al observar los datos promedio del dap, se determinó que en todos los sitios estudiados este aumenta conforme el bosque gana en edad (Fig. 4). Pese a lo anterior, si se compara Lindero Sur (menor edad) con La Tirimbina (mayor edad), el primero obtuvo valores mayores de diámetro promedio y área basal: 3,5 mm/año contra 2,7 mm/año. En Lindero El Peje, ese valor fue de 1,4 mm/año y en Cuatro Ríos fue de 1,1 mm/año. Tanto Fedlmeier (1996), en la zona Huetar Norte de Costa Rica, como Redondo et ál. (2001) en los mismos sitios de nuestro estudio entre 1997-1999, encontraron que conforme aumentó la edad del sitio, el incremento diamétrico disminuyó. Sin embargo, estos valores de incrementos difieren con los encontrados en el presente trabajo. Las mayores diferencias se dan en los bosques jóvenes. Los fenómenos atmosféricos presentes en la zona durante la investigación de Redondo et ál. (2001) bien pudieron influir en mayores crecimientos, ya que los árboles posiblemente tuvieron mejores condiciones para su desarrollo, tales como una humedad óptima y mayor disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, es posible que al restablecerse las condiciones climáticas, se diera una tendencia hacia la estabilización en el crecimiento diamétrico. En ambos estudios, los bosques maduros fueron los que tuvieron valores más semejantes a los encontrados con nuestra investigación. Los valores más bajos se pueden deber a que los bosques secundarios maduros se encuentran en una etapa donde la disponibilidad de recursos es menor por la mayor competencia entre individuos por nutrientes y agua.

Los valores de incremento en el diámetro se ven fuertemente influenciados por las especies de palmas encontradas en el sitio, como *Euterpe precatória*, *Iriartea deltoidea*

y *Socratea exorrhiza*, las cuales presentan un gran crecimiento. Las palmas por lo general crecen mucho en los primeros estadios, pero no llegan a sobrepasar diámetros mayores a 30 cm (Henderson, citado por Redondo et ál. 2001).

Por otra parte, el comportamiento del área basal a través del tiempo en todos los sitios mostró una tendencia lineal hacia el incremento conforme el bosque madura (Fig. 5). En el Lindero Sur, el área basal presentó un incremento de 37,4%, 25,4% en La Tirimbina, 15,7% en Lindero El Peje y 7,2% en Cuatro Ríos. En bosques secundarios de la

zona norte de Costa Rica, Finegan y Guillén (1992) encontraron que el área basal máxima estaba entre 17-27 m<sup>2</sup>/ha a los 12 años de edad; entre 8,5-26,8 m<sup>2</sup>/ha a los 15 años; entre 20,9-27,4 m<sup>2</sup>/ha a los 20 años; entre 17,4-25 m<sup>2</sup>/ha a los 25 años. Por su parte, Lamprecht (1990) señala que para bosques de tierras bajas, los valores de área basal total tienden a oscilar entre 30 y 40 m<sup>2</sup>/ha, mientras que Camacho et ál. (1999) encontraron para un bosque primario en La Tirimbina (diámetro ≥10 cm) un área basal de 30,8 m<sup>2</sup>/ha; Guariguata et ál. (1997), para individuos de igual diámetro provenientes de tres

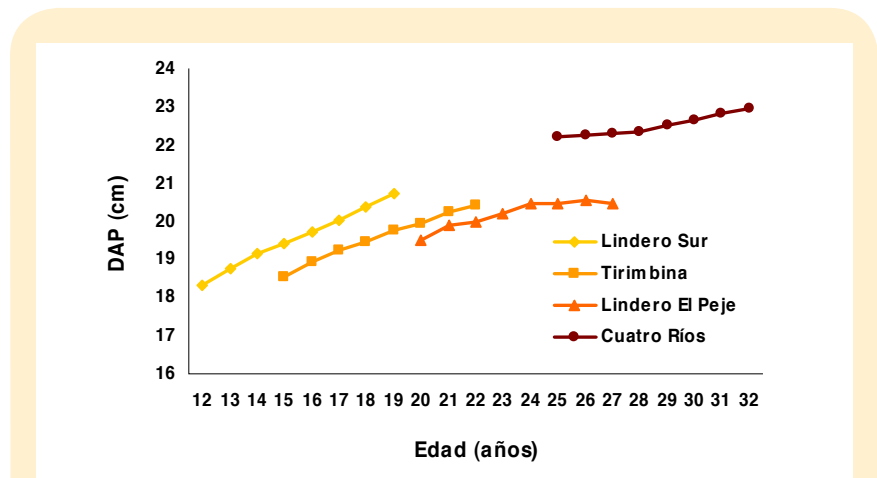


Figura 4. Incremento diamétrico (≥10 cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

