

14 FEB 2005

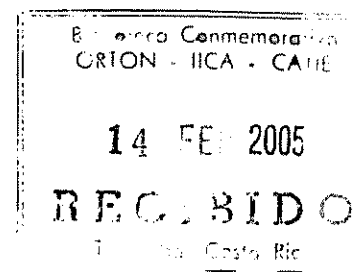
PROHIBIDO
Turrialba, Costa Rica

Factores que influyen sobre las características del suelo y la
vegetación secundaria regenerada en pasturas abandonadas de
Hojancha, Guanacaste, Costa Rica

MANUEL ANTONIO SOUDRE ZAMBRANO

770304

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



**FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS DEL SUELO Y LA
VEGETACIÓN SECUNDARIA REGENERADA EN PASTURAS ABANDONADAS
DEL CANTON DE HOJANCHA, GUANACASTE, COSTA RICA**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, como requisito parcial para optar por el grado de:

Magister Scientiae

Por

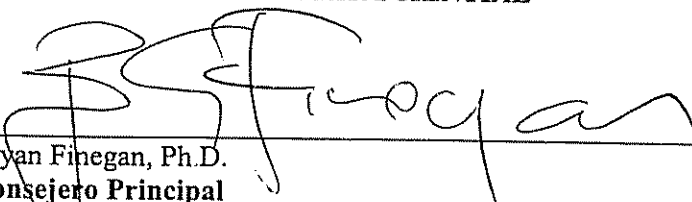
MANUEL ANTONIO SOUDRE ZAMBRANO

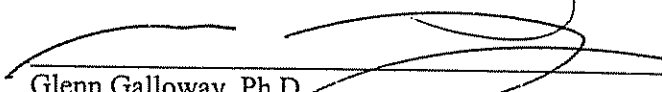
Turrialba, Costa Rica
2004

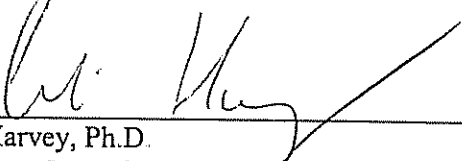
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

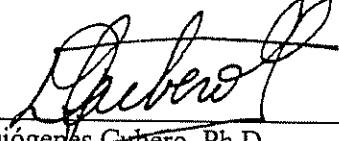
MAGISTER SCIENTIAE


FIRMANTES:

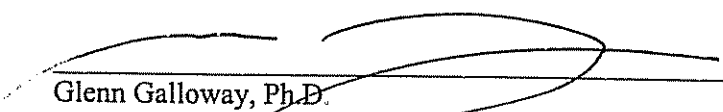

Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal

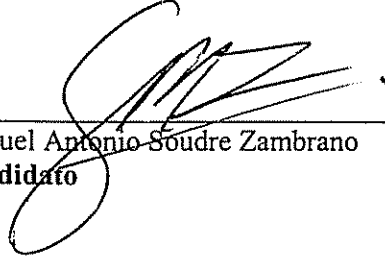

Glenn Galloway, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Celia Harvey, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Diógenes Cubero, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


José Joaquín Campos, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Glenn Galloway, Ph.D.
Director Programa de Educación y
Decano de la Escuela de Posgrado


Manuel Antonio Soudre Zambrano
Candidato

Dedicatoria

A Dios

A Josué y Leisy

A mis padres y hermanos

A la linda gente del Cantón de Hojancha

A los amigos, maestros y administrativos del CATIE

Agradecimientos

- Por las sabias orientaciones en el asesoramiento del presente trabajo a Bryan Finegan, asesor principal.
- A cada uno de los miembros del comité asesor, Glenn Galloway, Celia Harvey, Diógenes Cubero y José Joaquín Campos por sus valiosos aportes.
- A Fernando Casanoves y Gustavo López, por el permanente respaldo en el análisis estadístico de la información.
- A Hugo Brenes, por su alta calidad en el manejo y procesamiento de datos y sus oportunos consejos.
- A Muhammad Ibrahim y Jairo Mora, por sus valiosas orientaciones sobre el uso anterior.
- A Bastian Louman, por sus oportunas recomendaciones para la selección del sitio y micrositio.
- A Christian Brenes, por sus largas jornadas y calidad en la generación de mapas.
- A José Masís, Lidieth Marín, por el apoyo logístico en todo momento.
- A Patricia Leandro y los Sres. Castillo, por el excelente trabajo en análisis de suelos.
- A Mónica Salazar y Diego delgado, por sus importantes consejos y orientaciones en todo momento.
- A Alfonso Garita, Huber Monge, Xinia Soto, especialistas del proyecto Ecomapas_INBIO, por su camaradería y excelente aporte profesional en la actualización cartográfica de la cobertura.
- A Nelson Zamora, especialistas del INBIO, por su gran calidad en la identificación de especies.
- De forma muy especial a Samaria Murakami y Marcía Núñez, por compartir innumerables horas de trabajo en el campo y estar conmigo tanto en las buenas y singulares situaciones que nos tocó vivir en la microcuenca del Río Zapotal.
- Reconocimiento para los encuestados e informantes clave de Monte Romo y San Pedro, a los amigos y colaboradores en los trabajos de campo, Don Carlos González, Jesús Arguedas, Gilberto Rodríguez, Isaac González, Damaris Soto, Juan Barrantes, Huber Chacón y José Masís.
- A Miguel Méndez, Emel Rodríguez, Oscar García, Alfonso Méndez, Ricardo Morataya, Patricia Sandoval y familia, Juan Bautista Méndez, Mauricio Méndez, Danilo Méndez, Syrlene Méndez Denia Elizondo, Marielos Vargas, Sra. Marielos Rodríguez y familia, José Miguel Valverde, Alcides, Al Sr. Alcalde Don Juan Marín, Don Otoniel y familia, tanto por su amistad, como por permanente apoyo profesional y técnico en la localidad de Hojancha. En general a toda la linda gente de Hojancha.
- A mis amigos, Don Felipe Pen y Estela, a Toñix, Necy, Tano, Hermano, Pacho, Nelly, Pata, Lalo, Adriana (miss), Andrés, Pio y Marilu, gracias por todo su apoyo durante los dos años en CATIE.
- Al Banco Mundial por el decidido apoyo financiero con el cual me fue posible estudiar la maestría y vivir junto a mi familia.
- A la Organización Internacional de Maderas Tropicales (OIMT) por el pertinente apoyo financiero que complementó el presupuesto para desarrollar la presente investigación.

Biografía

El autor nació en la ciudad de Lima, Perú el once de mayo de 1967. Realizó sus estudios en el colegio HH. Maristas de San Juan de Miraflores. En 1985 ingresó a la Universidad Nacional Agraria La Molina, obteniendo el título de Ingeniero Forestal con orientación en ecología y silvicultura. Se ha desempeñado profesionalmente durante los diez últimos años en diferentes institutos de investigación y desarrollo: fue ejecutor del proyecto manejo de bosques aluviales en la cuenca del Río Ucayali para el Proyecto Suelos tropicales-Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC); luego investigador residente de las áreas de manejo de regeneración natural y de plantaciones con especies nativas en la estación experimental Von Humboldt del Instituto Nacional de Investigación Agraria (INIA); también responsable de la colecta y manejo de germoplasma de especies forestales aluviales de la cuenca central de Río Amazonas para el Centro Internacional para la Investigación en Agroforestería (ICRAF) y finalmente ejecutor del proyecto métodos de rehabilitación de bosques secundarios y tierras degradadas en la Amazonía Peruana para el Centro Internacional para la Investigación Forestal (CIFOR). En enero del 2003 ingresó al programa de posgrado del CATIE, donde obtuvo el grado de Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad en diciembre del 2004.

Tabla de contenido

Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Biografía.....	v
Tabla de contenido.....	vi
Lista de cuadros.....	viii
Lista de figuras.....	ix
Resumen.....	x
Abstract.....	xi
1. Introducción general.....	1
1.1 OBJETIVOS.....	2
1.1.1 General.....	2
1.1.2 Específicos.....	2
1.2 HIPÓTESIS.....	3
2. Revisión de literatura.....	3
2.1 RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN EL CONTEXTO CENTROAMERICANO.....	3
2.2 FACTORES QUE AFECTAN LA SUCESIÓN SECUNDARIA.....	5
2.2.1 <i>Los nutrientes y su papel en la estructura y composición del bosque secundario</i>	6
2.2.2 <i>Variación edáfica y topográfica sobre la composición</i>	7
2.2.3 <i>Variación edáfica sobre la productividad</i>	8
2.2.4 <i>Efectos del uso anterior sobre la vegetación</i>	9
2.2.5 <i>Otros factores que afectan la sucesión</i>	10
2.3 FACTORES QUE AFECTAN LA CONDICIÓN DEL SUELO.....	10
2.3.1 <i>Efectos del uso anterior</i>	11
2.3.2 <i>Efectos de la sucesión secundaria</i>	12
3. Bibliografía.....	15
Resumen.....	20
Abstract.....	21
1 Introducción.....	22
2 Materiales y métodos.....	24
2.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	24
2.2 ACOPIO DE INFORMACIÓN DEL USO ANTERIOR.....	27
2.3 MUESTREO DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA.....	28
2.4 ANÁLISIS DE DATOS.....	30
2.4.1 <i>Categorización del uso anterior</i>	30
2.4.2 <i>Categorización de bosques por edad de abandono</i>	31
2.4.3 <i>Categorización de bosques por tipología florística</i>	31
3 Resultados.....	33
3.1 CARACTERIZACIÓN DEL USO ANTERIOR.....	33
3.1.1 <i>Dinámica de uso de la tierra</i>	33
3.1.2 <i>Características de la intensidad del uso</i>	34
3.1.3 <i>Relación entre el uso anterior y las características del sitio</i>	35
3.1.4 <i>Diferenciación de categorías de uso</i>	36
3.1.5 <i>Tipificación de las categorías de uso anterior</i>	38
3.2 CARACTERIZACIÓN DE LA SUCESIÓN SECUNDARIA.....	39

3.2.1	<i>Tipificación basada en la similitud florística entre bosques secundarios</i>	39
3.2.2	<i>Composición florística</i>	43
3.2.3	<i>Riqueza y diversidad</i>	43
3.2.4	<i>Estructura</i>	44
4	Discusión	53
4.1	USO ANTERIOR EN BOSQUES SECUNDARIOS	53
4.2	FACTORES QUE AFECTAN LA VEGETACIÓN SECUNDARIA EN PASTURAS ABANDONADAS	55
5	Conclusiones	61
6	Bibliografía	62
	Resumen	70
	Abstract	71
1	Introducción	72
2	Materiales y métodos	75
2.1	UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	75
2.2	DESCRIPCIÓN DEL SITIO	76
2.3	TIPOLOGÍA DE LOS FACTORES EN ESTUDIO	77
2.4	MUESTREO DE PASTURAS	78
2.5	MUESTREO DE SUELOS	79
2.5.1	<i>Reconocimiento de suelos</i>	79
2.5.2	<i>Colecta de muestras</i>	79
2.6	ANÁLISIS DE LABORATORIO	80
2.7	PROCESAMIENTO DE INFORMACIÓN	81
3	Resultados	82
3.1	SUELO EN BOSQUE SECUNDARIO	82
3.2	EL SUELO EN PASTURAS	84
3.3	EFFECTO DEL USO ANTERIOR SOBRE LA CONDICIÓN DEL SUELO	84
3.4	EFFECTO DE LA EDAD DE ABANDONO SOBRE LA CONDICIÓN DEL SUELO	86
3.5	EFFECTO DE LA COMPOSICIÓN DEL BOSQUE SOBRE LA CONDICIÓN DEL SUELO	86
4	Discusión	89
4.1	CAMBIOS EN EL SUELO DE BOSQUE A PASTIZAL	89
4.2	CAMBIOS EN EL SUELO DEBIDO AL USO ANTERIOR	90
4.3	CAMBIOS EN EL SUELO DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA	92
4.4	CAMBIOS EN EL SUELO DEBIDO A LA COMPOSICIÓN DE LOS BOSQUES	94
5	Conclusiones	98
6	Bibliografía	100
	Anexos	106

Lista de cuadros

Artículo I

Cuadro 1. Código de parches de bosque y descripción de sitio de acuerdo con la tipología utilizada	29
Cuadro 2. Número de bosques muestreados por categoría de edad (hábitat) y categoría de uso anterior	31
Cuadro 3. Valor promedio (coeficiente de variación) de las variables empleadas en la determinación de la carga animal donde antes hubo potrero Na, número de animales; Ua, unidad animal; Ap, área de potrero (ha); Po, período de ocupación (meses/año ; CA, carga animal (Ua/ha)	35
Cuadro 4. Resultados de la prueba multivariada Hotelling entre las categorías de uso anterior propuestas. Los valores cuantitativos son promedios. Letras minúsculas distintas indican diferencias* ($P < 0.01$) entre categorías de uso anterior. Letras mayúsculas representan las variables de uso anterior: PA, período agrícola (años); PP, período de pastoreo (años); CA, carga animal (Ua/ha); PT, profundidad de trillo (m); P, pendiente promedio (%).	38
Cuadro 5. Valores promedio + error estándar de las variables de uso anterior en 30 bosques secundarios. Prueba de comparación LSD Fisher; *** $P < 0.001$, * $P < 0.05$, NS = no significativo	39
Cuadro 6. Resultados de la prueba de Monte Carlo para el valor indicador (V_i) máximo de cada especie entre las dos agrupaciones obtenidas en el análisis de conglomerados, individuos dap > 10 cm. Valores promedio (M), desviación estándar (DS) y de probabilidad (P)	40
Cuadro 7. Valor promedio (desviación estándar) de las variables de riqueza (Fm, familia; Gn, género; S, especie) e índices de diversidad (Fs, α Fisher; Sh, Shannon; Sm, Simpson) en 30 bosques secundarios, individuos dap > 5 cm. Prueba de comparación LSD Fisher	44
Cuadro 8. Valor promedio + error estándar para variables estructurales (VE): N, individuos dap > 10 cm (N°/ha); H, altura total promedio (m); G, área basal (m ² /ha); V, volumen total (m ³ /ha) Prueba de comparación LSD Fisher; ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, NS = no significativo	45

Artículo II

Cuadro 1. Código de parche de pastura y descripción de sitio de acuerdo con tipología	78
Cuadro 2. Valor promedio (mínimo - máximo) de las propiedades químicas y físicas del suelo (0 - 12 cm) por tipo de cobertura DS, desviación estándar.	83
Cuadro 3. Valor promedio de las variables de suelo que presentaron diferencias* debido al uso anterior. Bh, biomasa de hojarasca (t/ha); Mo, materia orgánica (%). Prueba de comparación LSD Fisher	85
Cuadro 4. Valor promedio de las variables de suelo que presentaron diferencias* debido a la edad de abandono de los bosques. Bh, biomasa de hojarasca (t/ha); P ¹² , fósforo. Prueba de comparación LSD Fisher	86
Cuadro 5. Valor promedio de las variables de suelo que presentaron diferencias* debido al tipo florístico de los bosques secundarios. Hz, horizonte superficial (cm); Cs, carbono almacenado (t/ha); P ¹² , fósforo; K, potasio (cmol/l); Zn ¹² , zinc. Prueba de comparación LSD Fisher	87

Lista de figuras

Artículo I

- Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de sitios de muestreo por categoría de edad de abandono (cuadrado: pastos/0 años; triángulo: bosques < 18 años; círculo: bosques > 18 años). Representación de cobertura actual (negro: bosque secundario; blanco: pastura; gris punteado: plantación) 25
- Figura 2. Análisis gráfico de componentes principales (Biplot) entre 30 bosques (triángulo) y las 6 variables (círculo) que definieron el uso anterior en los bosques secundarios. Los ejes coordenados CP1 y CP2 representan los componentes principales. El código a la par del triángulo representa al parche de bosque secundario o sitio de muestreo (Cuadro 1). 36
- Figura 3. Dendrograma de clasificación (método Ward) con base en seis variables cuantitativas de uso anterior para 30 bosques secundarios. Los códigos del margen izquierdo representan cada uno de los parches de bosques secundario (Cuadro 1) 37
- Figura 4. Dendrograma de agrupamiento para 30 bosques secundarios con base en su similitud florística. Los códigos del margen izquierdo representan los parches de bosques secundario (Cuadro 1). 40
- Figura 5. Diagrama de ordenación NMS que muestra la relación entre 30 bosques secundarios (cuadrado cerrado) y las 86 especies (aspa) más importantes que los conforman, individuos dap > 10 cm. Las especies indicadoras son resaltadas por el rectángulo abierto. Los códigos a la par de los cuadrados pequeños representan los parches de bosque secundario (Cuadro 1). Los códigos a la par de las aspas pequeñas representan las especies (Anexo 2) 42
- Figura 6. Relaciones lineales entre la edad de abandono con a) número de especies (dap > 5 cm) ($P > 0.05$) y variables estructurales (dap > 10 cm) b) número de individuos por hectárea; c) altura total promedio; d) altura dominante de *L. parviflorus*; e) área basal; f) volumen total. 47
- Figuras 7. Distribución del número de individuos por hectárea (N) de las especies indicadoras, *C. alliodora* (barra blanca); *G. ulmifolia* (barra negra); *L. parviflorus* (barra gris) en relación a la edad de abandono de bosques secundarios, individuos dap > 10 cm. 48
- Figura 8. Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea (N) tanto de especies indicadoras, como del total de especies (dap > 5 cm) presentes en los 30 bosques secundarios 49
- Figura 9. Distribución del número de árboles por intervalos de altura total promedio para las especies indicadoras, *L. parviflorus* (cuadrado); *G. ulmifolia* (triángulo); *C. alliodora* (círculo) 50
- Figura 10. Distribución de a) altura total promedio, b) área basal promedio y c) volumen total promedio en bosques donde hubo uso liviano (círculo cerrado) y bosques donde hubo uso pesado (círculo abierto) en relación a su edad de abandono. N = 30 parches de bosque secundario, vegetación dap > 10 cm. 51
- Figura 11. Valores medios del número de individuos por hectárea (N) por efecto de la edad de abandono y el tipo de bosque: bosque juvenil (cuadrado cerrado) y bosque intermedio (círculo abierto). Valores medios del área basal por efecto de la edad de abandono y el uso anterior: bosque con uso liviano (círculo cerrado) y bosque con uso pesado (rombo abierto). Los segmentos representan el error estándar 52
- Figura 12. Distribución de área basal (G) y volumen (V) por intervalos diamétricos de toda la vegetación (dap > 10 cm) en los 30 parches de bosque secundario. 53

Artículo II

- Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de sitios de muestreo por categoría de edad de abandono (cuadrado: pastos/0 años, triángulo: bosques < 18 años, círculo: bosques > 18 años). Representación de cobertura actual (negro: bosque secundario; blanco: pastura; gris: plantación; otros usos: gris punteado). 75
- Figura 2. Distribución de parches de bosque secundario y de pasturas activas en un paisaje donde el 80% de los parches se ubican en pendientes superiores al 30% (azul: río y quebradas; rojo: parches; líneas negras: linderos de finca). 76
- Figura 3. Valor medio del porcentaje de a) arena y b) limo por efecto de la edad de abandono y el uso anterior. Bosque de edad juvenil (cuadrado cerrado) y bosque de edad intermedia (círculo abierto). Los segmentos representan el error estándar 85
- Figura 4. Relaciones lineales entre la edad de abandono con a) biomasa de hojarasca; b) materia orgánica; c) fósforo; d) potasio⁴ 88

Soudre, M. 2004. Factores que influyen sobre las características del suelo y la vegetación secundaria regenerada en pasturas abandonadas del Cantón de Hojancha, Guanacaste, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 111 p.

