

PRODUCCION Y CONSERVACION EN BOSQUES HUMEDOS TROPICALES DE LA VERTIENTE ATLANTICA DE CENTROAMERICA: RESULTADOS E IMPLICACIONES DE UNA DECADA DE INVESTIGACION EN COSTA RICA

Bryan Finegan, Marlen Camacho, Diego Delgado, Lucrecia Guillén, Lorena Orozco,
David Quirós¹ y Nelson Zamora²

RESUMEN

Se estudiaron en parcelas permanentes de muestreo (PPM), la dinámica de rodales, el crecimiento individual y la biodiversidad vegetal, en bosques húmedos tropicales latifoliados con diferentes grados de intervención en dos sitios de topografía variable y suelo pobre en Costa Rica. PPM sin ninguna intervención mantuvieron un aparente equilibrio estructural, mientras que el dinamismo aumentó con el grado de intervención en las parcelas manejadas. Entre los árboles individuales el crecimiento rápido está marcadamente asociado a copas bien formadas e iluminadas, y el tratamiento silvicultural aumenta fuertemente el crecimiento de árboles de futura cosecha. El mismo tratamiento, sin embargo, también aumenta la tasa de mortalidad natural. La intervención no redujo la riqueza de especies vegetales = 2.5 cm dap; el impacto inmediato más fuerte sobre biodiversidad vegetal se concentra en la superficie reducida de caminos de extracción. Se presentó el aumento esperado de abundancia de especies pioneras, pero no se detectaron tendencias claras en especies aparentemente dependientes de bosque no-intervenido.

ABSTRACT

Stand dynamics, tree growth and plant biodiversity were studied in relation to different intensities of intervention in permanent sample plots (PSPs) in tropical wet forests on variable topography with poor soils, at two sites in Costa Rica. Undisturbed plots maintained an apparent structural equilibrium but dynamism increased with the intensity of intervention in managed plots. Fast growth of individual trees is markedly associated with well-formed and illuminated crowns and the growth of potential crop trees is increased by silvicultural treatments. Treatments also increase rates of natural mortality, however. Intervention did not reduce the richness of plant species = 2.5 cm dbh, the strongest immediate impact on plant biodiversity being concentrated in the restricted area of logging roads. The expected increases

¹ Bryan Finegan, Ph.D., Marlen Camacho, M.Sc., Diego Delgado, M.Sc., Ing. For. Lucrecia Guillén, Ing. For. Lorena Orozco, Ing. For. David Quirós, Unidad de Manejo de Bosques Naturales, CATIE, Turrialba, Costa Rica. Tel. 00 506 556-04-01, fax 556-24-30, e-mail bfinegan@catie.ac.cr

² Lic. Nelson Zamora, Botánico, Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.

Trabajo presentado al Primer Congreso Latinoamericano IUFRO, Valdivia, Chile, 1998.

in the abundances of pioneer species were observed, but clear trends in species apparently dependent on undisturbed forest could not be discerned.

INTRODUCCION

Muchos bosques latifoliados tropicales son susceptibles de un manejo sostenible con objetivos múltiples, que hoy en día abarca no solo la producción, sino también la conservación de la biodiversidad. El desarrollo de las técnicas de manejo, ecológica y económicamente apropiadas, depende de, entre otras cosas, una veraz información acerca del crecimiento, rendimiento y regeneración natural de las especies que conforman el bosque, tanto comerciales como no comerciales y de su adecuada proyección en el tiempo a través de modelos de simulación (Alder y Synnott, 1992). La mayor parte de la información de este tipo publicada, sin embargo, procede de estudios realizados en bosques del Escudo de las Guyanas o de la Amazonía. Esta información y las conclusiones derivadas de ella respecto al manejo forestal, no son necesariamente aplicables a otras regiones neotropicales, porque existen diferencias fundamentales, tanto ecológicas como socioeconómicas, entre regiones (ver revisión por Finegan y Camacho, en prensa).