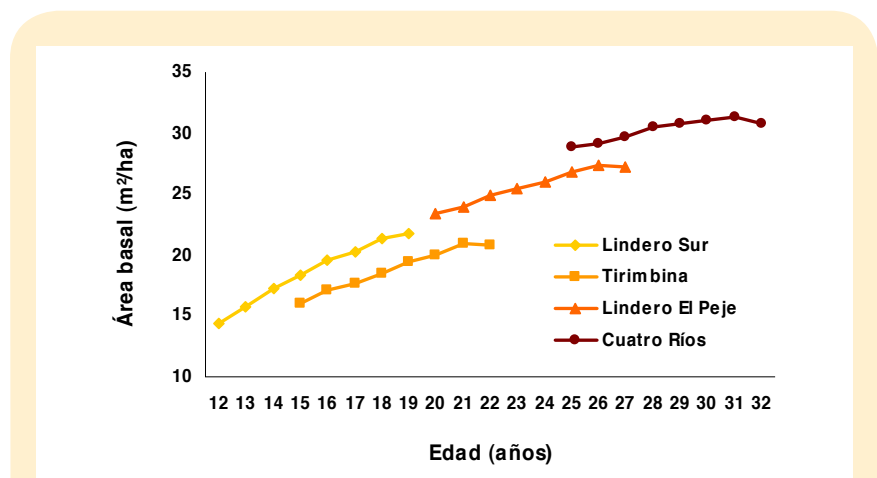


Figura 5. Área basal (≥10 cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

bosques primarios de la región de Sarapiquí encontraron un área basal promedio de 28,83 m<sup>2</sup>/ha.

Como se ve, los bosques evaluados presentaron valores de área basal que se encuentran dentro de lo reportado para la región, e incluso superan algunos datos de bosques primarios. Tal es el caso de Cuatro Ríos, donde a los 29 años de edad se midió un área basal de 30,82 m<sup>2</sup>/ha, que supera los valores encontrados por Camacho et ál. (1999). Al igual que en otros estudios (Santander 1980, Alpízar 1981, Brenes 1986 y Ortiz 1985), la mayor concentración del área basal ocurrió en las clases diamétricas menores de 30 cm dap, lo cual demuestra la alta dinámica entre individuos por alcanzar el dosel superior.

### Especies comerciales

Se encontró que las especies comerciales presentes en los bosques secundarios estudiados rondan entre 35-40% del total de especies encontradas, aunque en la mayoría de los casos esta cantidad representa más del 70% del área basal del bosque (Cuadro 2), lo que podría dar un alto valor económico a los bosques secundarios. Se encontraron algunas especies de interés comercial pero con diámetro menor al de medición; entre ellas *Hymenolobium mesoamericanum* (en los cuatro sitios), *Lecythis ampla* (en El Peje y Tirimbina), *Cedrela odorata* (en Lindero Sur) y *Dussia macrophylla* (en El Peje y Cuatro Ríos).

Para el período 1997-1999, Redondo et ál. (2001) encontraron

en los cuatro bosques, que el área basal mostraba una mayor concentración en los individuos de especies comerciales: Lindero El Peje con un 58% de su área basal concentrada en las especies comerciales fue el sitio de menor valor; los otros tres estuvieron por encima del 70%. Estos valores presentan gran similitud con los encontrados en el presente estudio: Lindero El Peje (62,1% de área basal concentrada en las especies comerciales) siguió siendo el de menor valor y los restantes tres sitios presentaron valores entre 64,2 y 71,2%. Los altos valores de área basal son favorecidos por la permanencia de árboles remanentes en el sitio. Según Guariguata et ál. (1997), cerca del 15% de área basal en los bosques secundarios corresponde a individuos remanentes que se dejaron cuando se eliminó la cobertura vegetal. Asimismo, Redondo et ál. (2001) determinaron los siguientes valores de área basal en especies remanentes: Lindero Sur 18% del total, La Tirimbina 12%, Lindero El Peje 3% y Cuatro Ríos 3%. Se destaca el rol que cumplen estos individuos en la regeneración del sitio, pues aportan un beneficio neto al banco de semillas. Sin embargo, Dupuy y Chazdon (1998) señalan que son más importantes las semillas que provienen de las especies actuales o en regeneración, porque muchas de las del banco de semillas del suelo no regeneran a la sombra.