Palabras claves: Alfisol, pasturas abandonadas, restauración ecológica, sucesión forestal, uso anterior.

Resumen

El estudio se realizó en 30 parches de bosque secundario de entre 5 y 40 años de edad de abandono regenerados sobre un gran matriz de pasturas del ex-asentamiento San Roque. El objetivo es contribuir al conocimiento sobre las relaciones entre los factores histórico-ecológicos con la restauración del suelo y la vegetación durante la sucesión secundaria en los bosques húmedos tropicales. Para esto se evaluó 90 parcelas temporales de 400 m² (dap \geq 10 cm) y se estimó variables de composición y estructura de la vegetación. Se colectó y analizó las propiedades físicas y químicas del suelo (0-12 cm) en los mismos parches de bosque. Los resultados se analizaron mediante un diseño trifactorial probando la significancia ($P = 0.05$) de las variables de vegetación y del suelo debido a los factores de uso anterior (liviano y pesado), edad de abandono (juvenil e intermedio), tipo florístico de bosque (*Guazuma_Cordia* y *Lonchocarpus*), así como sus interacciones. El uso anterior y la edad de abandono de un sitio tienen influencia significativa tanto sobre los cambios en las variables estructurales de la vegetación, como en los niveles de biomasa de hojarasca y materia orgánica. No se comprobó que los tipos florísticos de bosque, por sí solos, contribuyan en los cambios de las características de vegetación, aunque en el caso del suelo, los chapernales recuperaron 23% más espesor del suelo superficial, 31% más carbono almacenado y 30% más fósforo que en suelos de guacimolaurel y estos últimos presentaron 81% más potasio y 40% más zinc que los chapernales. La asociación entre el fósforo y los ácidos orgánicos de la hojarasca en descomposición, evitó sus pérdidas al inicio de la colonización de pasturas. La restauración de pasturas abandonadas podría tener mejores posibilidades de éxito si se explota al máximo los procesos y mecanismos de regeneración de las especies nativas del propio paisaje.

Soudre, M. 2004. Factors that influence the characteristics of the soil and the regenerated secondary vegetation in abandoned pastures of Hojancha, Guanacaste, Costa Rica Thesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica 111 p

Key words: Abandoned pasture, Alfisol, ecological restoration, forest succession, previous use

Abstract

The research was carried in 30 patches of secondary forest of between 5 and 40 years old of abandonment regenerated on a great matrix of pastures of the village San Roque. The objective is to contribute to the knowledge on the relations between the historical-ecological factors with the restoration of the soil and the vegetation during the secondary succession in the tropical humid forests. To evaluated 90 temporary plots of 400 m² (dbh > 10 cm) and was considered variables of composition and structure of the vegetation. To gathered and it analyzed the physical and chemical properties of the soil (0-12 cm) in forest patches. The results were analyzed by means of a trifactorial design proving the significance (P = 0,05) of the variables of vegetation and the soil due to the factors of previous use (light and heavy), age of abandonment (youthful and intermediate), florist type of forest (*Guazuma_Cordia* y *Lonchocarpus*), as well as their interactions. The previous use and the age of abandonment of a site as much have significant influence on the changes in the structural variables of the vegetation, the levels of litter biomass and organic matter. It was not verified that the floristic types of forest, in single case, contribute in the changes of the vegetation characteristics, although in the case of the soil, the chapernales recovered 23% more thickness of the superficial layer of soil, 31% more stored carbon and 30% more phosphorus than in soil of guacimolaurel and these last ones presented 81% more potassium and 40% more zinc than the chapernales. The association between phosphorus and organic acids of litter in decomposition, avoided its lost ones at the beginning of the colonization of pastures. The restoration of left pastures could have better possibilities of success if it operates to the maximum the processes and mechanisms of regeneration of the native species of the own landscape.

1. Introducción general

Los bosques secundarios cubren en América Latina 165 millones de hectáreas (FAO 1990 Citado por Carazo y Zapata 1997) y están rápidamente transformándose en una cobertura bastante común y predominante en muchos países productores de maderas tropicales (Brown y Lugo 1990, Hashimoto *et al.* 2000, OIMT 2002). Un considerable aumento en el área ocupada por bosques secundarios en la región Centroamérica, fue debido al abandono de pasturas en los últimos años (Kaimowitz y Angelsen 2002). En el caso de Costa Rica, este efecto se visualizó, principalmente, en el sector del pacífico norte (CORFOGA 2004)

La sucesión secundaria puede ser definida como el proceso de desarrollo de una vegetación leñosa en tierras que son abandonadas o dejadas en descanso, en sitios donde la vegetación original es destruida por la actividad humana (Finegan 1992). Numerosos estudios sugieren que la cobertura secundaria tendría un efecto positivo al mejorar las propiedades físicas y químicas de los suelos (Nye y Greenland 1960; Sánchez *et al.* 1981; Montagnini y Jordan 2002; Lilienfein *et al.* 2003. El incremento de nutrimentos ocurre principalmente en los horizontes superficiales del suelo donde se encuentra la enorme biomasa radical de los árboles, se acumula y mineralizan los detritos vegetales que llegan al suelo y se encuentra la mayor actividad microbial (Jordan 1985). Aunque las tendencias muestran que la composición de los bosques secundarios a lo largo de la sucesión secundaria reviste una importancia obvia desde el punto de restaurativo o de rehabilitación; sin embargo debido al gran número de factores que influyen sobre la colonización de un sitio abandonado es imposible determinar una tasa general de recuperación de especies (Finegan 1996). La variación florística de estas sucesiones es afectada por el sustrato, uso anterior del sitio, distribución de fuentes semilleras, estrategias de diseminación de las especies (Finegan 1992; Finegan 1997; Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1981).

En Costa Rica, al igual que otros países tropicales, las pasturas son el primer paso de la sucesión ecológica, después de la remoción del bosque primario (Uhl y Jordan 1984; Janzen 1987; Uhl *et al.* 1988; Mochiuti *et al.* 2000). Las evidencias demuestran que tras la formación y abandono de pasturas los efectos en las propiedades del suelo son desfavorables (Daubenmire 1972; Johnson y Wedin 1997; Alfaro *et al.* 2001). El número de especies leñosas en parcelas de 0.01 ha fue entre 3 a 6 veces mayor en áreas abandonadas después del uso agrícola corto y ligero, que en tierras sometidas a pastoreo. La tasa de recuperación de la biomasa fue mucho menor después del abandono de pasturas con intensidad de uso pesado (Uhl *et al.* 1988). Debido a esta naturaleza tan contingente (variable) de las sucesiones secundarias, las proyecciones sobre la restauración debido a esta cobertura no deben ser vistas tan

optimistamente Según las referencias anteriores la trayectoria, no siempre podría presentar la composición, el porte y la estructura “esperada” en relación proporcional a su edad o su período de abandono

Por tal motivo, esta investigación pretende contribuir al conocimiento del papel de los factores histórico-ecológicos sobre la restauración de la vegetación secundaria y de las propiedades del suelo. El estudio se desarrolló tanto en el suelo, como en los parches de bosque secundario regenerados sobre una gran matriz de pasturas de *Hyparrhenia rufa* sometidas en el pasado a actividades agropecuarias. Los resultados del estudio son presentados en dos artículos; el primero acerca de los factores que influyen tanto en las características estructurales y florísticas de la vegetación secundaria; y el segundo caso se aborda la influencia de los mismos factores sobre la condición del suelo.

1.1 Objetivos

1.1.1 General

Evaluar la influencia de los factores histórico-ecológicos sobre la condición del suelo y de las características de la vegetación secundaria regenerada sobre una matriz de pasturas abandonadas.

1.1.2 Específicos

Tipificar los niveles de uso anterior de los bosques secundarios, desde la apertura del bosque primario hasta el momento del abandono de las pasturas, en base al período agrícola, período de pastoreo, carga animal, densidad aparente y profundidad de trillos dejados por el ganado.

Caracterizar las sucesiones secundarias regeneradas en un paisaje de pasturas abandonadas en base a la edad del bosque secundario, composición florística, riqueza, diversidad y estructura.

Establecer las relaciones entre las mencionadas características del bosque secundario, con la edad y las categorías de uso anterior tipificadas.

Determinar las propiedades físicas y químicas de los suelos bajo el bosque secundario regenerado en pasturas después de una determinada edad de abandono.

Establecer las relaciones entre las mencionadas características del suelo, con la categoría de uso anterior y el tipo florístico de bosque secundario de una determinada edad de abandono

1.2. Hipótesis

La composición florística, riqueza, diversidad y estructura de las sucesiones secundarias no son afectadas por las categorías de uso anterior al abandono.

La edad de abandono de la sucesión secundaria no afecta las características de la vegetación secundaria dentro de una determinada categoría de uso anterior.

Las propiedades físicas y químicas de los suelos no son afectadas por las categorías de uso anterior al abandono

Las propiedades físicas y químicas de los suelos no son afectadas por el tipo florístico de bosque a una determinada edad de abandono de la sucesión secundaria.

2. Revisión de literatura

2.1 Restauración ecológica en el contexto Centroamericano

Según Kaimowitz y Angelsen (2002) algunas de las causas para el abandono de pastos tradicionales centroamericanos y su conversión hacia bosque secundario son las tasas de cambio sobrevaluadas, los decrecientes ingresos domésticos y la baja demanda internacional para carne y productos lácteos. Un escenario que ejemplifica este proceso es la zona más seca del pacífico seco de Costa Rica.

La degradación en términos de pérdida progresiva de la fertilidad del suelo o invasión de malezas, también origina el abandono de pasturas (Budowski, 1983). Otras causas para la degradación de pasturas identificadas como importantes son el pobre mantenimiento y manejo inadecuado de los terrenos

sembrados con pastos, además de la forma inadecuada en la que las pasturas son establecidas en los potreros. Estas provocan la pérdida de fertilidad, invasión de plantas indeseables, falta de cobertura, compactación y erosión de suelos (Spain y Gualdrón, 1988); pero el sobre pastoreo, que es un consecuencia del manejo inadecuado, es generalmente reconocido como la razón mayor de esta degradación.

Además del desconocimiento del manejo de cargas animales adecuadas por lo productores, las condiciones propias de los suelos poco profundos influyen grandemente en este proceso. Los periodos de degradación-recuperación se dan por lapsos variados de tiempo, porque además de las malas condiciones generales del suelo, el pastoreo retrasa el proceso de sucesión secundaria, impidiendo que las pasturas viejas sean colonizadas por especies leñosas y frenando la acumulación de biomasa (Montagnini y Sancho, 1990). Investigadores como Spain y Gualdrón (1988), Gutiérrez (1996), Kutchcouski *et al.* (1999) han mencionado que los efectos de una carga animal alta en los potreros por largo tiempo provoca la pérdida de la productividad, calidad y cobertura del pasto, la compactación, erosión y pérdida en la fertilidad del suelo. Esto es confirmado por Hernández (2001) quien estudio la influencia del manejo de fincas ganaderas en la distribución de estados de degradación de pasturas en Petén, Guatemala y también determinó el efecto altamente significativo de la carga animal sobre la degradación de pasturas. La carga animal también influye en el grado de compactación de los suelos, presenta un ambiente adverso para el crecimiento radical, disminuye la capacidad de absorción de agua y afecta la estructura porosa del suelo (Hillel 1980; Agüero y Alvarado 1983). La restauración del bosque ha sido identificada en varios contextos como una actividad clave para revertir la tendencia de la pérdida del bosque, recuperar funciones de los ecosistemas y mejorar las condiciones de vida de las poblaciones (SER 2002).

En Costa Rica, por ejemplo, se ha desarrollado importantes programas de reforestación para recuperar la cobertura de bosque, pero también un alto porcentaje de área recuperada es producto de la regeneración secundaria del bosque, con ello se ha optimizado el uso de recursos económicos y humanos de dichos programas. La zona de Hojancha sufrió una fuerte degradación por el uso de ganadería extensiva y cultivo a suelo limpio; en 1976 la zona ya contaba sólo con el 2% de su área total en reserva forestal y 12% de superficie de bosques secundarios; actualmente, después de casi 30 años la cobertura de bosques secundarios en diferentes etapas de desarrollo se incrementó significativamente (Salazar 2004)

2.2 Factores que afectan la sucesión secundaria.

Si tomamos en cuenta que en una misma zona climática en el trópico puede existir una alta heterogeneidad en biotipos que pueden ser explicados por la variabilidad edáfica y geológica (Tuomisto *et al*, citado por Condit 1996), también hay que reconocer la existencia de otros elementos que pueden estar determinando o influyendo en los patrones florísticos, tales como las perturbaciones antropogénicas y naturales, y la mayor o menor adaptación de las especies arbóreas a condiciones distintas (Condit 1996).

Según Smythe (1970) la dispersión de semillas es el factor más importante para las especies de crecimiento secundario, pues de ellas depende la rapidez con que pueden colonizar y sobrevivir en claros del bosque maduro. Para Budowski (1970) el nivel en el cual la sucesión se lleva a cabo depende de la extensión e intensidad de perturbación y también del grado de explotación del suelo. En el caso extremo de degradación, se establecen las primeras fases de sucesión y este ocurre lentamente con cambios en fisonomía, estructura y composición florística.

Sin embargo, Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1981 y Finegan 1992 señalan que los factores que afectan el proceso continuo de la sucesión secundaria del bosque tropical son la fertilidad del sustrato, el uso anterior del sitio (actividad, periodo e intensidad de uso), la distribución de fuentes semilleras y las estrategias de diseminación de las mismas, las características intrínsecas de las especies, por ejemplo, la duración del ciclo de crecimiento y la eficiencia fotosintética.

En los bosques secundarios la disponibilidad y distribución de fuentes semilleras juegan un papel particularmente importante, además de la intensidad del uso anterior y la edad desde el abandono (Finegan, 1996). A la vez todos los factores mencionados afectan la productividad de este tipo de bosque. Sin embargo, diferencias tan marcadas de distribución espacial como las mostradas por Finegan (1997) y las correspondientes diferencias en condiciones de suelo, topografía, concentraciones de sustrato y los requerimientos diferentes de las especies colonizadoras, pueden hacer una contribución importante a la variación de la composición de los bosques secundarios neotropicales.

Particularmente en las regiones secas la sucesión ecológica está supeditada a la falta de agua (Kramer 1997), en particular durante la estación seca y ventosa de Guanacaste (Vallejos 1996), aunque en términos generales (Janzen 1987; Finegan 1992) coinciden en que otros factores como la calidad del suelo (propiedades físicas y químicas), el uso previo del sitio (con o sin quemadas, tipos de cultivo,

fertilización, etc), la distribución y estrategias de difusión de fuentes semilleras y las características propias de las especies colonizadoras afectan la sucesión secundaria.

En la mayoría de potreros de esta región esta presente el pasto jaragua (*Hyparrhenia rufa*) y al eliminarse el ganado, este pasto crece hasta una altura de 1-2 m, su crecimiento tiene efectos negativos al impedir la regeneración natural de árboles y es un material muy inflamable en los incendios (Janzen 1988).

En muchos de estos potreros abandonados al noreste de Costa Rica, Janzen (1988) señala que un 90% de los individuos de especies arbóreas son de especies cuyas diásporas son diseminadas por el viento. Esto es confirmado por Sabogal (1992) en bosques fuertemente perturbados en la zona seca de Nicaragua. Dado que la diseminación por el viento es tan importante en las sucesiones secundarias de las zonas secas de Costa Rica (Janzen 1988) señala que primero hay una colonización rápida solo en aquellos potreros abandonados contiguos a parches de bosque que contengan árboles reproductivos y que la colonización mas efectiva se da en el sentido del viento prevaeciente.

Janzen (1988) señala que para la región seca, en la primera etapa de sucesión no se presenta dominio de especies arbóreas heliófitas efímeras, como si lo hay en las zonas húmedas de tierras bajas; este hecho compatibiliza con el muy bajo numero de especies de este gremio en las zonas secas y posiblemente este ligado a la muy baja capacidad que muestran las especies de controlar la perdida de agua de sus tejidos.

2.2.1 Los nutrientes y su papel en la estructura y composición del bosque secundario

Las diferencias entre un microhábitat y otro (por ejemplo suelo desnudo y troncos apilados) tienen una gran influencia en la composición florística que se observaba durante la sucesión secundaria temprana (Uhl *et al.* 1981). Sin embargo, no menos importantes son las variaciones que, también a pequeña escala se observen en cuanto a los nutrientes del suelo, ya que estos pueden afectar la distribución, la composición y el crecimiento de las especies colonizadoras. En un bosque húmedo tropical en Costa Rica y durante todo un año, Harcombe (1977) examinó la trayectoria que tomaba la sucesión secundaria en dos tipos de parcelas: unas, fertilizadas otras, sin fertilizar. Las herbáceas tendieron hacer dominantes en las parcelas fertilizadas, mientras que los arbustos y los árboles dominaron en las parcelas sin fertilizar. En la Amazonia Venezolana, Uhl (1987) también observó la misma tendencia. Huston (1982) llego a la conclusión de que la dominancia de una especie sobre otra durante la sucesión parecía obedecer a la disponibilidad de nutrientes. Por ejemplo, *Hampea appendiculata*, especie arbórea típica

de las etapas sucesionales tempranas, tendía a dominar en las parcelas fertilizadas, mientras que si no se agregaban nutrientes su abundancia relativa disminuía. Estas observaciones indicarían que durante la sucesión secundaria, la composición florística y la presencia de ciertas formas de crecimiento (hierbas, árboles y arbustos) podría estar influida por la disponibilidad relativa de recursos edáficos.