OBJETIVOS

El presente documento reporta resultados de investigaciones implementadas por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) con el objetivo general de contribuir a llenar los vacíos de información identificados en la sección anterior, generando información confiable como base para el manejo sustentable de los bosques húmedos latifoliados de las tierras bajas de centroamérica. Mayores detalles sobre estas investigaciones se encuentran en Quirós y Finegan (1994), Camacho y Finegan (1997), Delgado et al. (1997) y Finegan y Camacho (en prensa). Los objetivos específicos tratados en el presente documento son de determinar, para los primeros años del proceso de manejo de los bosques de dos sitios en Costa Rica:

- los cambios estructurales de los bosques bajo diferentes intensidades de intervención;
- las tasas de mortalidad y reclutamiento de árboles ≥ 10 cm dap (diámetro a la altura del pecho, 1.3 m), y su relación con la intensidad de intervención;
- los incrementos diamétricos de los árboles ≥ 10 cm dap y las características del árbol individual (identidad taxonómica, luz recibida por la copa, etc.) y del rodal (intensidad de intervención) que afectan dichos incrementos;
- los efectos de las operaciones de manejo sobre la biodiversidad vegetal: la riqueza florística, la diversidad y la composición de la vegetación.

METODOLOGIA

Sitios de estudio

El estudio se realizó en dos de los Sitios Claves de Investigación a largo plazo del CATIE, denominados La Tirimbina y Corinto. Ambos sitios son fincas privadas - el contexto típico para el manejo de bosques naturales en Costa Rica y pertenecen a la zona de vida Bosque muy Húmedo Tropical según Holdridge. El Sitio Clave La Tirimbina se ubica en la provincia de Heredia, cantón de Sarapiquí, 10°25' latitud norte y 84°47' longitud oeste. La temperatura media anual es de 24.5°C, con máximas y mínimas promedio de 26,2°C y 23,4°C, respectivamente. La precipitación media anual se estima en 3 864 mm, con ausencia de meses secos. El bosque primario de La Tirimbina ocupa un área de aproximadamente 80 ha. El mismo fue aprovechado selectivamente al menos en dos ocasiones antes del comienzo del presente estudio, en 1962 y 1980. El paisaje de colinas bajas con suelos profundos, bien drenados y muy poco fértiles (son Ultisoles) se ha desarrollado sobre antiguas coladas de lava. El Sitio Clave Corinto se ubica en la provincia de Limón, cantón de Pococí, 10° 12' latitud norte y 83° 53' longitud oeste. La temperatura media anual es de 23,7°C, con máximas y mínimas promedio de 26.2°C y 23.4°C, respectivamente. La precipitación media anual se estima en 4 000 mm, con ausencia de meses secos. La finca tiene una superficie total de 260 ha, donde 150 ha están cubiertas de bosque primario, este no había sufrido intervención humana significativa cuando comenzó el presente estudio. La topografía del área de bosque varía de plana a accidentada, con pendientes menores a 40°. Los suelos son Inceptisoles, ácidos y de baja fertilidad. Bosques como los de los sitios descritos, ubicados en fincas privadas y aprovechados selectivamente, conforman más de 40 000 ha, solo en la Región Huetar Norte de Costa Rica.

Experimentos silviculturales

La investigación en cada una de las dos áreas estudiadas se desarrolló en una superficie de 30 ha, dividida en nueve parcelas de 180 m x 180 m con una superficie central efectiva de medición, o parcela permanente (PPM), de 100 m x 100 m (1.0 ha) y una faja amortiguadora de 40 m de ancho. El trabajo en los dos sitios consiste en una evaluación, en bosques parecidos, del efecto de tratamientos silviculturales post-aprovechamiento en comparación con bosque con aprovechamiento solamente (La Tirimbina) y del efecto del aprovechamiento en comparación con bosque sin intervención (Corinto). Debido a la cercanía geográfica de los dos sitios y a la semejanza en cuanto a la composición y estructura del bosque y las condiciones de sustrato, las PPM sin intervención en Corinto sirven como punto de referencia (aunque no como testigos formales) para la evaluación del efecto de la intervención en ambos sitios.

En La Tirimbina se aprovechó toda el área experimental entre 1989 y 1990, extrayéndose en promedio 4 árboles/ha y 1.3 m² de área basal/ha. Posteriormente, bajo un diseño de bloques completos al azar, se aplicó en tres PPM un tratamiento silvicultural de liberación con refinamiento (eliminando por anillamiento, árboles que competían directamente con árboles seleccionados como individuos de futura cosecha maderable - la etapa de liberación - más todos los árboles sin valor comercial ni importancia ecológica y = 40 cm dap), y en otras tres, un tratamiento de dosel protector (cosechando árboles sin valor comercial y de diámetros intermedios para leña y postes, dejando un dosel alto continuo). Las tres PPM restantes se dejaron como testigo (aprovechamiento sin tratamiento silvicultural). En Corinto, el diseño

utilizado fue de asignación totalmente aleatoria de los tratamientos (ninguna intervención, y aprovechamiento). En este sitio, se realizó en 1992 el aprovechamiento de seis parcelas experimentales (19.4 ha), extrayéndose en promedio 6 árboles/ha y 2.5 m² de área basal/ha. Las tres parcelas restantes quedaron como testigo (bosque sin intervención).