En general, se observó que los bosques secundarios alcanzaron el área basal de algunos bosques primarios en la misma región, aun-

que la principal diferencia se da en la composición florística. En los bosques secundarios, las especies del dosel superior más frecuentemente encontradas fueron *Vochysia ferruginia*, *Simarouba amara*, *Goethalsia meiantha*, *Pentaclethra macroloba*, *Laetia procera*, *Xylopia sericophylla*, las cuales no son las que dominan el dosel superior de los bosques primarios, con excepción de *P. macroloba*.

Al igual que ocurre con la densidad total de árboles, la densidad de individuos de especies comerciales (Fig. 6) y el área basal comercial (Fig. 7) aumentan conforme los bosques van madurando. En ambos casos, los mayores incrementos se dan en los bosques jóvenes (Lindero Sur y La Tirimbina); sin embargo, esta relación difiere con la abundancia relativa de árboles comerciales, la cual tiende a disminuir en los bosques maduros.

### Biomasa

Con respecto a la biomasa sobre el suelo, se determinó que esta se incrementa con la edad del bosque (Fig. 8); sin embargo, el bosque de La Tirimbina tuvo valores más bajos de biomasa que los reportados en el Lindero Sur, pese a que este último es de menor edad. Lo mismo ocurrió con el valor para la biomasa del último año de estudio en el Lindero Sur (20 años) y el primero en el Lindero El Peje al inicio de los estudios (20 años).

La sucesión secundaria se caracteriza por un constante cambio en la asignación relativa de la biomasa dentro de la comunidad vegetal (Ewel 1971). Si se analizan los valores encontrados de biomasa, se observa que los dos sitios más jóvenes (Lindero Sur y la Tirimbina) tuvieron mayores incrementos que los sitios de mayor edad (Lindero El Peje y Cuatro Ríos). Esta situación define claramente las diferencias en la tasa de recuperación de los bosques jóvenes en contraste con los

**Cuadro 2.** Especies comerciales ( $\geq 10$  cm dap) encontradas en cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

	Lindero Sur	Tirimbina	Lindero El Peje	Cuatro Ríos
Abundancia relativa de árboles comerciales (%)	61,1	54,2	53,5	55,5
Área basal de árboles comerciales (%)	76,6	73,5	62,2	71,2
Especies de árboles comerciales (%)	39,6	40,3	38,0	35,6

maduros. En general, los bosques secundarios podrían tener una mayor acumulación de biomasa que algunos bosques primarios. Brown y Lugo (1990) y Silver et ál. (2000) reportan hasta 100 ton/ha de biomasa durante los primeros 15-20 años posteriores al abandono. Esos autores consideran factores como el uso anterior de la tierra, el clima y la fertilidad del suelo como los elementos que finalmente definen el patrón de acumulación de biomasa en los bosques secundarios. Por ejemplo, Fearnside y Guimaraes (1996) encontraron que los bosques secundarios que se originan en los campos de cultivo abandonados crecen mucho más rápido que los que surgen en un pastizal. Asimismo, Silver et ál. (2000) encontraron que en los primeros 20 años de sucesión en bosques secos, la biomasa tiende a acumularse de forma más acelerada en comparación con bosques húmedos o lluviosos; sin embargo, al considerar un lapso más extenso (80 años), la tasa de acumulación de biomasa es superior en bosques húmedos. Estas diferencias se deben principalmente a los mecanismos de regeneración de ambos ecosistemas: en el bosque seco predomina una gran cantidad de rebrotes (asociados a las quemaduras naturales), lo cual genera valores altos de acumulación de biomasa en los primeros años; en el bosque húmedo, la regeneración ocurre en su mayoría por germinación de semillas, situación que a largo plazo permanecerá constante, a diferencia de la presencia de rebrotes, que tiende a disminuir conforme avanza la sucesión.