La fertilidad de un suelo podría afectar radicalmente la tasa de recuperación de la estructura del bosque, tanto a nivel local como regional. Tucker *et al.* (1998), por ejemplo, compararon la sucesión secundaria en dos terrenos que tenían hasta 15 años de haber sido abandonados (en la Amazonia oriental). El tipo de suelo de ambos terrenos era diferente: en la localidad de Altamira, predominaban los Alfisoles, ricos en nutrientes; en la localidad de Igarapé-Açu, los Oxisoles, pobres en nutrientes. En Altamira todos los estadios sucesionales mostraron un dosel más alto (indicador de suelo fértil) y los árboles una área basal mayor. Del mismo modo Herrera y Finegan (1997) observaron que las dos especies que dominaban el dosel de un bosque secundario de unos 30 años de edad, *Vochysia ferruginea* y *Cordia alliodora*, mostraban una distribución espacial muy diferente. Los individuos de la primera especie parecían preferir colinas empinadas y con suelos ácidos; los de *Cordia alliodora*, topografía suave y suelos menos ácidos.

2.2.2 Variación edáfica y topográfica sobre la composición

Whitmore (1984) consideró que existen dos puntos de vista opuestos sobre las causas de la variabilidad florística en los bosques tropicales: el primero, que los bosques de una determinada región es una vasta comunidad poco diferenciada, en la cual las distribuciones de las especies individuales varían aleatoriamente; y el segundo, que cada especie presenta requerimientos bien delimitados de condiciones de sustrato (nichos) y que una vez identificados, la variación del bosque puede ser interpretada en términos de los mismos. Hasta ahora, solo se ha dado bastante énfasis a la diferenciación de nichos de las especies arbóreas tropicales según las necesidades de luz.

La falta de conocimientos acerca del papel de las condiciones de sustrato en la determinación de características de bosques tropicales se agudiza cuando se trata de bosques secundarios, donde las investigaciones autoecológicas se han concentrado principalmente en los factores que afectan el proceso de colonización del sitio (Gómez-pompa y Vásquez-Yanes 1981; Uhl *et al.* 1981; Whitmore 1984) y en menor grado, en la diferenciación de características anteriores (historia de uso) y su papel en la determinación de los cambios sucesionales (Finegan 1996). Las condiciones de sustrato sobre el

desarrollo de los bosques secundarios han sido más investigadas en relación a la variación entre sitios del uso anterior (Uhl 1987), que a las gradientes ambientales dentro de un sitio determinado.

En este sentido, es necesario considerar que los factores del suelo son uno de los tantos que supeditan la presencia o ausencia de una determinada especie en un determinado sitio (Whitmore 1984). En casos de substratos infértiles, la vegetación secundaria se caracteriza por una alta eficiencia en la utilización de los nutrimentos, una baja fijación cinética de los mismos y crecimiento lento; lo cual conduce a que se expresen mecanismos, producto de adaptaciones a tales condiciones, para obtener en una forma eficiente los de por sí ya escasos nutrimentos (Jordan 1985).

2.2.3 Variación edáfica sobre la productividad

Moran *et al.* (1996) establece que la productividad de estos bosques también puede variar a nivel de paisaje. Estos autores compararon la altura promedio, como indicador de la tasa de crecimiento de la sucesión secundaria, respecto a la fertilidad del suelo en cinco áreas que representaron diferentes condiciones de fertilidad de suelo y uso anterior de sitio. Altamira presentó sitios con suelos Alfisoles relativamente fértiles y en menor grado Ultisoles menos fértiles. Ponta de Piedras que representó un ambiente de transición compuesto por Oxisoles y suelos aluviales, Igarapé-Açu compuesto por suelos infértiles como Oxisoles y Ultisoles y Yapu compuesto por grandes parches de Espodosoles mezclados con Oxisoles. Los sitios ubicados en Altamira presentaron una mayor velocidad de crecimiento comparado con el promedio del resto de los sitios, indicando que a nivel regional la fertilidad del suelo es uno de los factores que afectan la velocidad de crecimiento en las diferentes etapas de la sucesión secundaria.

La productividad también puede variar a nivel local, como lo demuestran algunos estudios, en el caso de Herrera (1996), en un bosque secundario de 28 años de abandono en San Carlos, encontró que la variación en la productividad del sitio, representada por la altura dominante (el promedio de los 100 árboles más altos/ha) era en parte afectada por la variación de las condiciones edáficas del sitio. Se encontraron correlaciones entre la altura dominante y los porcentajes de arcilla ($r=-61.3\%$) y MO ($r=-47.2\%$); y con las concentraciones de P ($r=-59.1\%$), Fe ($r=-58.2$) y Cu (46.7%). El análisis de regresión mostró que del total de la variación en la altura dominante, la variación en las condiciones edáficas explicaron un 75%.

Otro estudio que relaciona crecimiento con variaciones ambientales del micrositio es el desarrollado por Peña (1997) en un bosque secundario de cinco años de edad después del abandono en Sarapiquí, Costa Rica. Los suelos son Ultisoles (Andic Palehumults) son de baja fertilidad natural y con un pH < 5.2 y un alto porcentaje de saturación acidez. En cuanto a la composición florística las especies más abundantes con un dap > 5 cm son *Laetia procera*, *Simarouba amara*, *Tapirira guianensis*, *Trichospermum grewifolium* e *Inga* spp. Se encontró que el incremento medio anual de la especie *Laetia procera* estaba asociado con diferentes características edáficas.

Finalmente Herrera (1996) señala que los factores topográficos y edáficos en zonas tropicales producen importante efecto en la productividad de los bosques secundarios, aun en áreas relativamente pequeñas. Señala que debe tomarse en cuenta en el desarrollo de modelos de crecimiento y rendimiento de estos bosques.

2.2.4 Efectos del uso anterior sobre la vegetación

La naturaleza de la sucesión secundaria del neotrópico es afectada en relación al tipo (agrícola o pecuario), intensidad y duración de las actividades agropecuarias realizadas antes del inicio del proceso sucesional (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1981). Esto es confirmado por Finegan (1992) quien afirma que otro de los factores de gran relevancia que afecta la regeneración natural después del abandono, es la relación de la fertilidad del suelo con el tipo y la intensidad de la actividad que se haya desarrollado. Ferreira (2001) adiciona que las prácticas de manejo, presencia de ganado y uso del fuego entre otros pueden favorecer o desfavorecer el crecimiento de ciertas especies, alterando la diversidad natural y el tiempo de sucesión.

En Venezuela se comparo un bosque secundario en un sitio que había sido talado y quemado pero en el cual no se establecieron cultivos, con otro sitio que había sido cultivado por tres años, en el primer sitio, cinco años después se encontraron tres veces más especies leñosas, una mayor proporción de especies pioneras y un 30% más biomasa que en sitio cultivado (Uhl 1987). En pasturas abandonadas Uhl *et al.* (1988) y Bruchbacher *et al.* (1988) encontraron que sitios con uso leve eran el doble de productivos que los sitios en los cuales se había practicado un uso moderado, teniendo a la vez los primeros mayor diversidad de especies leñosas. En los sitios donde el uso fue fuerte, la productividad era bastante reducida respecto al resto y estaba dominada por pastos y hierbas.

También el fuego, luego de la corta original, puede llegar a cambiar fuertemente la naturaleza de la sucesión. Esto es demostrado por Uhl *et al.* (1981) quienes en un estudio realizado en la Amazonía Venezolana, señalan que las altas temperaturas que se alcanzan durante la quema, el desarrollo de los rebrotes y el volumen de semillas del banco del suelo se reducen significativamente. Entonces, en sitios donde se aplican quemas repetidas, pueden llevar, en el caso de bosques secundarios, a sucesiones regresivas que originan pasturas, matorrales y bosques abiertos (Fontaine 1980; citado por Guillén 1993).

2.2.5 Otros factores que afectan la sucesión.

La importancia de la distribución de las fuentes semilleras y de las poblaciones de animales diseminadores de las mismas es explicada por Finegan (1992). No menos importante son las características intrínsecas de las especies que colonizan y se desarrollan durante la sucesión secundaria son determinantes en las características de cada una de las etapas de la misma. Las especies mismas determinan no solo la duración de estas etapas, sino también afectan cambios microambientales tales como humedad, temperatura, mejoramiento de las características físico-químicas de suelos y en algunos casos hasta en el establecimiento de otras especies en el sitio Herrera (1996).

Sin embargo la sucesión ecológica en suelos degradados del bosque seco tropical, bajo regímenes de quemas constantes y/o aisladas de fuentes semilleras puede presentar procesos un poco diferentes. Así Janzen (1987) considera que la vegetación boscosa puede invadir los pastizales de "Jaragua" por medio del viento y los animales, siempre y cuando se eviten los incendios y se cuenten con fuentes semilleras relativamente cercanas.

2.3. Factores que afectan la condición del suelo

Son muchos y muy drásticos los cambios que experimentan el suelo luego de la deforestación y la quema que suele acompañarla. Uno de los impactos más significativos es la pérdida de la estructura edáfica, lo cual se traduce en una mayor densidad aparente y una pérdida de la porosidad. Al eliminar un bosque y reemplazarlo por pasturas o tierras agrícolas se suscitan, a nivel del suelo una serie de cambios químicos, pero es difícil generalizar hacia donde apuntan estos procesos. De los cambios observados en la mayoría de las propiedades del suelo, la pérdida de materia orgánica del suelo puede ser particularmente perjudicial, por ser esta responsable de estabilizar la estructura física del suelo, aumentar su capacidad de retención de agua y servir como fuente de energía para los organismos

descomponedores. La materia orgánica del suelo también incide en la fertilidad del sitio porque alberga formas orgánicas de nutrientes disponibles para las plantas y tienen además una gran capacidad para intercambiar cationes (Montagnini y Jordan 2002)

Conforme se va desarrollando la vegetación secundaria, la cantidad de nutrientes contenida en el suelos es el resultado de un equilibrio dinámico entre (1) los nutrientes almacenados en la biomasa, (2) el recambio y la descomposición de la biomasa (que ciertamente le añade nutrientes al suelo) y (3) el “lavado” de nutrientes (hacia los sitios donde las raíces de las plantas no los pueden obtener). Así, mientras algunos estudios señalan que el contenido de nutrientes en el suelo aumenta a medida que el bosque secundario envejece (Lamb 1980; Williams-Linera 1983; Werner 1984; Silver *et al.* 1996), otros indican lo contrario (Uhl y Jordan 1984), a causa de diferencias en la contribución relativa de los tres factores antes mencionados. Por ejemplo en una secuencia cronológica de bosques secundarios de diferentes edades estudiada en México por Hughes *et al.* (1999) encontraron que el acervo de carbono, nitrógeno y azufre del suelo se había mantenido relativamente estables durante 50 años, a pesar de que la biomasa aérea seguía aumentando de manera constante con el paso del tiempo. En otra secuencia cronológica realizada en Costa Rica se observó que las tasas de mineralización de nitrógeno y de nitrificación del suelo en un bosque secundario de 10 a 20 años eran similares a las de un bosque primario adyacente (Reiners *et al.* 1994)

2.3.1 Efectos del uso anterior

Uhl y Kauffman (1990), indican que el tiempo en que la fertilidad de los suelos de la Amazonía brasileña se recuperan durante la sucesión secundaria es de mínimo 12 años, ya que la tasa de regeneración de las especies arbóreas y arbustivas, así como de sus diversidad dependen de la forma en que el bosque primario fue tumbado y el tipo de uso que se ha dado desde ese momento hasta el período de abandono. Fearnside y Guimaraes (1996), afirman que la vegetación secundaria originada en áreas utilizadas para la agricultura crece mucho más rápido que la vegetación secundaria establecida en área de potreros abandonados.

Montagnini y Sancho (1990) y Montagnini y Ugalde (2001) recomiendan que una utilidad de los potreros abandonados es la de establecer plantaciones de maderables nativas, su utilidad en la recuperación de suelo, la rapidez con la que pueden ser aprovechadas y los benéficos económicos que aportan tanto a la sostenibilidad del sistema como al propietario de la finca, son algunas soluciones que pueden ser adoptadas paralelamente por los productores.

Este proceso resulta esencial para restaurar la materia orgánica de los suelos y su posterior recuperación en fertilidad. Utting (1996) menciona que según investigaciones sobre reforestación en antiguas áreas de pastoreo, se hace difícil introducir especies forestales nativas sin antes incorporar humus en el suelo.

2.3.2 Efectos de la sucesión secundaria

Numerosos estudios se han hecho sugiriendo que la cobertura vegetal tiene un efecto positivo al mejorar las propiedades físicas y químicas de los suelos (Nye y Greenland 1960; Sánchez *et al.* 1995). Fisher (1990) y Perry (1994) sugieren que el incremento en el contenido de nutrientes en el suelo bajo vegetación arbórea obedece a los siguientes mecanismos: 1) Adiciones de materia orgánica al ecosistema; 2) Fijación biológica de N por parte de especies arbóreas; 3) Capacidad de almacenamiento y reciclaje de grandes cantidades de nutrientes por alguna especie arbórea; 4) Efecto de moderación del microclima por los árboles; 5) La rizosfera de los árboles favorece el reciclaje y la disponibilidad de nutrientes; 6) la adición vía goteo de nutrientes acumulados en la superficie de las hojas o por epifitas. El incremento de nutrientes ocurre principalmente en los horizontes superficiales del suelo donde se encuentra la enorme biomasa radical de los árboles, se acumula y mineralizan los detritos vegetales que llegan al suelo y se encuentra la mayor actividad microbial (Jordan 1985).

Entre los principales procesos formadores de suelos destacan los procesos de acumulación, deposición y enriquecimiento (adiciones y pérdidas), eluviación descendente, eluviación lateral a través del suelo a favor de la pendiente (translocaciones) y formación o transformación de arcillas 2:1, principalmente en áreas depresionales (Mata 1982; Alvarado 1980).

A pesar de que las plantas se desarrollan bajo determinadas condiciones de clima y suelo, son capaces de ejercer algunas modificaciones favorables sobre estos; como es la reducción de la erosión por la intercepción del follaje y la reducción de la velocidad del agua por escorrentía. Además de que las raíces son capaces de crear tensiones sobre las rocas provocando su resquebrajamiento, lo que facilita su meteorización. Las formas más simples como los hongos, algas y líquenes también son capaces de formar los primeros centímetros de suelos, para facilitar la invasión de plantas superiores (Alvarado 1980).

Según Vásquez y Alvarado (1978), las plantas afectan la evolución del suelo debido a que: Producen microclima especial, incrementan la tasa de infiltración, aportan MO, reducen la erosión, aportan (reciclan) nutrientes, producen quelatos, producen CO². Las variaciones en el tipo de

vegetación podrían hacer que los suelos difieran en sus propiedades. Por ejemplo árboles que producen humus tipo "mull" causan una movilización biológica que enriquece el suelo con Ca y Mg, mientras que árboles que producen humus tipo "moder" provocan pérdidas de Ca, Fe, Al y Mn por movilización química (Alvarado 1980).

El mull se forma en suelos ricos en bases, con pH neutro o alcalino, buena aireación y a partir de la vegetación de bosques caducifolios, por lo que los residuos se descomponen totalmente y el humus resultante es esparcido por toda la superficie del suelo por la acción de microorganismos como las lombrices (Núñez 1992).

Aweto (1981) en un estudio realizado en Nigeria en un suelo arenoso-ferrolíticos, comparó estados sucesionales de uno, tres, siete y diez años de abandono con un bosque maduro, determinó una estabilidad en cuanto a las propiedades físicas del suelo en el periodo de comparación, asumiendo un continuo (sin cambios importantes), en lo que se refiere al pH, porcentaje de poros total y la densidad aparente en los primeros 10 cm del suelo. Respecto a la capacidad de retención de humedad del suelo se observó un aumento en el mismo a los diez años de abandono. Respecto a las propiedades químicas, la vegetación de 10 años presentó un incremento de la materia orgánica respecto al total de la misma en el bosque maduro, con un simultáneo aumento del N y P.

Por su parte Werner (1984) en un estudio similar con una cronosecuencia de 31 años después del abandono pero en un Andisol, también encontró estabilidad en las propiedades físicas del suelo y la materia orgánica en tres profundidades el suelo (0-10, 10-30 y 30-50 cm). No obstante en lo que se refiere a agua disponible en el suelo, a diferencia de Aweto no se encontró aumento. En el caso del Andisol el contenido de arcillas no mejora las condiciones de retención de humedad conforme presenta aumento en la materia orgánica; sin embargo en un suelo arenoso, en general, la capacidad de retención de humedad será mayor conforme el contenido de materia orgánica aumente; en lo que se refiere a Ca y Mg, después de 31 años (10 cm de profundidad) no alcanzaron los valores del bosque original. En estos casos debe resaltarse el hecho de que aunque destacan principios generales o esperados en el largo plazo sobre la recuperación de las condiciones del suelo (mayor edad, mayor contenido de materia orgánica) y no tan evidente en el caso de Werner (1984), la velocidad de recuperación del sistema depende de la fertilidad inicial del sustrato y por lo tanto, de las características físicas, químicas, mineralógicas y biológicas del suelo.