Evaluación de la dinámica del rodal y el crecimiento individual

Para evaluar el crecimiento de ambos bosques, se consideró la vegetación ≥ 10 cm dap y se siguió una metodología estándar (Alder y Synnott, 1992). Cada PPM de 1.0 ha fue dividida en 25 subparcelas de 20 m x 20 m. En cada subparcela, los individuos ≥ 10 cm dap fueron marcados en el punto de medición, identificados con un código numerado, localizados por un sistema de coordenadas cartesianas y medidos en el diámetro de referencia con cinta diamétrica de fibra de vidrio (± 1.0 mm).

La exposición de la copa a la luz, la forma de la copa y la infestación por lianas se estimó mediante escalas adaptadas de Dawkins (1958), Synnott (1979) y Hutchinson (1987) (todos citados por Camacho y Finegan, 1997), respectivamente. En La Tirimbina, las mediciones anuales de las parcelas permanentes se iniciaron en 1988 en las parcelas 3, 4 y 8 y en 1990 en las otras seis parcelas. Las parcelas del tratamiento 'dosel protector' no se midieron en 1992. En Corinto, las mediciones se iniciaron en 1988 en las parcelas 1 a la 4, y se prosiguieron anualmente. En cada medición, se identificaron, marcaron y midieron los ingresos, así como los árboles muertos y la causa de su muerte: aprovechamiento, muerte natural (de pie o en el suelo) o por causa de tratamiento silvicultural. Para fines de análisis, se adoptó la clasificación de Zamora et al. (1996) que asigna las especies a diferentes estratos arbóreos, según la posición sociológica del árbol adulto. El análisis presentado en el presente documento contempla dos periodos del estudio, 1990-1993 y 1993-1996 (respectivamente, antes y después de que los efectos de la intervención pudieran ser detectados).

Evaluación de la composición del bosque y la dinámica de la biodiversidad vegetal

En ambos sitios, se monitorean los cambios de composición, riqueza y diversidad de la vegetación ≥ 10 cm dap a través de la identificación botánica de cada individuo registrado en las PPM. La evaluación detallada del efecto del aprovechamiento y de los tratamientos silviculturales sobre la biodiversidad vegetal, que se describe en el presente documento, se efectuó solamente en la finca La Tirimbina. Para ello, se instalaron aleatoriamente en el año de 1994, 80 subparcelas de 5 m x 5 m en dos de las PPM de 1 ha del tratamiento de liberación con refinamiento y en dos PPM del tratamiento testigo. En 1996, se instalaron 80 subparcelas de 5 m x 5 m en cada una de las restantes PPM tratadas y testigo, completando las tres repeticiones de cada tratamiento para este componente del estudio. El registro de individuos siguió los mismos criterios establecidos por A.H. Gentry (Delgado et al., 1997), para estudios de biodiversidad vegetal en bosques húmedos tropicales. Así, dentro de cada cuadrado de 5 m x 5 m, se registraron e identificaron todos los individuos (árboles, lianas, arbustos, hierbas y palmas) ≥ 2.5 cm de dap que estuvieran enraizados dentro. Con el propósito de comprender como variaba la riqueza, composición y diversidad dentro del mosaico de ambientes que resulta de la intervención del bosque, cada subparcela de 5 m x 5 m se asignó a uno de 4 tipos de hábitat: camino, orilla de camino, claro (de tala o por caída natural de árboles) y bosque no perturbado. En este documento, la

presentación de resultados sobre biodiversidad vegetal se divide en dos partes: una en donde se analizan los cambios dinámicos ocurridos bajo cada tratamiento durante el periodo 1994-1996, y otra en que se compara la variación espacial de la riqueza, diversidad y composición de la vegetación en las tres repeticiones (0.2 ha de muestra total por repetición) por tratamiento.