Se desconoce todavía el tiempo que tardaría un bosque secundario en alcanzar una biomasa similar a la de un bosque primario. Saldarriaga et ál. (1998) estiman que deben transcurrir al menos 190 años para que los valores de biomasa aérea se asemejen a los de un bosque primario. Solo con el establecimiento de árboles grandes en el sitio, los cuales representan la mayor proporción de la biomasa, se logran valores de biomasa aérea similares a los de un bosque primario (Brown y Lugo 1990, Clark y Clark 1996).

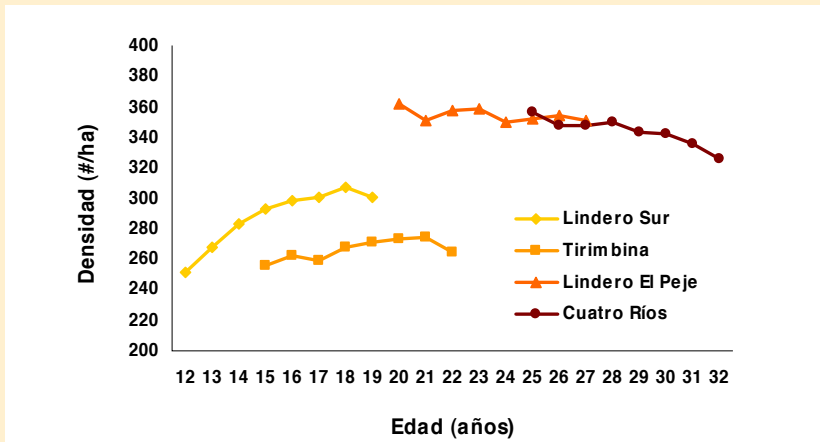


Figura 6. Densidad de árboles comerciales (≥10 cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

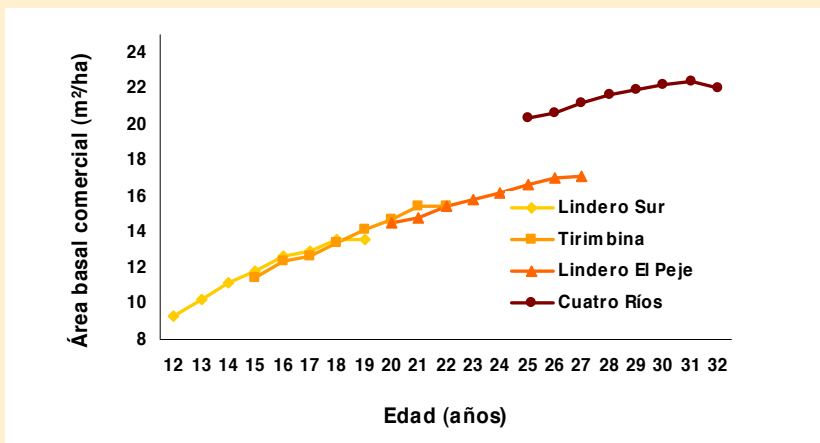


Figura 7. Área basal comercial (≥10 cm dap) a través del tiempo para cuatro sitios del trópico húmedo costarricense

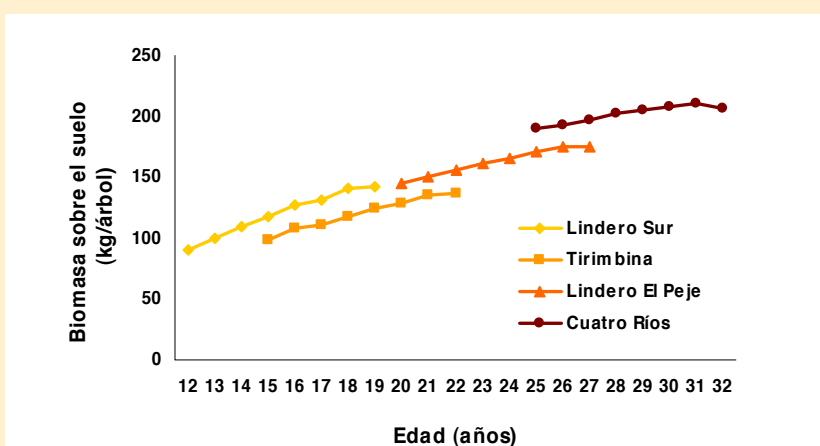


Figura 8. Cantidad de biomasa (kg/árbol) existente en cuatro bosques secundarios del trópico húmedo costarricense



## Valor para la conservación o uso

Debido al incremento en la cobertura de los bosques secundarios en los últimos años (Proyecto Estado de la Nación 2001), estos sitios, dependiendo de sus características, podrían ser considerados en los planes de conservación o de aprovechamiento en Costa Rica. Estas opciones, sin embargo, dependen de características que varían grandemente con el sitio, como zona de vida, edad, composición florística, área basal, densidad, diámetro promedio y biomasa. La combinación de esos factores determina qué uso sería el mejor, tanto en términos económicos como ecológicos.