Daubenmire (1972) encontró mayores concentraciones de Ca y Mg pero menores de K en suelos cubiertos con bosque, por lo que el pH era mayor en este tipo de ecosistemas que en el de pasturas. Johnson y Wedin (1997) encontraron valores inferiores de C, N, y K, así como mayores cantidades de micro elementos en los suelos bajo pasto que en suelos bajo vegetación de bosque al convertir el bosque seco tropical a pasturas en Typic Ustropepts y Cumulic Haplustolls de la reserva Biológica Lomas de Barbudal. Estudios de este tipo no siempre mostraran cambios significativos, por ejemplo Hernández (2001) en pasturas degradadas en Calzada Mopán, Guatemala, obtuvo que las concentraciones de los elementos del suelo mostraron rangos distintos en cada estado de degradación, pero las diferencias fueron tan leves, que no se encontraron diferencias estadísticamente significativas, además hubo valores contradictorios.

Por su parte, Herrera (1998) sugiere que el efecto del desarrollo de vegetación secundaria sobre las propiedades físicas y químicas del suelo, en el corto, mediano y largo plazo puede ser analizado utilizando cronosecuencias.

3. Bibliografía

- Agüero, J; Alvarado, A. 1983. Compactación y compactabilidad de suelos agrícolas y ganaderos de Guanacaste, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 7 (1,2):27-33
- Alfaro, E; Alvarado, A; Chaverri, A. 2001. Cambios edáficos asociados a tres etapas sucesionales de bosques tropical seco en Guanacaste, Costa Rica *Agronomía Costarricense* 25 (1): 7-20p
- Alvarado, A. 1980. El origen de los suelos. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 74 p.
- Aweto, A. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in South-Wester Nigeria. II Soil fertility restoration. *Journal of Ecology* 69:609-614
- Brown, S 1990. Tropical secondary forests *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Bruchbacher, R; Uhl, C; Serrao, A. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stock in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76:682-699
- Budowski, G. 1970 The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland forest. *Tropical Ecology* 11:44-48
- _____. 1983. Manejo de bosque secundario proveniente de un potrero abandonado. Curso intensivo: Prácticas agroforestales con énfasis en la medición y evaluación de parámetros biológicos y socioeconómicos CATIE. Turrialba, Costa Rica. 30 p.
- Carazo, V; Zapata J. 1997. Propuesta de Pucallpa sobre el desarrollo sostenible del bosque secundario tropical en América Latina. 1997. *In taller Internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América latina*. Pucallpa, Perú. Memorias. TCA-GTZ-IKC. 3-10.
- Condit, R. 1996 Defining and mapping vegetation types in megadiverse tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11(1):4-5
- CORFOGA, 2004. Condición de la actividad ganadera según el censo ganadero nacional 2000. Comisión mixta de sequía. Región Chorotega Plan Estratégico 2002. San José, Costa Rica. Disponible en http://www.crid.or.cr/digitalizacion/pdf/spa/doc_14702/doc14702-b.pdf. Consultado en noviembre 2004.
- Daubenmire, R. 1972 Some ecologic consequences of converting forest to savanna in northwestern Costa Rica. *Tropical Ecology* 13(1):31-51
- Fearnside, P; Guimaraes, M. 1996. Carbon uptake by secondary forest in Brazilian Amazonia. *Forest ecology and management* 80:35-46
- Ferreira, Ch 2001. Almacenamiento de carbono en bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mg Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 89 p.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest ecology and management* 47 (1-4):295-322

- _____ 1996. pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in ecology and evolution* 11:119-124
- _____ 1997. Los ambientes forestales tropicales y el ajuste de las especies vegetales. Notas del curso: Bases Ecológicas para el manejo de bosques tropicales. CATIE. 15 p.
- Fisher, R. 1990. Amelioration of soil by trees. In: Sustained productivity of forest soil. University of British Columbia. Forest Publications 290-300
- Gómez-Pompa, A; Vásquez-Yanes, C. 1981. Sucesional studies of a rain forest in México. In: Forest succession, concepts and application. Ed By DC west, HH Shugart, D B Botkin. Berlin, Alemania. Springer-Verlag. 246-266 p.
- Guillén, A. 1993. Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la región Huetar Norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura En Silvicultura Tropical. Programa de Licenciatura forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 97 p.
- Gutiérrez, M. 1996. Pastos y forrajes en Guatemala, su manejo y utilización, base de la producción animal. Universidad San Carlos de Guatemala. Guatemala. 318 p.
- Harcombe, PA. 1977. The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest. *Ecology* 58: 1357-1383.
- Hashimoto, T; Cojima, K; Tange, T; Sasaki, S. 2000. Changes in carbon storage in fallow forest in the tropical lowlands of borneo. *Forest Ecology and Management* 126:331-337
- Hernández, K. 2001. Cuantificación y calificación de pasturas degradadas incorporando conocimiento local de ganaderos de Calzada Mopán, Dolores, Petén, Guatemala
- 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 Mg. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 152 p.
- _____ 1998. Variación en las condiciones edáficas y algunos efectos en el desarrollo de bosques secundarios tropicales. Documento preparado para el curso-taller: Métodos de investigación para el manejo de bosques secundarios en América tropical, Pucallpa, Perú. CIFOR-CATIE. 24 p.
- _____; Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican Secondary rain forest. *Plant and Soil* 191: 259-267.
- Hillel, D. 1980. Fundamentals of soil physics. Academic Press. Orlando, Florida, EU. 413 p.
- Hughes, RF; Kauffman, JB; Jaramillo, VJ. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forest in a humid tropical region in México. *Ecology* 80: 1892-1907.
- Huston, MA. 1982. The effect of soil nutrient and light on the growth and interactions during tropical forest succession: experiments in Costa Rica. Ph. D. Dissertation, University of Michigan, USA

- Janzen, D. 1987. El crecimiento y la regeneración de bosque seco natural en el Parque Nacional Santa Rosa. Department of Biology, University of Pennsylvania. Philadelphia, Pennsylvania. 15p.
- _____. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. Ann MO. Botanical garden 75: 105-116.
- Johnson, N; Wedin, D. 1997. Soil Carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. Ecological Applications 7 (1):171-182
- Jordan, C. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley & Sons. Great Britain. 190 p
- Kaimowitz, D; Angelsen, A. 2002. Will Livestock Intensification Help Save Latin America's Tropical Forests. 21p
- Kramer, E. 1997. Measuring landscape changes in remnant tropical dry forest. In: tropical forest remnant: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Ed. By W.F. Laurence y R.O Rierregaard. Chicago, EU. 386-399.
- Kutchcouski, J; Oliveira, I; Yokiyama, L; Dutra, L; Portes de A, T; Silva, B; Ferreira, E; Guimaraes, C; Gomide de C, J; Balbino, L. 1999. Sistemas de barreira: recuperación/renovación de pasturas degradadas utilizando cultivos anuales. In Sistemas Agroforestales en Sabanas tropicales en América Latina. CIAT/EMBRAPA. Cali, Colombia. 195-231p.
- Lamb, D. 1980. Soil nitrogen mineralization in secondary rainforest succession. Oecologia 47: 257-263.
- Lilienfein, J; Wilcke, W; Vilela, L; Ayarza, M; Lima, S; Zech, W. 2003. Soil fertility under Native Cerrado and pasture in the Brazilian Savanna. Soil Science Society 67:1195-1205
- Mata, R. 1982. variaciones pedogenéticas en tres secuencias del pacifico seco de Costa Rica. Tesis Mg. Sc. UCR/CATIE. Turrialba, Costa Rica. 147 p.
- Mochiuti, S; Melem, N; Farias, J; Leite, J. 2000. Uso de *Sclerolobium paniculatum* en barbechos mejorados. Agroforestería en las Américas 7 (26):40-42
- Montagnini, F; Jordan, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In: Ecología y conservación de bosques neotropicales. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. 167-191
- _____; Sancho, F. 1990. Influencia de seis especies de árboles nativos sobre la fertilidad del suelo en una plantación experimental en la llanura del Atlántico en Costa Rica. Yvyretá 1(1):29-49
- _____; Ugalde, L. 2001. The use native trees for pasture restoration in humid tropical regions. In: International Symposium on Silvopastoral System. In II congress on Agroforestry and Livestock production in Latin America. Ibrahim M (comp). CATIE, GTZ, DANIDA, IUFRO, Swedish International Development Cooperation Agency. FAO. 47-50
- Moran, E; Packer, A; Brondizzio, E; Tucker, J. 1996. Restoration of vegetation cover in the Eastern Amazon. Ecological Economic 18:41-54
- Núñez, J. 1992. Fundamentos de edafología. EUNED. II Edición. San José, Costa Rica. 188 p.

- Nye, P; Greenland, D. 1960. The soils under shifting cultivation. Technical Communication 50. Commonwealth Bureau of Soil Harpenden, England. 156 p.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales) 2002. Directrices de la OIMT para la restauración, ordenación y rehabilitación de bosques tropicales secundarios y degradados. Serie de políticas n' 13. CIFOR-FAO-UICN-WWF. 85p
- Peña, O. 1997. Efecto de factores edáficos y topográficos en el crecimiento de especies comerciales en un bosque secundario en Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mg. Sc. CATIE Turrialba, Costa Rica. 70 p.
- Perry, D. 1994. Forest ecosystems. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, EU.
- Reiners, WA; Bouwman, AF; Parsons WF; Keller, M. 1994. Tropical rain forest conservation to pasture: changes in vegetation and soil properties. Ecological Applications 4: 363-377.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. Journal of vegetation Science 3:407-416
- Salazar, M. 2004. Evaluación de la restauración del paisaje en el Cantón de Hojanca, Guanacaste, Costa Rica. Tesis Mg. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 114 p
- Sánchez, PA. 1981. Suelos del trópico, características y manejo. Traducido por Edilberto Camacho. San José, Costa Rica IICA. 660 p.
- _____ ; Palm, CA; Davey CB; Szott LI; Russell CE. 1995. Tree crops as improvers in the humid tropics? In Attributes of trees as Crops plants Ed by Cannell, MG; Jackson, JE Abbots Ripton, Huntington, England p 327-350
- SER. 2002. Society for Ecological Restoration Science & Policy Working Group 2002. The SER Primer on Ecological
- Silver, WL; Sactena, FN; Johnson, H; Siccama, TG; Watt, F. 1996. At what temporal scales does disturbance affect belowground nutrient pools? Biotropica 28: 441-457.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. American Naturalist 104:25-35
- Spain, J; Gualdrón, R. 1988 Degradación y rehabilitación de pasturas. In Establecimiento y renovación de pasturas VI reunión del comité asesor de la RIEPT. Veracruz, México. CIAT 269-283
- Tucker, J; Brondizzio, ES; Moran EF. 1998. Rates of forest regrowth in Eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragantina regions, Para States, Brazil. Interciencia 23: 1-10.
- Uhl, C. 1987. Factor controlling succession following slash and burn agriculture in Amazonia Journal of Ecology 75:377-407.
- _____ ; Buschbacher, R; Serrao, A. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia, I. Patterns of plant succession Journal of Ecology 76:663-681.

- _____; Clark, K; Clark, H; Murphy, P. 1981 Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69:631-649
- _____; Jordan, C. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in amazona. *Ecology* 65:1476-1490
- _____; Kauffman, J. 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon *Ecology* 71: 437-449
- Utting, P. 1996. *Bosques, sociedad y poder*. Managua, Nicaragua. UCA/UNRISD. 185 p.
- Vallejos, O. 1996. Productividad y relaciones de índice de sitio con variables fisiográficas, edafoclimáticas y foliares para *Tectona grandis*, *Bombacopsis quinautum* y *Gmelina arborea* en Costa Rica. Tesis Mg. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 147 p.
- Vásquez, A; Alvarado, A. 1978. Notas sobre clasificación de suelos. UCR/MAG. San José, Costa Rica. 106 p.
- Werner, P. 1984. Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. *Biotropica* 16(1):43-50.
- Whitmore, T. 1984. *Tropical rain forest of the far east*. Clarendon Press. Oxford. 352 p.
- Williams-Linera, G. 1983 Biomass and nutrient content in two successional stages of tropical wet forest in Uxpanapa, Mexico. *Biotropica* 15: 275-284.

Artículo I

Factores que influyen en las características estructurales y florísticas de la vegetación secundaria regenerada sobre pasturas abandonadas en una zona húmeda de Mesoamérica

Resumen

Se evaluó la influencia de los factores histórico-ecológicos sobre las características de la vegetación secundaria costarricense regenerada sobre una gran matriz de pasturas de *Hyparrhenia rufa* sometidas en el pasado a dos niveles contrastantes de uso. El estudio se desarrolló en 30 parches de bosque secundario, sobre suelos Typic Haplustalf y pendientes mayores a 30%. Los factores fueron los dos niveles de uso anterior (liviano y pesado) definidos con base en información georeferenciada y análisis multivariados, dos tipos de bosque (*Guazuma_Cordia* y *Lonchocarpus*) de acuerdo con técnicas de clasificación y ordenamiento de la composición florística, y dos categorías de edad de abandono (juvenil e intermedia) con base en encuestas, entrevistas y el conteo de anillos de crecimiento. El área basal de la vegetación presentó cambios debido tanto al uso anterior, como a la edad de abandono. Bosques con uso anterior liviano tuvieron 67% más área basal que los de uso pesado y bosques de edad intermedia presentaron 63% más área basal que los juveniles. Además la altura total también presentó diferencias debido a los mismos factores, en este caso, bosques con uso anterior liviano tuvieron 14% más altura total que los de uso pesado y bosques de edad intermedia presentaron 10% más altura total que los juveniles. Tanto las variables estimadas de riqueza, como los índices de diversidad no presentaron cambios debido a los tres factores evaluados, pero se encontró un promedio de 20 especies (dap > 5 cm) y 38 individuos (dap > 10 cm) en muestras de 0.12 ha. Bosques tipo *Lonchocarpus* de edad intermedia presentaron 100% más individuos/ha que en su etapa juvenil, pero bosques *Guazuma_Cordia* no mostraron esta variación. De otro lado, bosques de edad intermedia con uso liviano presentaron 212% más área basal que los de uso pesado, pero bosques juveniles no mostraron esta variación. El uso anterior y la edad de abandono de un sitio tendrían influencia significativa sobre cambios en las variables estructurales de la vegetación secundaria. No se comprobó que los tipos florísticos de bosque, por sí solos, contribuyan en los cambios de las características mencionadas. Debido a la dominancia del núcleo de leguminosas encabezada por la especie *Lonchocarpus parviflorus* y a su facultad de colonizar áreas abandonadas, se especula que su impacto podría ser trascendente en la recuperación de las propiedades del suelo.

Palabras clave: cronosecuencia, *Lonchocarpus*, pastura abandonada, restauración ecológica, sucesión forestal, uso anterior

Factors that influence in the structural and floristic characteristics of the secondary vegetation regenerated and abandoned pastures in a Mesoamerican humid zone

Abstract

To evaluate the influence of the historical-ecological factors on the characteristics of the Costa Rican secondary vegetation regenerated on a great matrix of pastures of *Hyparrhenia rufa*. The factors were both levels of previous use (light and heavy) defined with base in georeferenciaded information and multivariate analyses, two types of forest (*Guazuma_Cordia* and *Lonchocarpus*) in agreement with techniques of classification and ordering of the floristic composition, and two categories of age of abandonment (youthful and intermediate) with base in surveys, interviews and count of growth ring. The basal area of the vegetation presented changes due to the previous use and age of abandonment. Forests with previous light use had 67% more basal area than those of heavy use and forests of intermediate age presented 63% more basal area than the youthful. In addition the total height also presented differences due to such factors, in this case, forests with previous light use had 14% more overall height than those of heavy use and forests of intermediate age presented 10% more overall height than the young. As the considered variables of species richness, as the diversity index did not present changes due to the three evaluated factors, but was an average of 20 species (dbh > 5 cm) and 38 individuals (dbh >10 cm) in plots of 0,12 ha. Forests *Lonchocarpus* type of intermediate age presented 100% more individuals/ha than in their youthful stage, but *Guazuma_Cordia* forests did not show this variation. For another side, forests of intermediate age with light use presented/displayed 212% more basal area than those of heavy use, but youthful forests did not show this variation. The previous use and the age of abandonment of a site would have significant influence on changes in the structural variables of the secondary vegetation. It was not verified that the floristic types of forest, in case single, contribute in the changes of the mentioned characteristics. Due to the dominance of the nucleus of leguminous led by the *Lonchocarpus parviflorus* species and to its faculty to colonize left areas, to speculate on that its impact could be important in the recovery of the properties of the soil.

Key words: abandoned pasture, chronosequence, ecological restoration, forest succession, *Lonchocarpus*, previous use

1 Introducción

Una creciente evidencia viene indicando que los bosques secundarios que se desarrollan después de la intervención humana pueden ser manejados para proporcionar muchos servicios ecológicos y económicos suministrados originalmente por los bosques primarios (Brown y Lugo 1990; OIMT 2002). Además de favorecer en la recuperación de áreas degradadas y restauración de la cobertura forestal (Vieira *et al* 1996; Parrota *et al* 1997; Guggenberger y Zech 1999; OIMT 2002). Precisamente en los últimos años se dio un considerable aumento en el área ocupada por bosques secundarios en la región Centroamérica, debido al abandono de pasturas por baja rentabilidad ganadera (Kaimowitz y Angelsen 2002). La misma tendencia se presentó en Costa Rica, en el pacífico norte, principalmente (CORFOGA 2004).

Dichas pasturas son el primer paso de la sucesión ecológica, después de la remoción del bosque primario (Uhl y Jordan 1984; Janzen 1987; Uhl *et al.* 1988; Mochiuti *et al.* 2000). En el caso de la formación de pasturas dominadas por Jaragua (*Hyparrhenia rufa*), planta de origen africano que prospera con las quemadas anuales durante la época seca, ocurrió a partir de su introducción en Costa Rica, aproximadamente a principios de siglo XX (Daubenmire 1972). Investigaciones en el sector de Guanacaste, señalan que las áreas con cobertura de esta gramínea presentan suelos compactados por el pastoreo, causando efectos negativos en la regeneración natural de especies del bosque, y a la vez, da combustible para incendios durante la estación seca (Agüero y Alvarado 1983; Janzen 1988; Eichenlaub 2002). Factores extremos, como el mencionado, estarían contemplados dentro de la variación total en la productividad de un bosque secundario, cuyos principales componentes son: los factores ambientales, variación entre sitios y factores no medidos (variación no explicada); en los dos primeros casos es posible explicar su variación a partir de la medición de un determinado juego de variables ambientales y repeticiones (Draper y Smith 1998), pero la variación que usualmente no es explicada, en el caso de bosques secundarios, es la variabilidad genética, la fuente semillera, el uso anterior del sitio y la edad luego del abandono (Campos 1989; Herrera 1996). En este último caso, los relativamente recientes esfuerzos de investigación en el tema de bosques secundarios costarricenses a menudo involucran vegetación joven (bosques menores de 10 años) y descuidan información valiosa debido al efecto de sucesiones mayores en la recuperación de la biodiversidad en general (Finegan y Delgado 2000).