RESULTADOS

Dinámica de rodales: cambios estructurales, mortalidad y reclutamiento

Los cambios estructurales bajo los diferentes regímenes de intervención en los dos sitios se resumen en el Cuadro 1. Inicialmente, el bosque aprovechado de La Tirimbina mostró el mayor número de individuos ≥ 10 cm dap, debido a la presencia de una mayor cantidad de árboles de diámetros pequeños, mientras que el bosque de Corinto - no-intervenido al inicio del estudio- poseía el menor número de individuos. Esta diferencia se debe, probablemente, al estímulo del proceso de regeneración en La Tirimbina por las explotaciones sucesivas del bosque. Los cambios observados a lo largo del estudio dependieron, obviamente, del grado de intervención del bosque. En las PPM sin intervención (Corinto) se mantuvo un cierto equilibrio, donde el reclutamiento compensó de manera aproximada a la mortalidad, y el número de árboles y área basal promedio se mantuvieron. Tal estado es lo esperado para un bosque húmedo tropical libre de perturbaciones drásticas, aunque se requiere de un periodo de estudio mucho más largo para determinar si existe un verdadero estado de equilibrio. El grado de dinamismo bajo los otros tratamientos incrementó con el aumento de la intensidad de intervención. Bajo todos los grados de intervención, sin embargo, el reclutamiento post-intervención fue superior a la mortalidad natural (o sea, la mortalidad que no se debió a las operaciones de manejo), indicando el comienzo, durante el periodo de estudio, de un proceso de recuperación bajo cada escenario de intervención. El mayor cambio se observó, como es de esperar, bajo el tratamiento silvicultural de liberación con refinamiento (La Tirimbina) donde el área basal se redujo a menos de $20 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, disminuyendo a ca. un 65% del valor original probable de unos $28 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (cabe señalar que esta reducción del área basal, a través de la silvicultura, está dentro del rango necesario para conseguir una productividad comercial óptima del rodal remanente, según Dawkins (1958) y de Graaf (1986) (citados por Camacho y Finegan, 1997).

Cuadro 1. Cambios estructurales bajo diferentes intensidades de intervención en los dos sitios de estudio. El cuadro muestra los promedios del número de árboles por hectárea (N) y del área basal (G) para tres años de medición de las PPM (tres PPM de 1.0 ha por tratamiento; para mayor claridad se omiten las desviaciones estándares), junto con los cambios observados entre esos años de medición en términos de la mortalidad absoluta, la tasa exponencial de mortalidad y el reclutamiento.

	año			Mort. ¹			año	Mort.			Año
	1990	Int	Nat	Reclu	tas	1993		Int	Nat	Reclu	
Corinto											
Testigo											
N	470		21	16		465		22	26		469



G	27.6	0.85	0.23	28.9	0.94	0.27	30.1
%mort. ²		1.5			1.7		

Aprovechado

N	452	21	44	22	409	15	23	29	400
G	26.6	1.64	1.44	0.22	24.7		3.65	0.37	24.0
%mort.			--				1.9		

Tirimbina

Testigo

N	504	25	32	44	504	-	30	61	533
G	21.9	2.1	1.3	0.4	22.2	-	1.0	0.7	23.7
%mort.			2.2				2.0		

Liberación

N	483	88	32	31	393	15	39	79	418
G	25.1	6.9	1.4	0.3	18.6	1.5	1.4	0.9	18.8
%mort.			2.3				3.6		

Dosel Protector

N	495	123	25	30	420	-	21	70	428
G	22.2	4.5	0.8	0.3	20.5	-	0.9	0.8	21.4
%mort.			1.7				1.7		

¹Mortalidad incluye dos categorías, la provocada por la intervención del bosque (int) y la natural (nat).

²%mort. indica la tasa exponencial de mortalidad natural m , calculada como $m = 100(\log_e n_0 - \log_e n_1)/t$, donde n_0 = el número de individuos vivos al inicio de un periodo de tiempo t , y n_1 el número de supervivientes de ese grupo inicial al fin del periodo de tiempo.