Así entonces, si la cantidad de especies comerciales ronda entre 35-40% del total de especies encontradas, y si en la mayoría de sitios el 70% el área basal corresponde a individuos de especies comerciales, estos bosques secundarios podrían ser una fuente de productos comerciales –en especial madera– y, en consecuencia, podrían ayudar a aliviar la presión sobre los bosques primarios (Finegan 1992, Kammesheidt 2002). Además, también podrían contribuir a paliar el problema que significa la disminución actual de la tasa de reforestación en Costa Rica (Arce y Barrantes 2004). No obstante, hay una serie de consideraciones que se deben tener en cuenta, antes de decidirse por el uso comercial.

1. Conforme el bosque madura, el aumento en el área basal total y comercial pudiera conducir a una idea equívoca en cuanto a la productividad del sitio. Como se observó, la densidad de individuos de especies comerciales ( $\geq 10$  cm dap) tiende a disminuir en los bosques maduros, donde se presentó una disminución entre 2 y 4 individuos comerciales/año. Por ello, la identificación de una edad óptima para el aprovechamiento (cuando el aumento del área basal compense la disminución en la densidad de individuos) es fundamental para

maximizar los beneficios obtenidos del bosque. Tales beneficios se ven influenciados por individuos de categorías diamétricas menores y especies de menos valor económico que las presentes en un bosque primario (Viquez 1993).

2. Un aspecto negativo de la corta del bosque secundario –al menos en el caso de Costa Rica– es que la mayor parte de esos bosques están inmersos en una matriz de hábitats transformados (Kattan y Álvarez-López 1996, Nepstad et ál. 1996, Viana y Tabanez 1996) y pertenecen a muchos pequeños propietarios. Esto los ubica en una difícil situación para su aprovechamiento, desde un punto de vista estratégico, ya que tales características complican o limitan la rentabilidad que se pueda obtener de ellos.
3. La presencia de árboles remanentes en los bosques secundarios, asociada a la influencia de la intensidad de uso anterior del suelo, la cercanía a fuentes de semillas y el momento de llegada de las semillas determinan no sólo el patrón de regeneración, sino también el tipo de especies que se encontrarán en el lugar (Guariguata y Ostertag 2000) que, como se mencionó anteriormente, serán de un valor económico menor.
4. El aspecto de paisaje fragmentado que tienen los bosques secundarios, producto del cambio de uso de suelo, –con distancias entre parches, tamaños y formas variables (Kattan 2003)– hace que surjan ciertas distorsiones en el ambiente, como el aumento en la temperatura superficial del suelo y cambios en el patrón de circulación del viento y en el ciclo hidrológico (Saunders et ál. 1991, Hobbs 1993). Estas situaciones, con el paso del tiempo, influyen en la disminución de la productividad del suelo. Como resultado de la fragmentación del bosque, la deforestación a nivel local y regional favorece la extinción de especies, tanto por la pérdida de diversidad

(al reducirse la cobertura boscosa), como por el aislamiento de las poblaciones. En consecuencia, se incrementa el riesgo de extinción por factores demográficos o por perturbaciones naturales como la deriva genética (Kattan 2003).

5. Según la “teoría de la biogeografía de islas” (Simberloff 1988), existe una relación positiva entre el número de especies y el área en que se encuentran, así como con la distancia a “tierra firme”, lo que ayuda a que aumente la tasa de recolonización de especies nuevas. Por esto, la conservación de los bosques secundarios en las zonas fragmentadas es clave para reintegrar comunidades aisladas. En este sentido, los bosques secundarios cumplen un rol de corredores biológicos, al interconectar fragmentos y facilitar el movimiento de especies entre ellos; en consecuencia, aumenta la biodiversidad de la región y se favorece la llegada de individuos de especies de mayor valor económico (Kattan 2003). Sin embargo, la implementación de los corredores biológicos presenta varios factores negativos, como el hecho de que pueden servir como rutas de diseminación de enfermedades, o de entrada de especies invasoras a los remanentes de bosque intacto (Simberloff y Cox 1987, Simberloff et ál. 1992, Hobbs 1993). Pese a esto, los corredores biológicos se perfilan como una estrategia para mitigar los efectos negativos de la fragmentación (Beier y Noss 1998).