La principal ventaja en determinar la edad de los bosques radica en la posibilidad de describir los cambios sucesionales a través de un largo período de tiempo (Weidelt 1969; Knight 1975; Gräfe 1981; Finegan 1996), de manera rápida y poco costosa (Boerboom 1974; Fedlmeier 1996). Sin embargo, la técnica de cronosecuencia no es exacta, pues a pesar de contar con información de los propietarios de las

fincas sobre la fecha de abandono, se mantiene gran incertidumbre (Herrera 1996; Ferreira 2001), aunque esto no impidió identificar cambios significativos en la riqueza, diversidad y variables estructurales de la vegetación de los bosques secundarios (Aide *et al.* 2000; Ferreira 2001; Spittler 2001). Sin embargo, la edad por sí sola, no garantizaría ciertas características de la vegetación ya que otros factores como el uso anterior de la tierra podrían influir en la regeneración de una determinada área (Ferreira 2001). Debido a la naturaleza de la propia sucesión secundaria del Neotrópico, esta sería afectada específicamente por el tipo, intensidad y duración de las actividades agropecuarias antes del inicio sucesional (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1981). Factores como la relación de la fertilidad del suelo con el tipo e intensidad de la actividad desarrollada también afectarían (Finegan 1992). Adicionalmente, las fuentes semilleras, las estrategias de difusión de estas fuentes y las características propias de las especies colonizadoras, también son importantes (Janzen 1987; Finegan 1992; Guariguata y Ostertag 2002).

Varios estudios de la sucesión secundaria (Budowski 1965; Whitmore 1984; Finegan 1996) describen características biológicas y ecológicas de las especies que participan en dichas sucesiones. Otras dan énfasis a información autoecológica, concentrada en los factores que afectan el proceso de colonización del sitio (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1981; Whitmore 1984). Pero la diferenciación de características de vegetación y la determinación de cambios o trayectorias sucesionales debidas a actividades humanas han sido menos estudiados (Uhl *et al.* 1988; Finegan 1997; Garcia-Montiel 2002). Por ejemplo, el potencial regenerativo de los bosques podría ser alto, siempre y cuando las fuentes semilleras no estén muy alejadas y las tierras abandonadas no hayan sido sometidas a usos demasiado intensos (Guariguata y Ostertag 2002)

La importancia de profundizar en el conocimiento de los factores que influyen en la vegetación secundaria, generalmente asociados al relativamente reciente fenómeno de la degradación, radica en la posibilidad de percibir con mayor claridad la real contribución de bosques secundarios en la restauración ecológica. El lugar que permitió conocer las características relativas a la vegetación de un amplio rango de estadios sucesionales secundarios fue la localidad de San Roque (Sureste del cantón de Hojancha), donde a inicios de la década de los 60s, se establecieron pasturas dominadas por Jaragua (*Hyparrhenia rufa*) dedicadas a la ganadería, en cerca del 75% del área de estudio, pero posteriormente se fueron abandonando durante los últimos 23 años, principalmente; En el presente una superficie similar ya regeneró en forma de bosques secundarios de diferentes edades de desarrollo (INBIO 2004). Este escenario también presta particular interés para el rescate de información sobre las características del uso antes del abandono, debido a que los primeros pobladores, aunque ya no viven en sus fincas, se

encuentran en los poblados cercanos a la zona de estudio y muchos de sus descendientes conocerían los detalles del proceso de cambio (Salazar 2004; García 2004¹).

El estudio tuvo los siguientes objetivos específicos:

Primero, tipificar los niveles de uso anterior de los bosques secundarios, desde la apertura del bosque primario hasta el momento del abandono de las pasturas, en base al período agrícola, período de pastoreo, carga animal, densidad aparente y profundidad de trillos dejados por el ganado.

El segundo objetivo fue el de caracterizar las sucesiones secundarias regeneradas en un paisaje de pasturas abandonadas en base a la edad del bosque secundario, composición florística, riqueza, diversidad y estructura.

Finalmente se quiso establecer las relaciones entre las mencionadas características del bosque secundario, con la edad y las categorías de uso anterior tipificadas.

Se probaran las siguientes hipótesis:

La composición florística, riqueza, diversidad y estructura de las sucesiones secundarias no son afectadas por las categorías de uso anterior al abandono.

La edad de abandono de la sucesión secundaria no afecta las características de la vegetación secundaria dentro de una determinada categoría de uso anterior.

2 Materiales y métodos

2.1 Descripción del área de estudio

El estudio se desarrolló en el ámbito del ex-aseñalamiento San Roque, distrito de Monte Romo, a 16 kilómetros al Sureste de la ciudad de Hojancha, en el cantón del mismo nombre, provincia de Guanacaste, Costa Rica; pertenece al área de conservación Tempisque y forma parte del Corredor Biológico Hojancha-Nandayure. El área de estudio se localiza entre las coordenadas 09°55' y 09°58' latitud norte y 85°22' y 85°23' longitud oeste, tiene una superficie de 2,760 ha, un 25% más de la extensión de la microcuenca del Río Zapotal (Figura 1).

¹ Oscar García. 2004 Resultado de una entrevista acerca de la potencialidades del área de estudio, director de Fundación Monte Alto, Hojancha

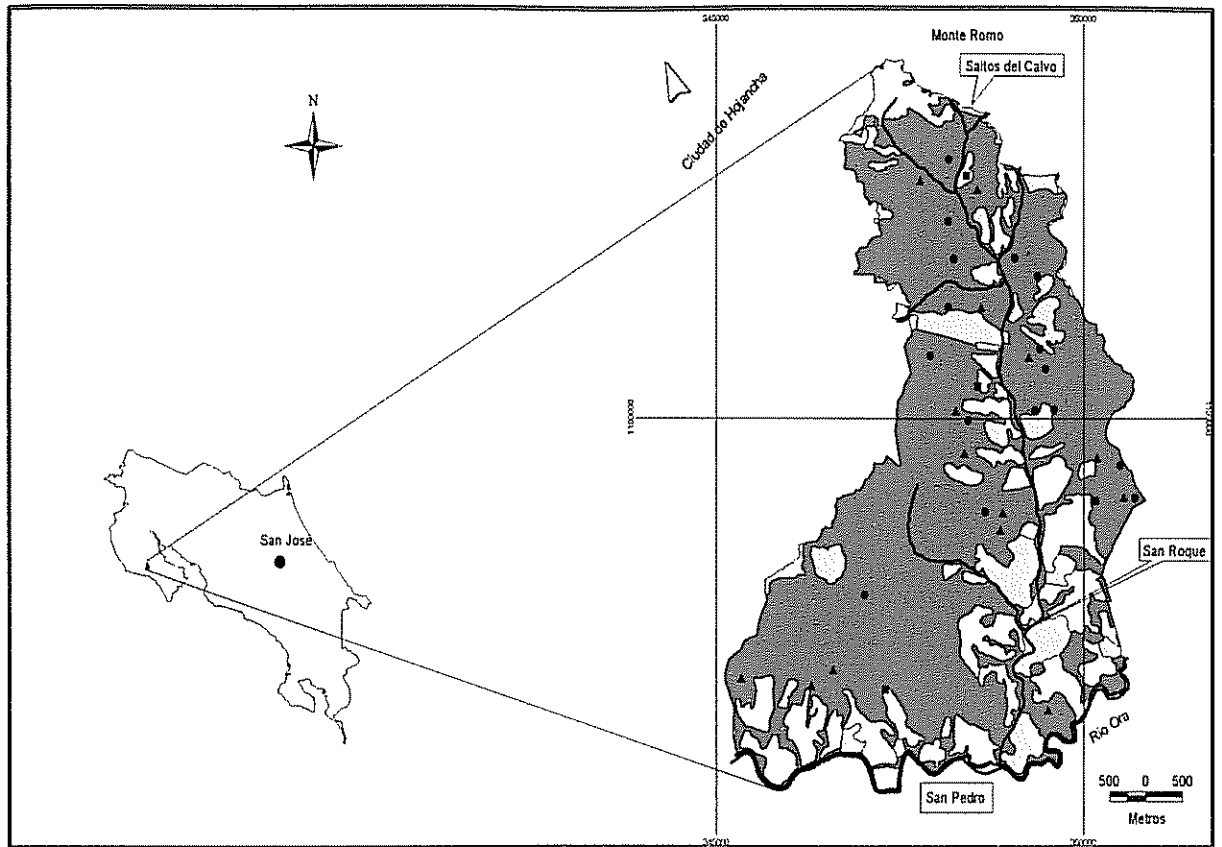


Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de sitios de muestreo por categoría de edad de abandono (cuadrado: pastos/0 años; triángulo: bosques \leq 18 años; círculo: bosques $>$ 18 años). Representación de cobertura actual (negro: bosque secundario; blanco: pastura; gris punteado: plantación).

Según MIRENEM (1988) la temperatura promedio anual es de 27.2°C y la precipitación promedio anual de 2,232 mm. El 94% de la precipitación total se distribuye de mayo a noviembre y lo restante en el periodo seco de diciembre a abril. En general la precipitación supera a la evapotranspiración y la humedad relativa promedio de 74%. La zona de vida corresponde a bosque húmedo tropical (Bolaños y Watson 1993).

El ámbito de estudio se encuentra dentro de la morfología serranías y planicie alta de erosión (MAG *et al.* 1986), donde el relieve es fuertemente ondulado y la pendiente media de 53% (Soudre 2004a). La mayor proporción de parches de bosque secundario se encuentran sobre pendientes superiores al 30%

Son suelos Alfisol (Typic Haplustalf) ubicados en el 88% de la superficie total del área de estudio y se localizan en la porción media de la microcuenca del Río Zapotal (200 y 450 msnm). El 12% restante de

la superficie total del área correspondería a suelos influenciados por ambas márgenes de la ribera del río zapotal, los cuales fueron excluidos del estudio. Con base en la escala empleada por Bertsch (1987), los suelos presentan fertilidad natural alta, pH cercano a la neutralidad, altos contenidos de calcio y magnesio, pero contenido medio en potasio, lo cual coincide con la información proporcionada por Daubenmire (1972), en los suelos de bosque guanacasteco. El nivel del fósforo es crítico y la acidez baja, muy similar a lo reportado por Mata (1982), Bertsch (1995) y Alfaro *et al.* (2001). La cantidad promedio de carbono almacenado en el suelo superficial (0-12) fue muy inferior a lo reportado por Ferreira (2001) y Ruiz (2002), aunque el porcentaje de materia orgánica es alto en la mayoría de sitios. En general, son suelos de poca profundidad, poseen buen drenaje, son ligeramente pedregosos y de textura media a moderadamente fina (Cubero y Soudre 2004). Son muy susceptibles a cambios importantes en las propiedades físicas, erosión por escorrentía superficial y estrés hídrico durante la época seca (OFI/CATIE 2003); sin embargo, el valor de la densidad aparente promedio encontrado en estos suelos es muy baja (0.84 gr/cm^3) (Bertsch 1987). Los valores de agua disponible para las plantas en el suelo varían de moderados a óptimos (Gómez 1993).

El material parental pertenece al "complejo de Nicoya", se componen por rocas ígneas intrusivas (basalto) y sedimentarias (lutitas y calizas silíceas), debido a la meteorización de este mismo material el promedio de bases cambiables es alto, posiblemente favorables para la vegetación. También son ricos en aluminio, sílice, sodio y hierro (Agüero y Alvarado 1983; MAG *et al.* 1986; Alfaro y Rojas 1991; Gómez 1993).

Soudre (2004a) determinó la capacidad de uso de las tierras del área de estudio, con base en la metodología MAG-MIRENEM (1995) y empleando el "software" SIDIATT (Cubero *et al.* 2002), los resultados indican que la pendiente y en algunos casos la profundidad efectiva, son las principales limitaciones por las que el 54% del área de estudio tiene aptitud forestal (el 28.4% de la superficie total fue clase VIII, 8.6% clase VII, 15.8% clase VI y 1.2% clase V). El patrón coincide con lo reportado por Gómez (1993), en la localidad vecina de San Isidro. Esto permitiría suponer, que en el pasado, el recurso suelo se vino degradando por acciones ligadas a la deforestación y el uso inapropiado del suelo en los sectores más montañosos; sin embargo, el abandono del cual fue motivo, posiblemente haya detenido esta tendencia. El estudio realizado por INDECA (2004) sobre la capacidad de uso de los suelos en el cantón de Hojanca, también señala que la deforestación de los terrenos durante las últimas décadas y su sustitución por pastos, ha inducido una notable degradación de las propiedades del suelo, alcanzado, por lo menos, a la mitad del territorio montañoso del cantón, que dicho sea de paso abarca cerca del 85 % de su superficie.

Históricamente fue el lugar donde desde inicios de 1950 y tras tres décadas consecutivas de uso agropecuario cerca del 75% del área presentaba cobertura de pasturas de *Hyparrhenia rufa* (Jaragua); sin embargo, en los últimos 20 años se fueron abandonados progresivamente. Actualmente, de acuerdo con el mapa de coberturas realizado por INBIO (2004), en el área de estudio coexisten un 8.8% de superficie en forma de plantaciones forestales, 18.2% de pasturas y 72.5% de vegetación en diferentes fases de desarrollo secundario (Figura 1). Las especies arbóreas que predominan en el área de estudio provienen de una mezcla de bosques en edades sucesionales iniciales y bosques maduros remanentes (Castro *et al.* 2001).

2.2 Acopio de información del uso anterior

El trabajo se inició revisando información secundaria sobre la localización de posibles informantes claves, también de propietarios o ex-propietarios que tuvieran, al menos, un parche de bosque secundario dentro de sus fincas. Registros suministrados por el municipio cantonal, comité agrícola, gremios y proyectos locales fueron consultados. Para reconstruir tanto la historia del uso antes del abandono, como determinar la edad de los parches de bosque secundario; primeramente, se entrevistó, detenidamente, a tres personas que vivieron junto a los procesos de cambio del área de estudio (informantes claves), recurriendo a su conocimiento acumulado en las últimas cinco décadas; en segundo lugar, se realizó 30 encuestas georeferenciadas (Anexo 1) El énfasis en este caso, además de la historia de uso y edad de parche, fue asociar gráficamente la magnitud de las principales actividades desarrolladas con el lugar donde ocurrió cada una; por último, otra evidencia histórica formó parte del propio parche, para ello se seleccionó los tres árboles de mayor diámetro de fuste de especies diferentes y se dató la edad por medio del conteo de anillos de crecimiento. La diferenciación de anillos fue favorecida por la marcada estacionalidad climática de la zona. Finalmente la combinación (triangulación) de los tres niveles de información histórica fue el insumo que permitió tanto la categorización del uso, como el planeamiento de una proporción adecuada de bosques con edades conocidas para el muestreo de la vegetación (Acápite 2.3).

En la encuesta georeferenciada se registró información acerca de la ubicación de un parche de bosque por cada finca, la superficie aproximada, la secuencia histórica de los principales usos antes del abandono y el año del desmonte, así como la información que permitiera diferenciar, posteriormente, gradientes de uso. La mencionada información incluyó lo siguiente: años de uso agrícola, años de uso pecuario, número de apartos, tipo de pastos, empleo de chapias, frecuencia de quemas, principal sistema de producción, motivo y año del abandono. Además, con la finalidad de estimar la carga animal empleada en cada potrero antes del abandono, se consultó acerca del número aproximado de meses por

año que el ganado ocupaba el potrero, cantidad de animales al inicio y al final de la actividad o un promedio de animales en el periodo total de uso y el área aproximada del potrero. Para la conversión a unidades animal² (factor 0.77), según promedio del hato ganadero regional (CORFOGA 2004). Se incluyó una hoja adicional para que el encuestado dibujara el mapa de la finca y señalará el lugar donde ocurrieron las principales actividades, donde ahora es parche de bosque secundario y antes hubo actividad agropecuaria, así como los detalles acerca de la forma y tamaño del parche.

Posteriormente en el mismo parche de bosque se acopió el rasgo(s) de sitio que pudiera contribuir a una mejor explicación de la principal variable en estudio, por ejemplo, se midió pendiente del terreno y la profundidad del trillo que dejó el ganado en forma de innumerables “gradas” perpendiculares a la pendiente y que aun se mantienen como testimonio de la actividad ganadera al interior de los parches de bosque secundario. Tanto la medición de la profundidad de trillo, como de pendiente se realizó posterior a la instalación de las parcelas temporales de vegetación. Para determinar la profundidad promedio de trillo se midió un mínimo de 10 gradas al interior de cada parcela, con distribución equidistante entre gradas y siguiendo la dirección de la pendiente dominante. Se registró un valor de pendiente por cada parcela.

2.3 Muestreo de la vegetación secundaria

El trabajo se inició con el reconocimiento de sectores donde se ubicaba la vegetación de interés, para ello se analizó tanto el mapa de coberturas (INBIO 2004), como el mapa de capacidad de uso (Soudre 2004a). Para visualizar los límites aproximados de cada parche de bosque secundario se usó la información acopiada en las encuestas georeferenciadas, un par de fotografías aéreas de la microcuenca del Río Zapotal y a dos informantes claves como guías de campo. Se confirmó que cada uno de los parches tuvieran una longitud mayor a 200 m y un ancho mínimo de 60 m (1.2 ha, aproximadamente). Con la finalidad de garantizar la instalación de un transepto que seguiría la mayor longitud del parche, se excluyeron márgenes de bosques riparios, sectores de perturbación visible, zonas de anegamiento, quebradas o zanjos y márgenes de plantaciones o cercas vivas. Finalmente fueron seleccionados 30 parches de bosques secundarios de diferentes edades de desarrollo (Cuadro 1). En la Figura 1 se puede observar la buena distribución de los parches en el paisaje del área de estudio.