En general, las tasas anuales de mortalidad natural estimadas, para el rodal entero ≥ 10 cm dap, fueron similares al rango de 1.9-2.3% señalado para bosques sin intervención en la zona por Lieberman et al. (1985, citados por Finegan y Camacho, en prensa). Este resultado respalda la hipótesis (véase Finegan y Camacho en prensa) de que las tasas de mortalidad natural en bosques húmedos de la Vertiente Atlántica de centroamérica son mayores que en algunos bosques de suramérica. Sin embargo, hubo variación marcada entre PPM aún dentro de sitios y tratamientos, debido probablemente a que aún la parcela de 1.0 ha es relativamente pequeña para la estimación confiable de la mortalidad, además de que el tiempo de estudio es probablemente corto para este fin. A pesar de estas consideraciones metodológicas, se pudo observar un claro aumento de la tasa de mortalidad natural - hasta un 3.6 % anual- en las parcelas de liberación con refinamiento en La Tirimbina en el periodo 1993-1996 (2-5 años después de la aplicación del tratamiento silvicultural; nótese que esta tasa es más del doble de la de 1.7% anual observada en las PPM sin intervención en Corinto, durante el mismo periodo de tiempo). Considerando solamente árboles de futura cosecha, las tasas de mortalidad fueron menores a las que se estimaron para el rodal entero - es normal que árboles de especies de dosel superior (categoría a la cual pertenecen los árboles de futura

cosecha) muestren menores tasas de mortalidad que otras agrupaciones como el rodal entero, o las especies de sotobosque (véase revisión por Finegan y Camacho, en prensa). Las tasas anuales de mortalidad observadas en el periodo 1993-1996 en las parcelas con tratamiento silvicultural, sin embargo, fueron nuevamente superiores a las de los otros tratamientos (1.8-2.4% en comparación con 0.83-0.9%). Para captar mejor la importancia de estas diferencias, cabe señalar que de mantenerse las tasas de mortalidad observadas para árboles de futura cosecha, los tiempos de vida media (el tiempo dentro del cual morirá la mitad de un cohorte de árboles existente al inicio) para esta categoría de árbol, se estiman en 28 años para el tratamiento de liberación con refinamiento, en comparación con 80 años para el bosque con aprovechamiento solamente. Las mayores tasas de mortalidad en las PPM con tratamiento de liberación con refinamiento pueden deberse a varios factores, entre ellos la mayor exposición de los árboles a la fuerza del viento. Este tema está actualmente bajo estudio intensivo, ya que sus implicaciones para la silvicultura de estos bosques son profundas.

Crecimiento diamétrico y los factores que lo afectan

En términos generales, los incrementos diamétricos a nivel del rodal fueron superiores en La Tirimbina, resultado que - faltando diferencias de fertilidad de sustrato entre los dos sitios - se puede atribuir a la mayor apertura del bosque debido a su intervención, durante un periodo mayor de tiempo, en este sitio. En La Tirimbina los incrementos oscilaron entre -1 y 39 mm/año, con medianas entre 2 y 4 mm/año y promedios entre 3.8 y 5.6 mm/año. En Corinto, los incrementos se encuentran dentro del rango de -2 a 48 mm/año, las medianas entre 1 y 3 mm/año y promedios entre 3.0 y 4.3 mm/año. En el grupo de las especies comerciales, los rangos para La Tirimbina están entre 0 y 39 mm/año, con medianas entre 5 y 7 mm/año y promedios entre 5.6 y 8.2 mm/año. En Corinto, los incrementos diamétricos fluctúan entre -2 y 50 mm/año, con medianas entre 3 y 5 mm/año y promedios entre 4.2 y 6.2 mm/año.

Los incrementos diamétricos presentaron relaciones estadísticamente significativas con varios factores, tanto características del rodal como atributos del árbol individual. Los incrementos para individuos ≥ 10 cm dap, variaron significativamente entre categorías de tamaño del árbol adulto, tendiendo a aumentar con la estatura del árbol adulto de la especie. El incremento corriente anual (ica) mediano de árboles de especies de sotobosque, por ejemplo, fue siempre inferior a 1.5 mm, mientras que para especies de dosel superior y emergentes, dicho incremento varió entre 4 mm y 7 mm, dependiendo del sitio, el tratamiento y el periodo del estudio. Lieberman y Lieberman (1987, citados por Camacho y Finegan 1997) también encontraron que los árboles de especies de sotobosque mostraron incrementos diamétricos menores a los de especies de mayor estatura de adultos, para individuos ≥ 10 cm dap.