Guariguata y Ostertag (2000) mencionan que al estudiar los bosques secundarios se ha tendido a investigar las características estructurales (p.e. área basal, densidad, biomasa) y a dejar de lado las características funcionales (p.e. productividad, ambientes luminosos). Una interrogante válida para abordar los cambios en el tiempo que sufren los bosques secundarios podría ser *en qué momento recupera el ecosistema el nivel funcional que tenía antes de ser alterado*. Según estos


autores, se ha prestado mucha atención al estudio de la especie o grupo de especies que domina una determinada etapa de la sucesión; sin embargo, desde una perspectiva funcional, un ecosistema podría recuperar sus atributos estructurales y florísticos antes que su funcionalidad. Claro ejemplo de esto son los valores obtenidos de densidad de individuos y área basal, así como los fuertes incrementos en los sitios más jóvenes de nuestro estudio, cuyo comportamiento en los últimos años fue similar al de bosques primarios aledaños.

Si se toma la diversidad genética como una variable importante en cuanto al grado de recuperación de un sitio, se observan grandes limitaciones en los bosques secundarios. Sezen et ál. (2005), en un estudio a una población de la palma *Iriartea deltoidea* en bosques secundarios rodeados de bosques primarios, encontraron que la diversidad genética de esta especie era baja; se comprobó que dos individuos dominantes del bosque primario contribuyeron con un 56% de genes a la población presente en el bosque secundario. Esto a pesar de que el bosque primario presentaba las

mejores condiciones en cuanto a diversidad y abundancia de semillas, que las comunidades de animales dispersores se encontraban intactas, y que no había barreras físicas ni ecológicas para la dispersión.

Al igual que se dijo para la biomasa, en los bosques secundarios debe darse un cambio continuo durante las diferentes generaciones sucesionales para que el ecosistema recupere la diversidad genética a los niveles observados en bosques primarios. La presencia de parches en el paisaje de bosques secundarios afecta igualmente a las especies de fauna necesitadas de ciertas condiciones de cobertura vegetal para su desarrollo. Según Kattan (2003), entre las especies más vulnerables a la extinción se encuentran los gremios de las rapaces, los frugívoros grandes de dosel, los insectívoros grandes del sotobosque y los pequeños insectívoros especializados en poblaciones de plantas específicas. Diferentes autores como Willis (1974), Leck (1979), Karr (1982), Powell y Powell (1987), Robinson (1999), Kattan et ál. (1994), Becker et ál. (1991) concuerdan en que la permanencia de ciertas especies de mamíferos e insectos se correlaciona

con el área de los fragmentos donde se ubiquen. Por lo tanto, la reducción de la cobertura boscosa tiende a disminuir la abundancia de especies de aves –p.e. frugívoros grandes y depredadores, como águilas y búhos (Willis 1979, Leck 1979, Karr 1982), insectívoros del sotobosque (Kattan et ál. 1994, Rengifo 1999), abejas euglosinas (Powell y Powell 1987) y mamíferos pequeños (Lyam 1997), entre otras especies animales. Es de gran importancia el rol que cumple el bosque secundario en la recuperación de la fauna, tanto a corto como a mediano y largo plazo. En un estudio realizado por Becker et ál. (1991) se encontró que seis años después del abandono, la abundancia de abejas euglosinas se había incrementado rápidamente.

Los estudios mencionados apoyan la idea de dar valor a los bosques secundarios, no sólo como recuperadores de funciones estrictamente vegetales sino también de funciones ligadas a los ecosistemas formados por las especies arbóreas y de fauna presentes en estos sitios. La meta es, entonces, la recuperación en conjunto de las características funcionales de los bosques tropicales. 