El procedimiento de selección permitió muestrear un total de 3.6 ha de bosque secundario, correspondiente a 2.04 ha de bosques \leq 18 años y 1.56 ha de bosques $>$ 18 años, lo cual representó el 2.7

² Se consideró que una Unidad Animal equivale a un bovino de 400 Kg.

% de la superficie total de parches de bosque secundario (132 ha); se registró una cronosecuencia total de bosques que varía entre 5 a 40 años (Cuadro 1). Además se observó que el 91% de los sitios evaluados se encuentran entre los 200 a 405 msnm; la distancia promedio de los sitios al bosque ripario u áreas de otros usos fue de 208 m y el 76.5% de los parches presentaron pendientes superiores a 30% (Anexo 4).

Cuadro 1. Código de parches de bosque y descripción de sitio de acuerdo con la tipología utilizada³

Bosque (N°)	Bosque (código)	Área del parche (ha)	Edad de abandono (años)	Categoría de uso ⁴	Composición ⁵	Pendiente promedio (%)
1	FCH	3.6	5	Liviano	Guacimolaurel	27
2	ER	9.5	5	Pesado	Guacimolaurel	67
3	JR	4.3	7	Liviano	Chapernal	31
4	DM-II	4.0	9	Pesado	Chapernal	61
5	VM-II	3.0	10	Pesado	Guacimolaurel	49
6	JE	6.0	10	Liviano	Chapernal	23
7	CG-IV	3.8	10	Pesado	Guacimolaurel	56
8	RM	6.0	10	Pesado	Guacimolaurel	52
9	AA-I	6.9	14	Pesado	Chapernal	40
10	BA	9.0	14	Pesado	Guacimolaurel	38
11	EG-II	1.2	15	Liviano	Guacimolaurel	32
12	EA	1.1	15	Pesado	Guacimolaurel	54
13	JQ-III	2.5	16	Pesado	Guacimolaurel	44
14	JQ-II	2.0	17	Liviano	Guacimolaurel	39
15	EG-I	2.5	18	Liviano	Guacimolaurel	23
16	CG-II	4.0	18	Pesado	Guacimolaurel	43
17	CG-III	7.0	18	Pesado	Chapernal	55
18	IG	5.0	20	Pesado	Guacimolaurel	46
19	HC-I	2.8	20	Liviano	Chapernal	37
20	HC-II	1.7	20	Pesado	Guacimolaurel	53
21	AC	5.8	20	Liviano	Guacimolaurel	40
22	CG-I	4.5	21	Pesado	Guacimolaurel	51
23	VM-I	2.5	23	Liviano	Chapernal	11
24	IA	3.5	23	Liviano	Guacimolaurel	45
25	JQ-I	2.0	25	Liviano	Guacimolaurel	39
26	LA	2.0	25	Liviano	Chapernal	45
27	TC	5.5	31	Liviano	Guacimolaurel	22
28	DM-I	1.8	32	Liviano	Chapernal	27
29	WV-I	3.5	34	Liviano	Chapernal	26
30	HA	15.0	40	Liviano	Chapernal	30
Total		132.0				

³ Resultados de la tipología empleada se detallan en el Acápites 3.1.5 y 3.2.1.

⁴ Categoría de uso, con base en información de las encuestas, el análisis de componentes principales y conglomerados de las variables cuantitativas de uso anterior.

⁵ Tipo florístico de bosque, con base en análisis de conglomerados, especies indicadoras y ordenación *Nonmetric Multidimensional Scaling* (dap \geq 10 cm).

En cada bosque se instalaron tres parcelas temporales de 20 m x 20 m (400 m²), ubicadas sistemáticamente a 40 m de distancia entre las mismas, a manera de un transepto que seguía la trayectoria de la mayor longitud del parche, en ellas se evaluó toda la vegetación dap \geq 10 cm. Dentro de cada parcela de 20 m x 20 m se ubicaron 4 subparcelas de 10 m x 10 m, evaluando toda la vegetación de 5 - 9.9 cm dap (incluyendo lianas) Para evaluar la estructura de la vegetación secundaria se midió el diámetro a la altura del pecho (cinta diamétrica) y la altura total (regla telescópica) de cada árbol, en ambos tipos de parcelas. Para determinar la identidad de la vegetación muestreada, se registró el nombre común (con ayuda de un reconocedor local de vegetación o “baqueano”), paralelamente se colectaron muestras botánicas para la identificación taxonómica de todas las especies evaluadas. La identificación fue realizada por personal botánico experimentado del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica. El 78% de las especies fueron identificadas con nombre científico. Las pocas especies no identificadas ingresaron al análisis por el código basado en su nombre común (Anexo 2).

Finalmente para analizar las posibles relaciones de la vegetación secundaria con las características del sitio donde se ubicaba cada parche de bosque, se registró el nivel altitudinal, exposición o cara hacia el eje coordenado y posición en la pendiente (pie de monte, media, cima) y pendiente promedio de cada parcela. Se decidió no incluir a los árboles remanentes, debido a su muy baja abundancia. Se encontró cuatro individuos de *Guazuma ulmifolia* y tres de *Cordia alliodora* en toda el área de estudio, casi todos los árboles remanentes fueron localizados en parches de bosques juveniles, este hallazgo permitiría suponer que el hecho de dejar árboles aislados en los potreros no fue una práctica muy común en el pasado, al menos, para la zona de estudio.

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Categorización del uso anterior

Se empleó el método de componentes principales para detectar asociaciones entre las variables observadas y para identificar la(s) variable(s) de mayor influencia en la caracterización del uso anterior. Además, se realizó un análisis de conglomerados (Cluster) con distancia euclidiana para la formación de categorías, es decir, se decidió adoptar una primera categoría (uso liviano) que agrupó a los bosques con el menor valor cuantitativo en el conjunto de todas las variables de uso observadas y, del mismo modo, un segundo agrupamiento (uso pesado) que definiría a los bosques con el mayor valor cuantitativo de todas las variables de uso. De forma paralela y para garantizar la diferencia entre categorías de uso anterior, se realizó un análisis de varianza multivariado MANOVA y prueba de comparación múltiple de Hotelling, con $P = 0.05$. Posteriormente se estimó estadísticas descriptivas de cada variable observada por categoría de uso definida.

2.4.2 Categorización de bosques por edad de abandono

Para categorizar los bosques en relación a su edad se tuvo en cuenta una cantidad lo más balanceada posible de muestras por categoría, tomando en cuenta el patrón general en los datos. Se decidió establecer dos categorías de edad de bosque: juvenil (≤ 18 años) e intermedia (> 18 años), resultando en una distribución de número de muestras por hábitat e intensidad de uso como se muestra en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Número de bosques muestreados por categoría de edad (hábitat) y categoría de uso anterior

Categoría uso anterior	Tipo de hábitat		Total
	Bosque juvenil	Bosque intermedio	
Liviano	6	10	16
Pesado	11	3	14
Total	17	13	30

2.4.3 Categorización de bosques por tipología florística

Para diferenciar agrupaciones naturales de bosque secundario debido a su composición florística se empleó el análisis de conglomerados por el método Ward. Para determinar las especies indicadoras por estos grupos disímiles se empleó el análisis de especies indicadoras de Dufrene y Legendre (McCune y Grace 2002). Los patrones de composición de los bosques secundarios también fueron investigados con la ordenación *Nonmetric Multidimensional Scaling* (NMS). Los tres procedimientos fueron consecutivos y se realizaron mediante el software PC-ORD (McCune y Mefford 1999), a partir de una matriz que relaciona el valor de índice de importancia ecológica (Curtis y MacIntosh 1950) de especies versus cada uno de los parches de bosques. Las especies consideradas fueron las que estuvieron presentes en más de un bosque y con $dap \geq 10$ cm, en total fueron 86.

La caracterización general de los tipos de bosques identificados por el procedimiento anterior se realizó analizando la composición florística y riqueza (números de familias, géneros y especies). También se calcularon los índices de diversidad de α Fisher, Shannon y Simpson, para cada uno de los 30 bosques ($dap \geq 5$ cm), usando el software Estimates v5.1 (Colwell 1997). Se caracterizó la estructura en términos de la densidad, área basal, altura total promedio, altura dominante y volumen total de la vegetación con $dap \geq 10$ cm; la estimación de cada variable estructural fue realizada tanto por parcela, como por hectárea. Para la densidad o número de árboles por hectárea se consideró solo un individuo por árbol, aunque tuvieran más de un eje. En cambio el área basal se estimó considerando cada eje como un árbol

diferente de la misma especie, mediante la siguiente formula: $G = D^2 * (\pi/4)$; donde: G = área basal (m^2/ha); D = diámetro a la altura del pecho; $\pi/4$ = equivale a la constante 0.7854. La altura total promedio se estimó como la sumatoria de las alturas totales de todas las especies y dividida entre el correspondiente número de individuos. La altura dominante se estimó como el promedio de los 100 árboles mas altos por hectárea o su equivalente para parcelas de 0.04 ha (4 árboles/parcela), este procedimiento se estimó para *Lonchocarpus parviflorus*, *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora*, que fueron las especies de mayor valor indicador en los dos tipos de bosque identificados (Acápita 3.2.1). Finalmente, el volumen total se estimó mediante la siguiente formula: $V = G*H*F$; donde: V = volumen total (m^3/ha); G = área basal; H = altura promedio; $F = 0.5$ de factor de forma.

Se establecieron intervalos de confianza y estadísticas descriptivas para cada variable en estudio. Las pruebas de hipótesis se hicieron con análisis de varianza ANOVA y pruebas de comparación LSD Fisher, con $P = 0.05$, mediante el siguiente modelo trifactorial y sus respectivas interacciones. El primer factor fue la categoría de uso anterior con dos niveles, liviano (1) y pesado (2); el segundo fue la edad de abandono con bosques ≤ 18 años (1) y mayores a 18 años (2); y el tercero, los dos tipos florísticos de bosques secundarios identificados por los análisis multivariados.

El modelo matemático fue:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \delta_k + \alpha_i * \beta_j + \alpha_i * \delta_k + \beta_j * \delta_k + \alpha_i * \beta_j * \delta_k + \epsilon_{ijk}; \text{ con } i=1,2; j=1,2; k=1, \dots, n_{ijk}$$

donde,

Y_{ijk} = representa la respuesta de la k -ésima repetición en el i -ésimo nivel del factor uso anterior, j -ésimo nivel de factor edad de abandono y k -ésimo nivel del factor tipo florístico de bosque.

μ = representa la media general.

α_i = el efecto que produce el i -ésimo nivel del factor uso anterior

β_j = el efecto que produce el j -ésimo nivel del factor edad de abandono

δ_k = el efecto que produce el k -ésimo nivel del factor tipo florístico de bosque

$\alpha_i * \beta_j$ = el efecto de interacción para la combinación de los niveles i del factor uso y j del factor edad

$\alpha_i * \delta_k$ = el efecto de interacción para la combinación de los niveles i del factor uso y k del factor tipo florístico

$\beta_j * \delta_k$ = el efecto de interacción para la combinación de los niveles j del factor edad y k del factor tipo florístico

$\alpha_i * \beta_j * \delta_k$ = el efecto de interacción para la combinación de los niveles de i del factor uso, j del factor edad y k del factor tipo florístico.

ϵ_{ijk} = el error aleatorio asociado a la observación ijk -ésima.

Los términos ϵ_{ijk} se suponen normal e independiente distribuidos (0,1), nótese que el subíndice k se mueve entre 1 y n_{ijk} , es decir, el número de repeticiones para el tratamiento puede ser distinto.

Para conocer las relaciones entre las variables de edad, uso anterior, vegetación y sitio, se usó el análisis de correlación de Pearson con $P = 0.05$. Con el análisis de regresión lineal múltiple (Draper y Smith 1998) fueron exploradas las relaciones funcionales entre algunas variables independientes (regresora) y dependientes ($P = 0.05$). Para medir la eficacia de la capacidad predictiva de los modelos propuestos se usó al coeficiente de determinación R^2 . La edad de abandono es una variable continua que fue insertada directamente en el modelo; sin embargo, valores categóricos de uso y tipos de bosque fueron transformadas a variables auxiliares Dummy para ser insertadas en el modelo (InfoStat 2004).

3 Resultados

3.1 Caracterización del uso anterior

3.1.1 Dinámica de uso de la tierra

De acuerdo a la información proporcionada por los 30 encuestados, la historia del uso de la tierra durante las últimas cinco décadas puede dividirse en cuatro periodos: (1) antes de finalizar la década del 50': el paisaje tenía casi en su totalidad bosques originales, se destaca la presencia de unas pocas familias indígenas dedicadas a la caza y agricultura bajo dosel, a muy pequeña escala, (2) entre 1950 y 1961: la zona fue progresivamente colonizada por migrantes en busca de tierras de cultivo, estos procedían de sectores aledaños al valle central de Costa Rica (como San Ramón, Grecia, Palmares), en este período se abrió la mayor parte de los bosques naturales para trabajar la agricultura de pequeña y mediana escala. El 94% de los entrevistados señalaron que la actividad agrícola fue su principal actividad durante esta década y la desarrollaron muy cerca de las orillas del Río Zapotal, (3) entre 1961 y 1984: al inicio de este período se establecieron rápidamente pasturas dominadas por *Hyparrhenia rufa* para ganadería, esta actividad se desarrolló en pendientes y laderas, entre los 200 y 500 msnm de altitud, principalmente. La causa principal del cambio de agricultura a ganadería fueron las políticas e incentivos nacionales, (4) después de 1984: durante los primeros 6 años ya se habían clausurado el 45% de las fincas, actualmente casi todas las fincas son de propiedad privada y fueron abandonadas progresivamente para revertir en proceso de regeneración secundaria.

3.1.2 Características de la intensidad del uso

La evidencia que aportaron tanto encuestas, como entrevistas, estuvo referida a los lugares donde actualmente se encuentran los parches de bosque secundario, pero antes hubo potrero. En este caso, el 27% de ellos usó apartos o divisiones para manejar el ganado; el 57% emplearon solo chapias, 27% solo herbicidas y 13% ambas labores de manejo; el 88% realizó quema de pasturas al menos dos veces en todo el período de uso; el 91% trabajó solo en sistema de carne; y el 100% usó la pastura *H. rufa*. Considerando, además, que los efectos de la carga animal se concentran en los primeros centímetros del suelos, por ser esta una de las principales fuerzas de compactación en las pasturas (Toledo y Morales 1979; Agüero y Alvarado 1983). Los valores de las variables empleadas en la determinación de la carga animal se presentan en el Cuadro 3. En términos generales, podemos señalar que la actividad ganadería desarrollada años atrás, se caracterizó por presentar en promedio potreros de pequeña dimensión⁶ (11 ha), manejados extensivamente y con intensidad de uso muy variable⁷.

Aunque no hubo correlación significativa entre el área de potrero y la carga animal ($r = -0.22, P > 0.05$) se observó una tendencia inversa entre ambos, es decir el 34% de los bosques fueron potreros pequeños (menores a 10 ha) y presentaron una carga animal promedio de 1.70 Ua/ha frente a un 66% de bosques que fueron potreros medianos (mayores a 10 ha) y presentaron una carga animal promedio de 1.0 Ua/ha. Alfaro y Rojas (1991) reportaron resultados similares de carga animal alta (1.74 Ua/ha) en potreros menores a 10 ha y carga animal baja (0.9 Ua/ha) en potreros mayores a 50 ha, en la cuenca vecina del Río Nosara. De otro lado, el 60% de los encuestados señaló que los principales motivos del abandono fueron la inaccesibilidad y baja rentabilidad del sistema, a su vez. El porcentaje restante de los encuestados señaló que fueron una combinación entre la baja rentabilidad financiera, escasez de agua en época de verano, baja productividad de los pastos e incremento de las enfermedades del ganado, principalmente.

⁶ Nitlapán 1995. Tipología del tamaño de fincas ganaderas, según escala del diagnóstico de la producción agropecuaria en el interior del país. Universidad Centroamericana, Managua, Nicaragua.

⁷ Edwin Pérez 2004. Presentación sobre acceso de pequeños y medianos ganaderos de carne a mercados dinámicos: el caso de Costa Rica.

Cuadro 3. Valor promedio (coeficiente de variación) de las variables empleadas en la determinación de la carga animal donde antes hubo potrero. Na, número de animales; Ua, unidad animal; Ap, área de potrero (ha); Po, período de ocupación (meses/año); CA, carga animal (Ua/ha).

Variabes de CA	Promedio (CV)	Mínimo	Máximo
Na	87 (90.1)	15	250
Ua	67 (90.1)	12	192
Ap	11 (60.9)	3	24
Po	3 (60.4)	1	6
CA	1.4 (85.6)	0.26	4.8

3.1.3 Relación entre el uso anterior y las características del sitio

En el paisaje del área de estudio la cota 310 msnm es un nivel que distinguió claramente dos ámbitos para el manejo de ganado. Debajo de este, la tierra fue tipificada por los encuestados como extensas pasturas agotadas, pero con mayor disponibilidad de agua durante todo el año. En cambio, sobre esta cota, ellos mismos señalaron que las pasturas eran más descansadas, pero los bebederos naturales estaban limitados a la época del invierno. Estas evidencias fueron analizadas en términos de ambos niveles de elevación y las variables de uso anterior. El análisis de varianza ANOVA mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) tanto para período de pastoreo, densidad aparente y profundidad de trillo entre ambos rangos de elevación. El análisis de Pearson indicó correlaciones negativas entre el punto altitudinal (msnm) y el período de pastoreo ($r = -0.64$, $P < 0.01$), la densidad aparente ($r = -0.52$, $P < 0.01$) y la profundidad de trillo ($r = -0.47$, $P < 0.01$), respectivamente. Estas relaciones también explicarían la estrecha cercanía entre la intensidad con que fueron usadas las tierras y la escogencia altitudinal para actividades humanas, al menos localmente. Es decir, sobre los 310 msnm el uso fue liviano y debajo de este el uso pesado. Otras evidencias que confirmarían este hallazgo estaría determinado por la observación de un mayor número de apartos o divisiones en las zonas bajas (alambrados muy antiguos), frente a las pasturas de la zona alta donde casi no hay divisiones.