Es un axioma de la silvicultura que el crecimiento arbóreo puede tener una relación fuerte con las características de la copa del árbol. En el presente estudio se encontraron correlaciones significativas (r_s de Spearman) del incremento diamétrico con la exposición de la copa a la iluminación solar (un resultado encontrado frecuentemente en bosques tropicales, según Alder y Synnott (1992) entre otros), pero las correlaciones más fuertes ligaron el crecimiento a la forma de la copa, factor al que no se ha prestado mucha atención en el pasado (Alder y Synnott, 1992). Al igual que en el caso de la iluminación solar, no es de asombrar que la forma de la copa influye sobre el crecimiento - que árboles con copas de mejor forma tienden a crecer más

rápidamente- pero resultados como los del presente estudio al menos muestran que conceptos sencillos de silvicultura mantienen su relevancia en los bosques tropicales y proporcionan una base clara para el desarrollo de modelos de simulación.

A nivel de rodal, los tratamientos silviculturales aplicados en La Tirimbina también surtieron un efecto notorio sobre el crecimiento. Este efecto puede demostrarse de varias maneras (Camacho y Finegan, 1997). Es evidente en la tendencia del ica mediano a lo largo del tiempo en las tres PPM que fueron medidas para todo el periodo 1988-1996 (Camacho y Finegan, 1997). En la PPM 8 (testigo y sin corta de árboles dentro de la PPM, aunque algunos fueron cortados en la franja de amortiguamiento), el ica varió poco entre años, mientras que en la PPM 4 (testigo pero con 12 árboles cosechados en 1989), los incrementos aumentaron durante el periodo 1990-1993 para luego decaer de nuevo, probablemente a causa de la apertura del bosque por el aprovechamiento (véase también Silva et al. 1995). Por otra parte, los ica de la PPM 3 (liberación-refinamiento, con 2 árboles cosechados en 1990) aumentaron muy marcadamente durante el periodo a partir de 1993, efecto que debe interpretarse como resultado del tratamiento aplicado en 1991. Las comparaciones estadísticas formales apoyan esta interpretación de los resultados. No hubo diferencia significativa entre tratamientos del ica mediano durante el periodo 1990-1993, pero las diferencias fueron muy altamente significativas, tanto para el rodal entero como para las especies comerciales en general, y los árboles de futura cosecha en particular, para el periodo 1993-1996 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Incrementos diamétricos medianos (mm/año) para dos periodos de medición y comparación entre tratamientos, para diferentes grupos de árboles (≥ 10 cm dap). Sitio Clave La Tirimbina. Fuente: Camacho y Finegan (1997).

	1990-1993					1993-1996				
	Test.	Lib.	Dosel	H	P	Test.	Lib.	Dosel	H	P
Todos los árb.	3	3	3	0.6	0.7	2	4	3	6.7	0.03
No comerciales	2	2	2	0.6	0.7	1	3	2	3.4	0.18
Comerciales	5	5	6	2.1	0.3	4	7	6	6.7	0.03
Futura cosecha	5	5	6	1.3	0.5	5	7	6	6.1	0.05

Prueba de Kruskal-Wallis / P: probabilidad / N = 3 repeticiones por tratamiento.

La variación de la composición del bosque y la dinámica de la biodiversidad vegetal

Al igual que para el estudio de individuos ≥ 10 cm dap (véase **Dinámica de rodales: cambios estructurales, mortalidad y crecimiento**) las parcelas con el tratamiento de liberación con refinamiento presentaron un mayor dinamismo que las testigo (aprovechamiento solamente) en la categoría diamétrica ≥ 2.5 cm dap, que resultó en un aumento neto de individuos en esta categoría. La proporción de individuos muertos por tratamiento fue prácticamente la misma, pero el número de individuos reclutados fue significativamente mayor con el

tratamiento silvicultural. Este mayor dinamismo de las parcelas con tratamiento silvicultural llevó a que sus existencias en 0.4 ha en 1996 fueran mayores a las encontradas en las parcelas testigo, a pesar de que en 1994 presentaba un 5% menos de individuos.

El aumento neto de individuos bajo el tratamiento de liberación con refinamiento estuvo acompañado por un aumento importante en el número de especies, cambio que no se presentó bajo el tratamiento testigo, donde el número de especies permaneció estable. Un 76% del total de las especies reclutadas en las 0.8 ha de muestra durante el periodo 1994-1996 se estableció en las parcelas tratadas, y el aumento neto del número de especies bajo dicho tratamiento, llevó a que ambos tratamientos presentaran idéntico número de especies en 1996 (234 en 0.4 ha por tratamiento), a pesar de que en 1994 se presentó en las parcelas testigo un 8% más de especies que en las parcelas con tratamiento silvicultural.