## Literatura citada

- Aide, TM; Zimmerman, JK; Rosario, M; Marciano, H. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28: 537-548.
- Alpizar, W. 1981. Análisis preliminar, con énfasis en el recurso forestal de la zona de Murciélago, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 56 p.
- Arce, H; Barrantes, A. 2004. La madera en Costa Rica: situación actual y perspectivas. San José, CR, FONAFIFO. 25 p.
- Asquith, NM. 2003. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In Guariguata, M; Kattan, GH. (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica. p. 377-406.
- Becker, P; Moure, JS; Peralta, FJA. 1991. More about euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 23: 586-591.
- Beier, P; Noss, RF. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Brenes, L. 1986. Estudio del bosque aledaño a Mina Moncada (San Ramón, Costa Rica) para establecer un refugio de vida silvestre. Tesis Licenciatura. San José, CR, Universidad de Costa Rica. 97 p.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests. Rome, IT, FAO. Forestry Paper 134.
- \_\_\_\_\_; Lugo, AE. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Camacho, M; Finegan, B; Orozco, L. 1999. Dinámica de la estructura y del crecimiento de bosques húmedos tropicales del noroeste de Costa Rica: Primera década de investigación. In Taller La dinámica de los bosques en Costa Rica y sus implicaciones en el manejo forestal. Cartago, CR, ITCR. 8 p.
- Charles-Dominique, P; Atramentowics, A; Charles-Dominique, H; Gerard, H; Hladick, A; Hladick, CM; Prévost, F. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 35: 341-435.
- Chazdon, RL. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- \_\_\_\_\_; Coe, FG. 1999. Ethnobotany of woody species in second growth, old-growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 13: 1312-1322.
- \_\_\_\_\_; Redondo Brenes, A; Vilchez Alvarado, B. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology* 86:1808-1815.
- Clark, DB; Clark, DA. 1996. Abundance, growth, and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80: 235-244.
- \_\_\_\_\_; Clark, DA. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137: 185-198.
- Condit, R; Hubell, SP; Foster, RB. 1992. Stability and change of a neotropical forest over a decade. *BioScience* 42: 822-828.