El período agrícola presentó diferencias significativas ($P < 0.01$) debido a la exposición Noroeste frente al resto de exposiciones (comprendidas entre 0° y 270°). Además hubo correlación positiva entre el período agrícola y la exposición Noroeste ($r = 0.45$, $P < 0.01$), pero no se tiene una explicación clara del porque de la selectividad en esta cara de la cuenca, debido a que ni los encuestados, ni informantes claves ofrecieron esta información.

3.1.4 Diferenciación de categorías de uso

En la Figura 2 se aprecia la reducción de la dimensionalidad del conjunto de variables originalmente observadas a solo dos componentes principales. Las variables de profundidad de trillo, período de pastoreo, carga animal y pendiente promedio reunieron el 86% de la variabilidad total de las observaciones, en respectivo orden de importancia. El análisis gráfico del Biplot muestra que las variables más correlacionadas entre sí son el período de pastoreo con la carga animal. Por otro lado la pendiente promedio correlaciona con la profundidad de trillo y con la densidad aparente, a la vez. La densidad aparente no tiene ninguna relación con el período pastoreo y la carga animal.

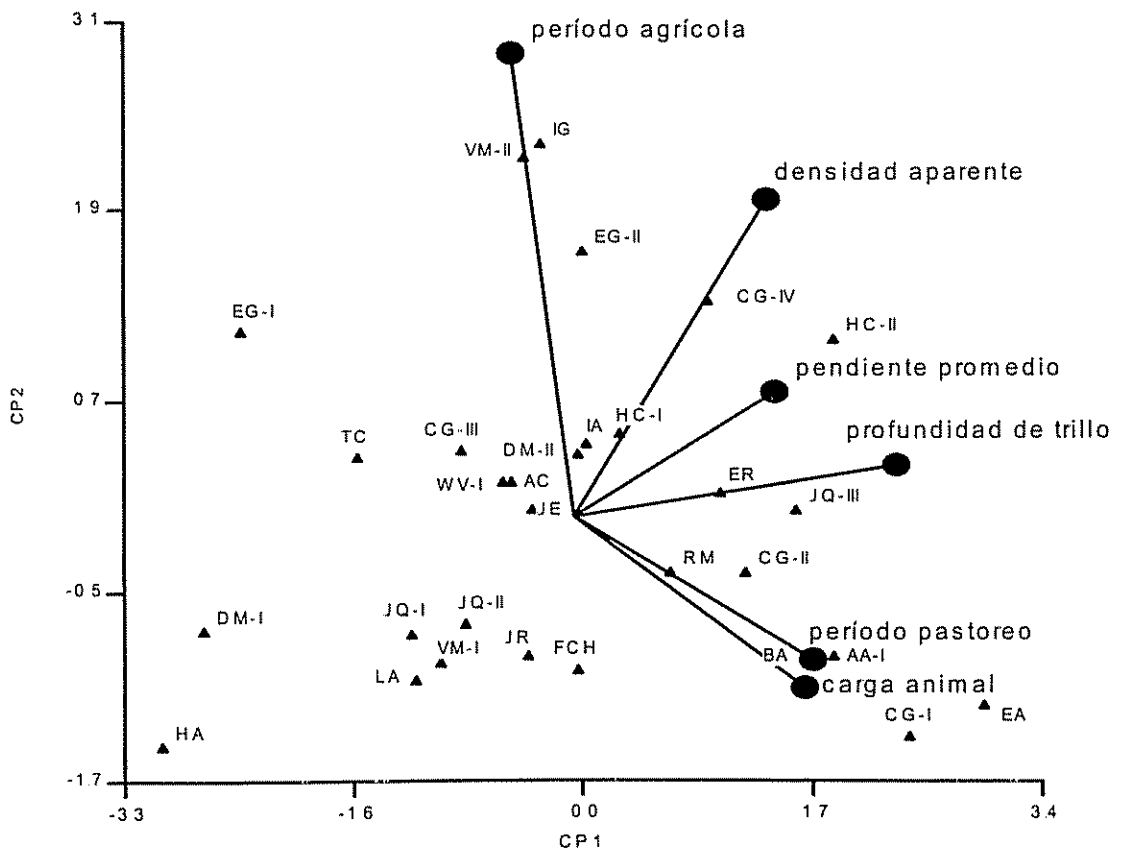


Figura 2 Análisis gráfico de componentes principales (Biplot) entre 30 bosques (triángulo) y las 6 variables (círculo) que definieron el uso anterior en los bosques secundarios. Los ejes coordenados CP1 y CP2 representan los componentes principales. El código a la par del triángulo representa al parche de bosque secundario o sitio de muestreo (Cuadro 1).

Con el análisis de correlación de Pearson se determinó que la profundidad del trillo fue la variable más importante en la designación de las categorías de uso anterior, debido a que correlacionó positivamente con casi todas las variables de uso como, carga animal, densidad aparente, período de pastoreo y pendiente promedio ($r = 0.45, 0.46, 0.47$ y 0.52 ; $P < 0.01$, respectivamente).

La Figura 3 muestra la agrupación de los bosques secundarios de acuerdo con el conjunto de variables de uso anterior observadas.

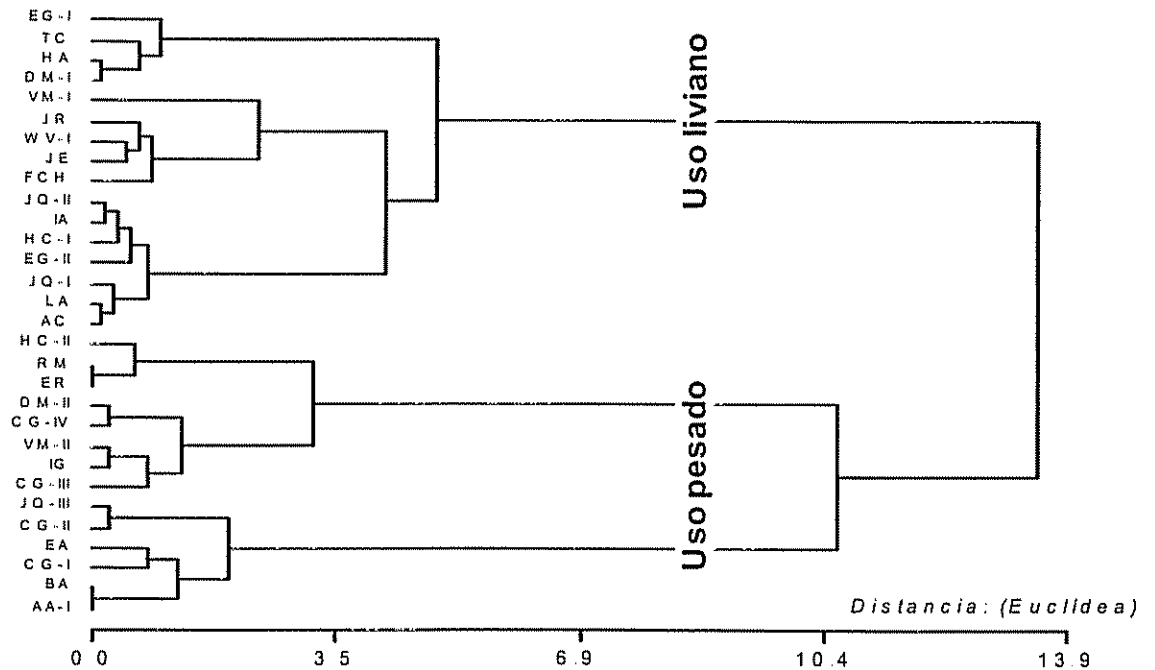


Figura 3. Dendrograma de clasificación (método Ward) con base en seis variables cuantitativas de uso anterior para 30 bosques secundarios. Los códigos del margen izquierdo representan cada uno de los parches de bosques secundario (Cuadro 1).

Simultáneamente, con el análisis de varianza multivariado MANOVA (Cuadro 4) se determinó la existencia de diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.01$) debido al conjunto de variables observadas entre las categorías de uso anterior propuestas. En el análisis no se consideró la densidad aparente, debido a dos valores faltantes.

Cuadro 4. Resultados de la prueba multivariada Hotelling entre las categorías de uso anterior propuestas. Los valores cuantitativos son promedios. Letras minúsculas distintas indican diferencias* ($P < 0.01$) entre categorías de uso anterior. Letras mayúsculas representan las variables de uso anterior: PA, período agrícola (años); PP, período de pastoreo (años); CA, carga animal (Ua/ha); PT, profundidad de trillo (m); P, pendiente promedio (%)

Categoría de uso anterior	PA	PP	CA	PT	P
Liviano <i>a</i>	10.38	20.75	1.07	0.06	30.75
Pesado <i>b</i>	10.93	27.07	1.87	0.17	49.71

*El cambio significativo en el conjunto de variables se observa entre filas

3.1.5 Tipificación de las categorías de uso anterior

Se decidió adoptar ambos grupos o categorías de uso propuestas. En el primer caso, el 53% de los sitios presentó uso anterior liviano y están representados por 16 bosques, con la siguiente numeración 1, 3, 6, 11, 14, 15, 19, 21 y del 23 al 30 (Cuadro 1). En el segundo caso, el 47% presentó uso anterior pesado y están conformados por los siguientes 14 bosques: 2, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 16, 17, 18, 20, 22 (Cuadro 1).

La profundidad de trillo, fue la observación que más contribuyó en la diferenciación de las dos categorías de uso anterior, el análisis de la varianza ANOVA presentó diferencias altamente significativas ($P < 0.001$) debido a esta variable. Los bosques que desarrollaron en sitios con uso anterior pesado tuvieron hasta 183% más profundidad de trillo que los bosques con uso anterior liviano. La profundidad de trillo promedio dejada por el ganado en bosques con uso pesado fue de 17 cm (Cuadro 5).

La pendiente promedio también presentó diferencias altamente significativas ($P < 0.001$) entre categorías de uso; sin embargo, no es una variable que respondería directamente al uso anterior, sino que es una característica del sitio que condiciona la respuesta de la primera variable observada (profundidad de trillo). Así, se encontró correlación positiva de la pendiente promedio con la profundidad de trillo ($r = 0.52$, $P < 0.001$).

La carga animal fue una variable con diferencias significativas entre categorías de uso ($P < 0.05$), pero su empleo depende de la calidad de las encuestas, consideraciones técnico conceptuales y hasta dos

verificaciones en el área de ex-potrero, las cuales elevan su costo considerablemente. La carga animal tuvo un rango de fluctuación medio entre 1.0 Ua/ha para el uso anterior liviano y 1.9 Ua/ha para el uso anterior pesado, en este último caso se encontraron valores máximos de carga animal de hasta 4.8 Ua/ha (Cuadro 5).

Tanto la densidad aparente, como el período de pastoreo y el período agrícola, no presentaron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre categorías de uso. La densidad aparente presentó un valor promedio muy bajo (Bertsch 1987), en suelos Alfisoles con cobertura de bosques y sin pastoreo actual.

Cuadro 5. Valores promedio \pm error estándar de las variables de uso anterior en 30 bosques secundarios. Prueba de comparación LSD Fisher; *** $P < 0.001$, * $P < 0.05$, NS = no significativo

Variable observada	Categoría de uso anterior		<i>P</i>
	Liviano	Pesado	
Profundidad de trillo (m)	0.06 \pm 0.01	0.17 \pm 0.01	***
Carga animal (Ua/ha)	1.0 \pm 0.22	1.9 \pm 0.38	*
Pendiente promedio (%)	30.8 \pm 2.39	49.7 \pm 1.69	***
Período pastoreo (años)	20.8 \pm 3.24	27.1 \pm 3.29	NS
Densidad aparente (gr/cm ³)	0.81 \pm 0.03	0.86 \pm 0.03	NS
Período agrícola (años)	10.4 \pm 2.02	10.9 \pm 2.49	NS

3.2 Caracterización de la sucesión secundaria

3.2.1 Tipificación basada en la similitud florística entre bosques secundarios

El análisis de conglomerados permitió agrupar bosques según similaridad florística. Se decidió definir dos agrupamientos, basado en la necesidad de tener una cantidad balanceada de bosques por agrupamiento (Figura 4). Además el análisis de varianza multivariado MANOVA reportó diferencias significativas ($P < 0.05$) debido a valores de similitud florística de las especies que integran los agrupamientos (chapernal y guácimolaurel).

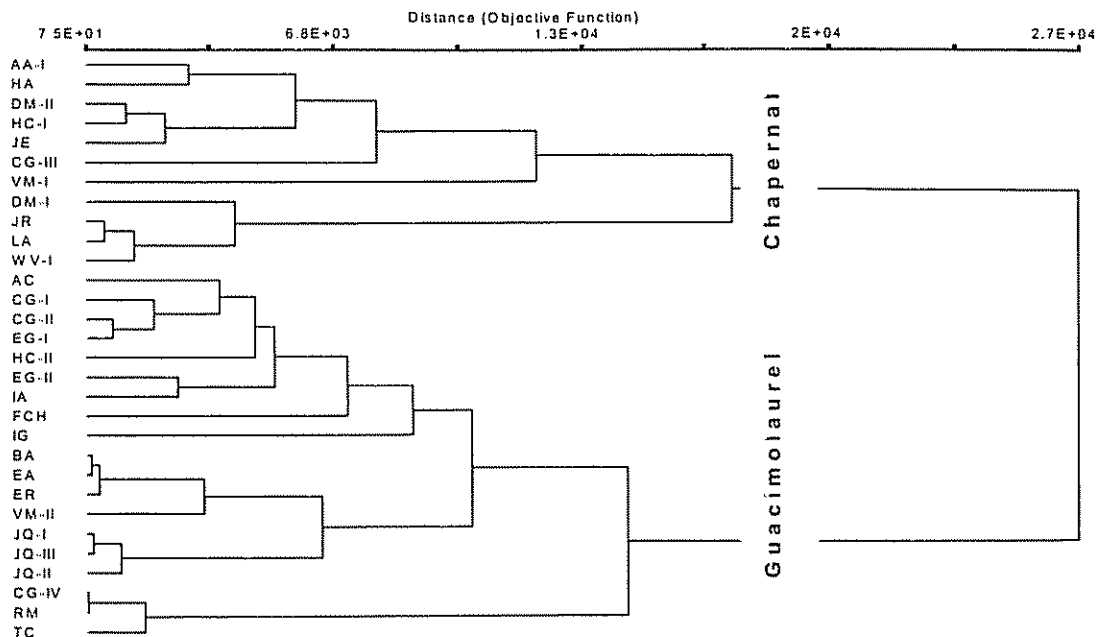


Figura 4. Dendrograma de agrupamiento para 30 bosques secundarios con base en su similitud florística. Los códigos del margen izquierdo representan los parches de bosques secundarios (Cuadro 1).

En el Cuadro 6 se muestran las cinco especies que obtuvieron el valor indicador (V_i) más alto y estadísticamente significativo ($P < 0.05$) según la prueba de Monte Carlo, esto permitió identificar con claridad qué especies son indicadoras de diferenciación en ambos tipos de bosque. El V_i está dado en un rango de 0 (no indicación) a 100 (perfecta indicación).

Cuadro 6. Resultados de la prueba de Monte Carlo para el valor indicador (V_i) máximo de cada especie entre las dos agrupaciones obtenidas en el análisis de conglomerados, individuos $dap \geq 10$ cm. Valores promedio (M), desviación estándar (DS) y de probabilidad (P)

Especies	Tipo de bosque	Valor indicador Observado (V_i)	Vi desde grupos aleatorizados		
			M	DS	P
<i>Guazuma ulmifolia</i>	guácimolaurel	78.9	51.8	5.37	0.001
<i>Cordia alliodora</i>	guácimolaurel	73.3	53.3	5.38	0.002
<i>Lonchocarpus parviflorus</i>	Chapernal	85.8	49.1	7.28	0.001
<i>Gliricidia sepium</i>	Chapernal	36.4	14.5	6.23	0.011
<i>Lasianthaea fruticosa</i>	Chapernal	27.3	12.6	5.2	0.042

Considerando este resultado, se decidió tipificarlos como bosque tipo “guácimolaurel” (*Guazuma_Cordia*) con dominancia de las especies *G. ulmifolia* (Sterculiaceae) y *C. alliodora* (Boraginaceae) y el bosque tipo “chapernal” (*Lonchocarpus*) caracterizado por *L. parviflorus* (Fabaceae/Pap) y con una asociación mucho menos marcada, aunque estadísticamente significativa, según Vi, con las especies *G. sepium* (Fabaceae/Pap) y *L. fruticosa* (Asteraceae).

La ordenación bi-dimensional con el método *Nonmetric Multidimensional Scaling* (NMS) muestra un estrés final de 12.8, con una inestabilidad final de 0.00001 y 63 interacciones, a partir de las cuales el estrés se estabilizó. Esto significa un resultado estable, dado que los valores de inestabilidad fueron bajos, según McCune y Grace (2002) se recomienda un criterio de inestabilidad $I < 10^{-4}$. El resultado del análisis de NMS fue un diagrama de ordenación de dos ejes (Figura 5), para el cual el coeficiente de determinación r^2 (correlación entre las distancias del espacio de ordenación y espacio original n-dimensional) indicó que los dos primeros ejes representan el 90.3% de la varianza total. Se considera satisfactorio cuando se puede explicar más del 50% de la varianza en estos ejes (McCune y Grace 2002). En este caso, los ejes 1 y 2 de la ordenación NMS explicaron el 70.6% y el 19.7% de la variación de los datos florísticos en los bosques, respectivamente.

El mismo diagrama permitió visualizar que la variación de la composición florística es continua (siendo algo artificial la agrupación establecida con base en el análisis de conglomerados). Sin embargo, existe una tendencia a mantener la diferenciación florística entre los dos tipos de bosques identificados en el análisis de conglomerados, es decir, los del tipo guácimolaurel se constituyen por 19 bosques con un amplio rango de edades (5, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 25 y 31 años) y tienen como especies indicadoras a *G. ulmifolia* y *C. alliodora*, asociadas a 47 especies más (Anexo 2) y ubicadas en el eje Y (entre los valores 0.2 a -1.3)

Los del tipo chapernal reúnen a 11 bosques con similar rango de edades que el anterior caso (7, 9, 10, 14, 18, 20, 23, 25, 32, 34 y 40 años), pero tienen como especie indicadora a *L. parviflorus*, asociada a 36 especies más (Anexo 2) y ubicadas en el eje X (entre los valores 0.2 a 1.9).