Aunque en la muestra de 0.4 ha del tratamiento liberado se observó un mayor reclutamiento tanto de especies como de individuos, en 1996 no se encontraron diferencias estadísticas al comparar el número de individuos y especies en muestras de 0.2 ha por tratamiento (Prueba de Tukey, $P > 0.05$; $n = 3$ por tratamiento). Esta falta de diferencias entre tratamientos, a pesar de las tendencias dinámicas mostradas durante el periodo 1994-1996, puede interpretarse como consecuencia de la alta variabilidad espacial del bosque, y al hecho de que, a causa de la intervención sufrida, tanto el número de individuos como la riqueza de especies fueron menores en las parcelas tratadas que en las testigo al inicio del periodo de estudio. Por ello, parte del dinamismo del bosque con tratamiento se 'absorbió' en la compensación de los efectos del tratamiento silvicultural. Alwyn H. Gentry (comunicación personal) consideró que la riqueza de especies encontrada en las parcelas de La Tirimbina es similar a la de bosques sin intervención de la zona. Esto nos permite concluir que ni siquiera el tratamiento silvicultural de liberación con refinamiento en este bosque provocó pérdidas de la riqueza de especies ≥ 2.5 cm dap, en superficies pequeñas y en los primeros cinco años después de su aplicación.

Después de los tratamientos silviculturales, se puede considerar que la fuente más importante de cambios en la riqueza y diversidad del bosque son las diferentes perturbaciones del sotobosque, provocadas principalmente por el aprovechamiento. Dentro del mosaico a pequeña escala de hábitats representado por la clasificación sencilla de camino, orilla de camino, claro y bosque no perturbado, se observaron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad de la vegetación. El número total de individuos y especies en parcelas de 5 m x 5 m, fue significativamente mayor en el hábitat no perturbado (Prueba de Tukey, $P < 0.05$) con respecto a los hábitats camino y claro. Tal resultado es de esperar, como simple efecto del daño a la vegetación provocada por la intervención. Entre los hábitats perturbados, sin embargo, el camino mostró ser un ambiente muy diferente a los otros. Su vegetación fue de diversidad muy inferior a la de los demás hábitats, a excepción de la orilla de camino cuya diversidad fue intermedia (índices de Shannon y de Simpson, calculados para superficies iguales en cada hábitat; véase Delgado et al., 1997).

La riqueza y diversidad de especies no son, por sí solas, parámetros adecuados para la evaluación de cambios de biodiversidad. Esto se debe a que dos comunidades pueden ser iguales en su riqueza y diversidad pero tener composiciones distintas. Ya que resulta obvio que la intervención de un bosque

puede cambiar su composición, precisa detectar tales cambios. Una tendencia esperada en bosques aprovechados es un aumento de la presencia de las denominadas especies 'pioneras'. En La Tirimbina, un 33% de los individuos reclutados durante el periodo de estudio en las parcelas con tratamiento silvicultural perteneció a un grupo de sólo 13 especies altamente demandantes de luz, tales como *Cecropia obtusifolia* o fuertemente asociadas a la perturbación, como *Casearia arborea*. Todas estas especies se establecieron principalmente en los hábitats camino y orilla del camino. La frecuencia mucho mayor de reclutamiento en las parcelas tratadas, y la importancia, entre los reclutas, de especies demandantes de luz o por otras razones asociadas con las perturbaciones, comenzó a producir diferencias importantes en la composición florística entre tratamientos. La duración en el tiempo de estos cambios está siendo evaluado a través del seguimiento del presente estudio. Debe tomarse en cuenta que algunas de las especies características de sitios perturbados son de poca longevidad (por ejemplo, las especies herbáceas y los árboles de los géneros *Cecropia* y *Croton*). Por otra parte, otras como las especies arbóreas *Laetia procera* y *Simarouba amara* son de vida relativamente larga, por lo cual los cambios en la composición en sitios perturbados dominados por estas especies pueden ser de largo plazo.