- \_\_\_\_\_; Hubell, SP; Foster, RB. 1995. Mortality rates of 205 tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- Duna, RR. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302-309.
- Dupuy, JM; Chazdon, RL. 1998. Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in NE Costa Rica. *Biotropica* 30: 223-237.
- Ewel, JJ. 1971. Biomass changes in early tropical succession. *Turrialba* 21: 110-112.
- FAO. 2007. State of the World's Forests. FAO. Rome, Italy.
- Fearnside, PM; Guimaraes, WB. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80: 35-46.
- Fedlmeier, C. 1996. Desarrollo de bosques secundarios en zonas de pastoreo abandonadas de la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Ph.D. Traducción O. Murillo. Gottingen, DE, Universidad Georg-August. 177 p.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- \_\_\_\_\_; Guillén, L. 1992. Crecimiento y rendimiento de bosques húmedos secundarios en Sarapiquí, Costa Rica y los factores que lo determinan. *In* Congreso Forestal Nacional [II, 25-27 noviembre, 1992, San José, Costa Rica], p. 142-144.
- Guariguata, M; Chazdon, R; Denslow, J; Dupuy, J; Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- \_\_\_\_\_; Kattan, GH. (Eds.). 2002. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica. 692 p.
- \_\_\_\_\_; Ostertag, R. 2000. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 5292 (2000): 1-22.
- Hobbs, RJ. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the western Australian wheat belt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Holdridge, L.R. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR, IICA. 216 p.
- Jiménez, Q. 1999. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. Heredia, CR, -SIDA. 187 p.
- \_\_\_\_\_; Rojas, F; Rojas, V; Rodríguez, L. 2002. Árboles maderables de Costa Rica: ecología y silvicultura. Heredia, CR, INBio.
- Kammesheidt, L. 2002. Perspectives on secondary forest management in tropical humid lowland America. *Ambio* 31: 243-250.
- Karr, JR. 1982. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panamá: A reassessment. *American Naturalist* 119: 220-239.
- Kattan, G. 2003. *Ecología y conservación de bosques neotropicales: fragmentación, patrones y mecanismos de extinción de especies*. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica. 692 p.
- \_\_\_\_\_; Álvarez-López, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. *In* Schelhas, J; Greenberg, R. (Eds.). *Forest patches in tropical landscapes*. US, Island Press. p. 3-18.
- \_\_\_\_\_; Álvarez-López, H; Giraldo, M. 1994. Forest fragmentation and bird extinction: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
- Lamb, D; Erskine, PD; Parrotta, JA. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas - posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Trad. A Carrillo. Eschborn, República Federal de Alemania, GTZ. 335 p.
- Laurance, WF; Cochrane, MA; Bergan, S; Fearnside, PM; Delamonica, P; Barber, C; D'Angelo, S; Fernández, T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291: 438-439.
- Leck, CF. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *Auk* 96: 343-352.
- Lugo, AE. 1992. Comparison of tropical tree plantations and with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 62: 1-41.
- Lyam, AJ. 1997. Rapid decline in small mammal diversity in monsoon evergreen forest fragments in Thailand. *In* Laurance, WF; Bierregaard, RO. (Eds.). *Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. US, The University of Chicago Press. p. 222-240.
- Müller, E; Guillén, L; Fedlmeier, CH; Cartín, F. 1992. Bosque secundario: Una reforestación natural. Proyecto CATIE / COSUDE-COSEFORMA. Costa Rica. 5 p.
- Nepstad, DC; Mounthino, PR; Uhl, C; Vieira, IC; Cardoso da Silva, JM. 1996. The ecological importance of forest remnants in an Eastern Amazonian frontier landscape. *In* Schelhas, J; Greenberg, R. (Eds.). *Forest patches in tropical landscapes*. US, Island Press. p. 133-150.
- OET (Organización para Estudios Tropicales). 2000. Datos de precipitación y temperatura, período 1997 - 2000. Puerto Viejo, Sarapiquí, CR, Estación Biológica La Selva.
- Ortiz, R. 1985. Análisis ecológico de un bosque premontano muy húmedo en la reserva Forestal de San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *Cienc Tec.* 9: 59-71.
- Powell, AH; Powell, GVN. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Proyecto Estado de la Nación. 2001. Estado de la nación en desarrollo humano sostenible. Séptimo Informe. San José, CR.
- Ramírez, A; Maldonado, T. 1998. Desarrollo socioeconómico y el ambiente natural en Costa Rica: situación actual y perspectivas. San José, CR, Fundación Geotrópica. 159 p.
- Redondo, A; Vílchez, B; Chazdon, R. 2001. Estudio de la dinámica y composición de cuatro bosques secundarios en la región Huatar Norte, Sarapiquí, Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 36(1): 20-26.
- Rengifo, LM. 1999. Composition changes in a sub-Andean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13: 1124-1139.
- Robinson, WD. 1999. Long-term changes in the avifauna of Barro Colorado Island, Panamá: A tropical forest isolate. *Conservation Biology* 13: 85-97.
- Saldarriaga, JG; West, DC; Tharp, ML; Uhl, C. 1998. Long-term chrono-consequences of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Sánchez-Azofeifa, GA; Harris, RC; Skole, DL. 2001. Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica* 33(3): 378-384.
- Santander, C. 1980. *Inventario detallado de la Finca Las Cruces, Heredia, Costa Rica*. Heredia, CR, Universidad Nacional. 136 p.
- Saunders, DA; Hobbs, RJ; Margules, CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Sezen, U; Chazdon, R; Holsinger, K. 2005. Genetic consequences of tropical second-growth forest regeneration. *Science* 307(5711): 891.
- Silver, WL; Ostertag, R; Lugo, AE. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* 8: 394-407.
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 473-511.
- \_\_\_\_\_; Cox, J. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1: 63-71.
- \_\_\_\_\_; Farr, JA; Cox, J; Mehlman, DW. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6: 493-504.
- 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. *In* Taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina [1, 2 al 6 de junio 1997, Pucallpa, Perú], p. 149-159.
- Viana, VM; Tabanez, AAJ. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. *In* Schelhas, J; Greenberg, R. (Eds.). *Forest patches in tropical landscapes*. US, Island Press. p. 151-167.
- Viquez, M. 1993. El manejo de bosques secundarios: una oportunidad para los agricultores. San José, CR, Departamento de Desarrollo Campesino Forestal, DGF. 10 p.
- Whitmore, TC. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *In* Laurance, WF; Bierregaard, RO. (Eds.). *Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. US, The University of Chicago Press. p. 3-12.
- Willis, EO. 1974. Populations and local extinction of birds on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecological Monographs* 44: 153-169.
- \_\_\_\_\_. 1979. The composition of avian communities in remnant woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 33:1-25.
- Wilson, EO. 1988. The current state of biological diversity. *In* Wilson, EO. (Ed.). *Biodiversity*. US, National Academy Press. p. 3-18.