Mientras que el ingreso al bosque de especies adaptadas a las perturbaciones es una consecuencia esperada de la intervención, muy poca atención han prestado los investigadores a los cambios de distribución y abundancia de esas especies arbóreas - si las hay- que dependen de condiciones de bosque no-intervenido (Johns, 1997). Este aspecto está siendo enfatizado en los estudios en marcha en los Sitios Claves del CATIE. Como observación preliminar, se puede constatar que en La Tirimbina, al igual que hay especies que se encuentran principal - o exclusivamente - en sitios perturbados (ya mencionadas), hay especies que todavía se encuentran principal- o exclusivamente - en sitios sin perturbación: ejemplos son *Dystovomita paniculata* (Clusiaceae), la palma *Euterpe precatoria* y *Licaria sarapiquensis* (Lauraceae), todas especies de los doseles intermedio y bajo del bosque. Como consecuencia de tales diferencias de distribuciones de especies dentro del mosaico de hábitats que conforman el bosque, se encuentra que los caminos - además de ser el hábitat de menor riqueza y diversidad de especies, aún en comparación con los claros, tienen una composición de especies diferente a la de todos los demás hábitats. Por el criterio del coeficiente de similitud de Czekanowski, se observó que la composición de la vegetación de los caminos presentó muy poca similitud a la de los demás hábitats; el hábitat orilla del camino, mostró, otra vez, un estado intermedio, mientras que el claro fue bastante similar en composición al bosque no-perturbado (Cuadro 3).

Cuadro 3. Coeficientes de similaridad de Czekanowski entre la vegetación de diferentes hábitats (450 m² de hábitat). Fuente: Delgado et al. (1997).

Hábitat	Orilla de camino	Claro	No perturbado
Camino	0.33	0.18	0.22
Orilla de camino	-	0.23	0.36
Claro	-	-	0.34

CONCLUSIONES

Hasta la fecha los bosques de estudio muestran un marcado dinamismo y buenas características de respuesta a la intervención, lo cual representa una buena

base para suponer que su manejo para producción sostenible resultará factible. Los bosques no-intervenidos parecen mantener un estado de equilibrio, mientras que el grado de dinamismo de los bosques intervenidos depende del grado de intervención. No obstante, bajo todas las intensidades de intervención, se observa un proceso claro de recuperación post-intervención. El único aspecto del proceso de recuperación del bosque que requiere de estudios más detallados es la mortalidad natural en los rodales de mayor reducción de área basal. Las tasas de incremento diamétrico de los árboles de dosel superior pueden considerarse rápidas y en conformidad con principios generales de silvicultura, el crecimiento tiende a ser mayor en árboles de copa bien formada e iluminada. El tratamiento silvicultural es un método efectivo para aumentar el crecimiento de árboles de futura cosecha en estos bosques. A una escala de décimos de hectárea y para plantas = 2.5 cm dap, la intervención no provoca reducciones de riqueza de especies; los efectos sobre la composición del bosque, sobretodo en lo que se refiere a especies que dependen de bosque no-intervenido, quedan por aclararse.

Referencias Bibliográficas

Alder, D. and Synnott, T.J., 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Tropical Forestry Papers No. 25, Oxford Forestry Institute, Oxford, 124 pp.

Camacho, M. y Finegan, B., 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: el crecimiento diamétrico, con énfasis en el rodal comercial. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Serie Técnica, Informe Técnico no. 295. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 38 pp.

Delgado, D., Finegan, B., Zamora, N. y 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. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Serie Técnica, Informe Técnico no. 298. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 43 pp.

Finegan, B. y Camacho, M., en prensa. Stand dynamics and factors affecting tree diameter increments in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. Forest Ecology and Management.

Johns, A.G., 1997. Timber production and biodiversity conservation in tropical forests. Cambridge University Press, 225 pp.

Quirós, D. y Finegan, B., 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales no. 9. Serie Técnica, Informe Técnico no. 225. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 25 pp .

Silva, J.N.M., Carvalho, J.O.P. de, Lopes, J. do C.A., Almeida, B.F. de, Costa, D.H.M., Oliveira, L.C. de, Vanclay, J.K. and Skovsgaard, J.P., 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. Forest Ecology and Management, 71: 267-274.

Zamora, N., Artavia, M., Delgado, D. y Camacho, M., 1997. Especies vegetales de un bosque tropical húmedo primario manejado: Finca Tirimbina, noreste de Costa Rica. Manejo Forestal Tropical no. 1. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 8pp.