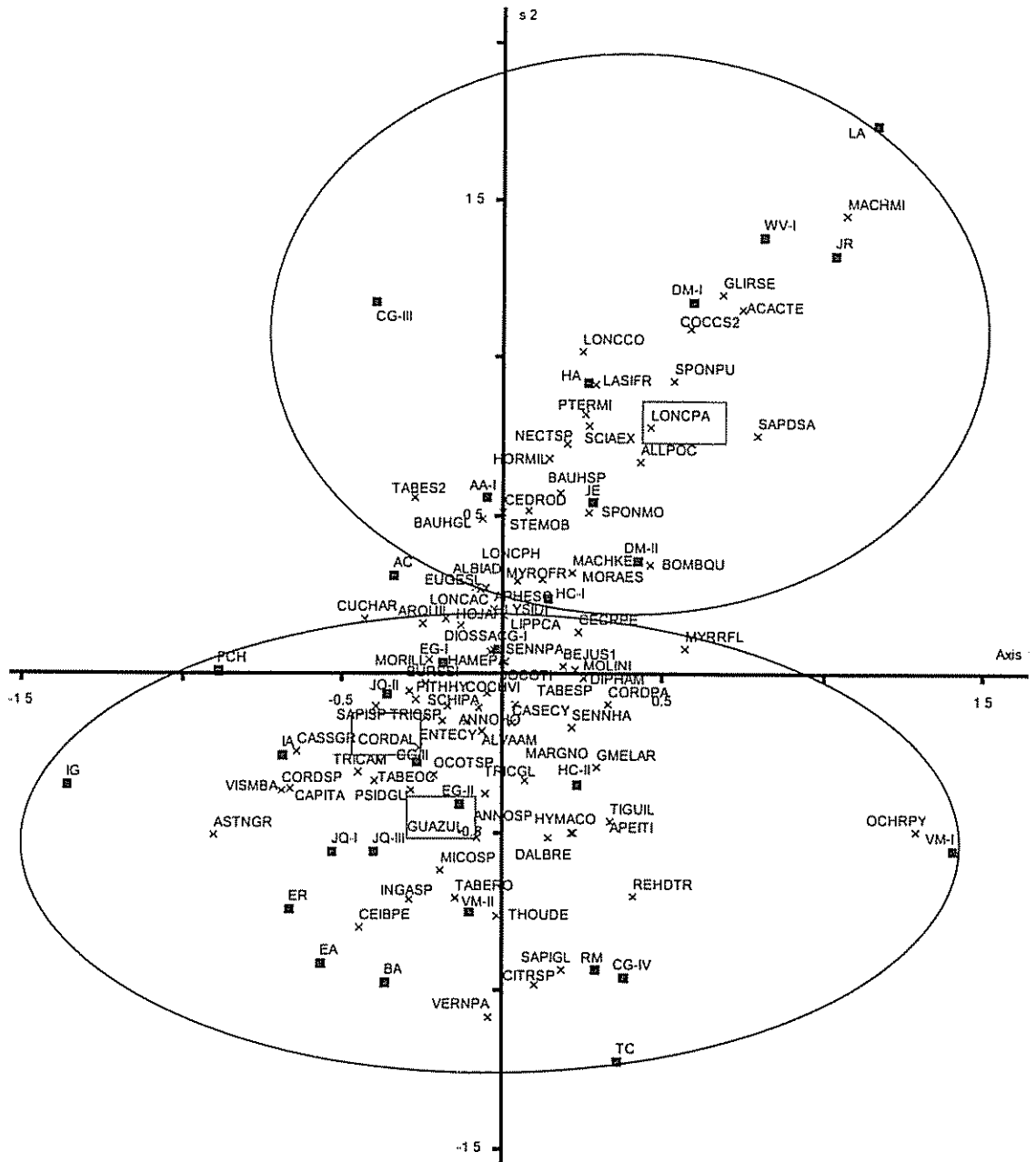


Figura 5. Diagrama de ordenación NMS que muestra la relación entre 30 bosques secundarios (cuadrado cerrado) y las 86 especies (aspa) más importantes que los conforman, individuos dap ≥ 10 cm. Las especies indicadoras son resaltadas por el rectángulo abierto. Los códigos a la par de los cuadrados pequeños representan los parches de bosque secundario (Cuadro 1). Los códigos a la par de las aspas pequeñas representan las especies (Anexo 2).

3.2.2 Composición florística

Las familias botánicas más importantes en este estudio según el criterio de número de individuos fueron las Fabaceae/Pap. con 1638 individuos, de ellos 1487 pertenecieron a la especie *L. parviflorus* y 240 a *Lonchocarpus acuminatus*, 26 *Pterocarpus michelianus*, 24 *Machaerium kegelii* y 13 de *Dalbergia retusa*. Segundo en orden de importancia fue la familia Sterculiaceae con 1077 individuos, todos de la especie *G. ulmifolia*. La familia Boraginaceae presentó 940 individuos, de ellos 878 fueron de la especie *C. alliodora* y 60 de *Cordia panamensis*. La familia Myrtaceae presentó 422 individuos, 117 de la especie *Eugenia salamensis* y 19 *Psidium guajava*. La familia Fabaceae/Caes. presentó 149 individuos, 51 de la especie *Schizolobium parahyba*, 50 de *Bauhinia glabra* y 31 de la especie *Cassia grandis*. La familia Fabaceae/Mim. presentó 143 individuos, 36 *Lysiloma divaricatum*, 28 *Pithecellobium hymenaeifolium*, 20 *Albizia adinocephala*, 14 *Acacia tenuifolia*. La familia Cochlospermaceae con 133 individuos, todos de la especie *Cochlospermum vitifolium* y finalmente la familia Verbenaceae con 108 individuos, 93 de ellos de la especie *Lippia cardiostega*.

Las familias con mayor número de especies fueron: Fabaceae/Pap. (14), Fabaceae/Mim (10), Anacardiaceae (8), Fabaceae/Caes (7) y Bignoniaceae (6), Sapindaceae (5), Myrtaceae (5), Meliaceae (5), Lauraceae (5), Verbenaceae (4), Bombacaceae (4) y Euphorbiaceae (4). Algunas familias aparecen representadas por solamente una especie como Sterculiaceae con *G. ulmifolia*. Otra familia que es representada por una sola especie fue Cochlospermaceae, con la especie *Cochlospermum vitifolium*. La especie *C. alliodora* representó el 93.4% de la familia Boraginaceae.

Las especies más abundantes fueron *L. parviflorus*, *G. ulmifolia* y *C. alliodora*. La primera especie destaca por su mayor abundancia, pero solo estuvo presente en el 60% de los bosques estudiados, *G. ulmifolia* fue la segunda en abundancia y esta mejor distribuida (83% de los bosques), del mismo modo *C. alliodora* tiene relativamente menos individuos pero esta mejor distribuida que la primera especie (73% de los bosques).

3.2.3 Riqueza y diversidad

Los resultados tanto de los valores estimados de riqueza, como de índices de diversidad por cada categoría de los factores en estudio se resumen en el Cuadro 7. En ninguna de las variables de riqueza o diversidad se presentó diferencias significativas debido a las categorías de edad, ni categorías de uso anterior, ni el tipo florístico de bosque resultaron significativos ($P > 0.05$). Frente a la ausencia de

cambios significativos debidos a los factores, un promedio de 14 familias, 19 géneros, 20 especies (individuos, dap \geq 5 cm) y 38 individuos (dap \geq 10 cm), fue encontrado en las 30 repeticiones de 0.12 ha cada una.

Cuadro 7. Valor promedio (desviación estándar) de las variables de riqueza (Fm, familia; Gn, género; S, especie) e índices de diversidad (Fs, α Fisher; Sh, Shannon; Sm, Simpson) en 30 bosques secundarios, individuos dap \geq 5 cm. Prueba de comparación LSD Fisher

Factor	Categoría	RIQUEZA			DIVERSIDAD		
		Fm	Gn	S	Fs	Sh	Sm
Edad	\leq 18 años	13.8 (2.53)	18.5 (5.10)	20.1 (5.09)	6.85 (2.27)	2.04 (0.38)	5.49 (2.14)
	> 18 años	14.6 (4.75)	19.1 (6.31)	21.0 (6.48)	8.32 (3.69)	2.12 (0.61)	6.96 (4.56)
Uso	Liviano	14.2 (4.17)	19.3 (6.47)	21.0 (6.53)	7.93 (3.51)	2.12 (0.54)	6.51 (3.65)
	Pesado	14.0 (3.02)	18.0 (4.46)	19.8 (4.61)	6.89 (2.29)	2.11 (0.44)	5.82 (3.22)
Bosque	Guacimolaurel	14.0 (2.77)	18.3 (5.06)	19.9 (5.33)	7.72 (3.21)	2.12 (0.43)	5.35 (3.60)
	Chapernal	14.3 (4.90)	19.2 (6.61)	21.2 (6.42)	7.16 (2.80)	2.01 (0.59)	6.69 (3.08)

El análisis gráfico de la riqueza de especies en relación con la edad de abandono no fue significativo ($P > 0.05$), pero permitió visualizar una ligera tendencia en el aumento del número de especies establecidas en pasturas abandonadas a lo largo de la cronosecuencia, esta varió de 14 a 29 especies (individuos, dap \geq 5 cm) entre 5 a 40 años de edad, respectivamente, en muestras de bosque de 0.12 ha (Figura 6).

3.2.4 Estructura

En el Cuadro 8 se presentan los resultados estimados para las cuatro variables estructurales. La densidad o número de individuos por hectárea (N) no presentó diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$) debido a ninguno de los factores, ni entre categorías de edad, ni entre categorías de uso, ni entre categorías florísticas. Sin embargo, la densidad por bosque varió de 146 a 558 individuos/ha (vegetación, dap \geq 10 cm) entre las edades de 5 a 34 años, la tendencia creciente en relación al incremento en la edad de los bosques, fue confirmada al encontrar regresión lineal significativa ($P < 0.01$) entre la densidad y la edad (Figura 6).

Cuadro 8. Valor promedio \pm error estándar para variables estructurales (VE): N, individuos $\text{dap} \geq 10$ cm (N°/ha); H, altura total promedio (m); G, área basal (m^2/ha); V, volumen total (m^3/ha). Prueba de comparación LSD Fisher; ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, NS = no significativo

VE	Edad de abandono			Uso anterior			Tipo de bosque		
	Juvenil	Intermedia	P	Liviano	Pesado	P	Guácimolaurel	Chapernal	P
N	260.9 \pm 34.5	333.6 \pm 36.2	NS	330.6 \pm 36.6	240.6 \pm 30.8	NS	312.1 \pm 31.2	265.3 \pm 46.1	NS
H	8.9 \pm 0.23	9.8 \pm 0.35	**	9.8 \pm 0.28	8.6 \pm 0.23	**	9.3 \pm 0.22	9.2 \pm 0.48	NS
G	4.9 \pm 0.7	8.0 \pm 1.3	**	7.5 \pm 1.1	4.5 \pm 0.7	*	6.4 \pm 0.8	6.0 \pm 1.5	NS
V	24.8 \pm 4.2	46.4 \pm 8.4	**	43.2 \pm 7.2	21.9 \pm 3.9	*	33.7 \pm 4.9	34.3 \pm 10.2	NS

Los valores promedio de altura total (H) presentaron diferencias significativas ($P < 0.01$) debido a categorías de edad de bosque. Se visualiza una tendencia clara a incrementar conforme los bosques son de mayor edad, también confirmada por la existencia de regresión lineal significativa ($P < 0.01$) entre la altura total promedio y la edad (Figura 6). La variación en alturas fue de 8.8 m a los 5 años y 11.1 m a los 34 años de edad. Bosques de edad intermedia presentaron 10% más altura total que los juveniles.

Debido a que se ha venido demostrando la eficiencia de la altura dominante (H_d) como parámetro indicador de la productividad de plantaciones puras a nivel local (Vásquez y Ugalde 1995) y de especies abundantes en bosques secundarios (Herrera 1996), se decidió realizar el análisis de esta variable por cada parcela donde estuvieran presentes las tres especies indicadoras (Acápita 3.2.1). Se determinó que de las 90 parcelas instaladas de 20 m x 20 m, en 21 de las parcelas fue posible estimar la altura dominante correspondiente de *L. parviflorus*, en 32 de *G. ulmifolia* y 36 de *C. alliodora*. La ausencia de esta variable en cerca del 60% de las parcelas influyó en el desbalance estadístico, ello impidió la ejecución del análisis de varianza para esta variable. Sin embargo, se pudo determinar que *L. parviflorus* presentó un promedio de altura dominante de 11.1 m y un rango entre 9 m y 14.4 m; en el caso de *G. ulmifolia*, la altura dominante fue de 8.9 m y un rango entre 4.8 m y 15.5 m; y *C. alliodora*, fue 11.4 m y un rango entre 8 m y 15.4 m. El análisis de regresión lineal mostró significancia estadística ($P < 0.05$) solo entre la altura dominante de *L. parviflorus* y la edad (Figura 6).

Tanto en el caso del área basal (G), como el volumen total (V) presentaron diferencias significativas ($P < 0.01$) debido a las categorías de edad de abandono. En el primer caso, el área basal incrementó en 63% al pasar de edad juvenil a intermedia, varió de 2.2 m^2/ha en bosques de 5 años de edad a 16.8 m^2/ha en el bosque de 32 años; en el segundo caso, el volumen incrementó en 87% al pasar de bosques secundarios de edad juvenil a intermedio. Se destaca que la vegetación presentó bajos incrementos volumétricos

hasta los 25 años. La fluctuación extrema fue de 10.4 m³/ha en bosques de 5 años de edad hasta los 104.7 m³/ha en el bosque de 32 años. En ambos casos, la regresión lineal entre el área basal y la edad; así como el volumen y la edad también resultaron altamente significativos ($P < 0.001$) (Figura 6). Lo cual es bastante predecible debido a la relación implícita con el diámetro. Valores de área basal y volumen ligeramente inferiores fueron reportados por Spittler (2001), para la zona seca del Norte de Costa Rica.

Ni tipos de bosque_Dummy, ni uso anterior_Dummy resultaron significativos ($P > 0.05$) cuando fueron incluidas en el modelo de regresión lineal múltiple. Pero la Figura 6 ilustra la relación lineal entre la edad de abandono y las variables dependientes, densidad, altura total promedio, altura dominante de *Lonchocarpus parviflorus*, área basal y volumen total.

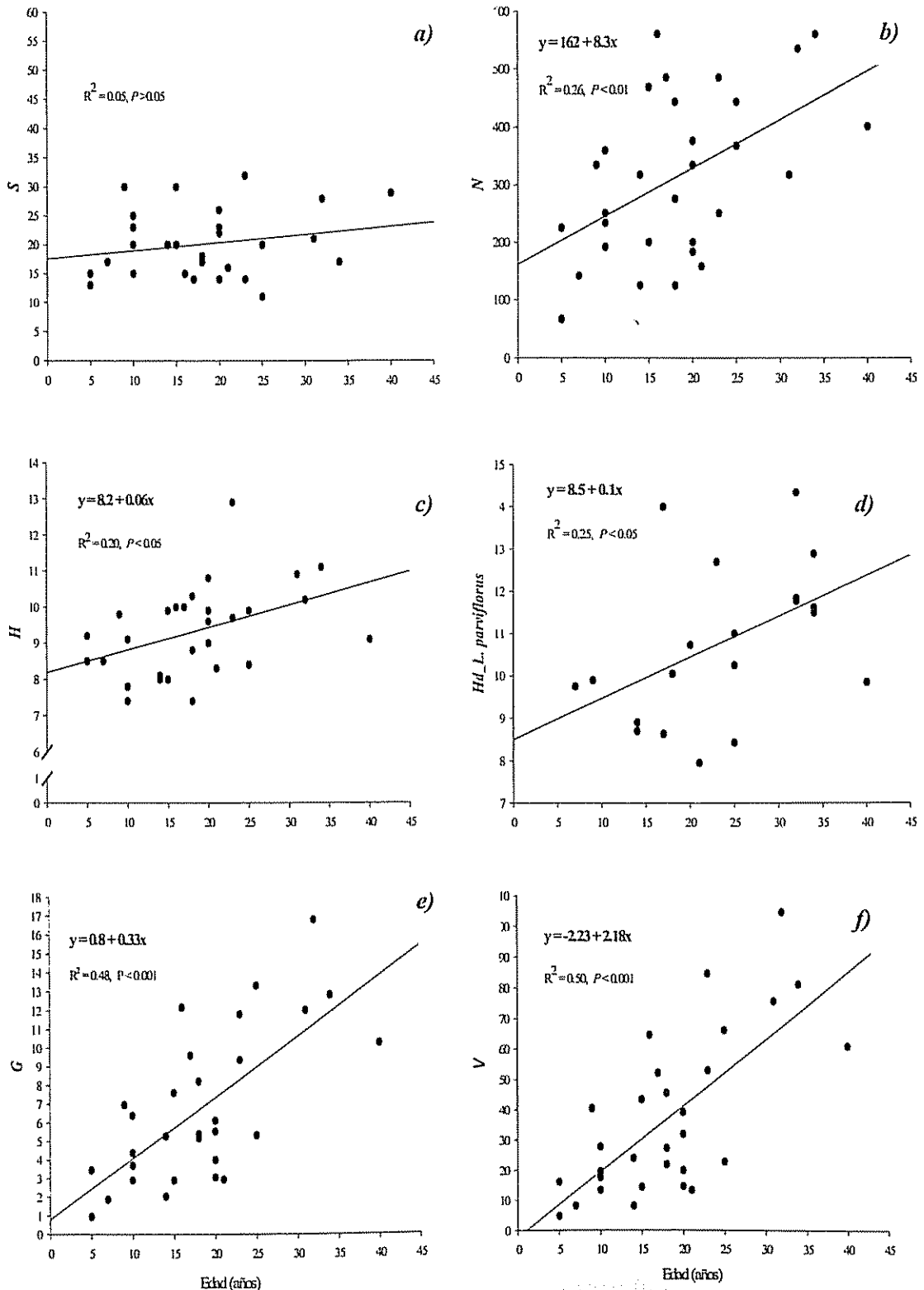
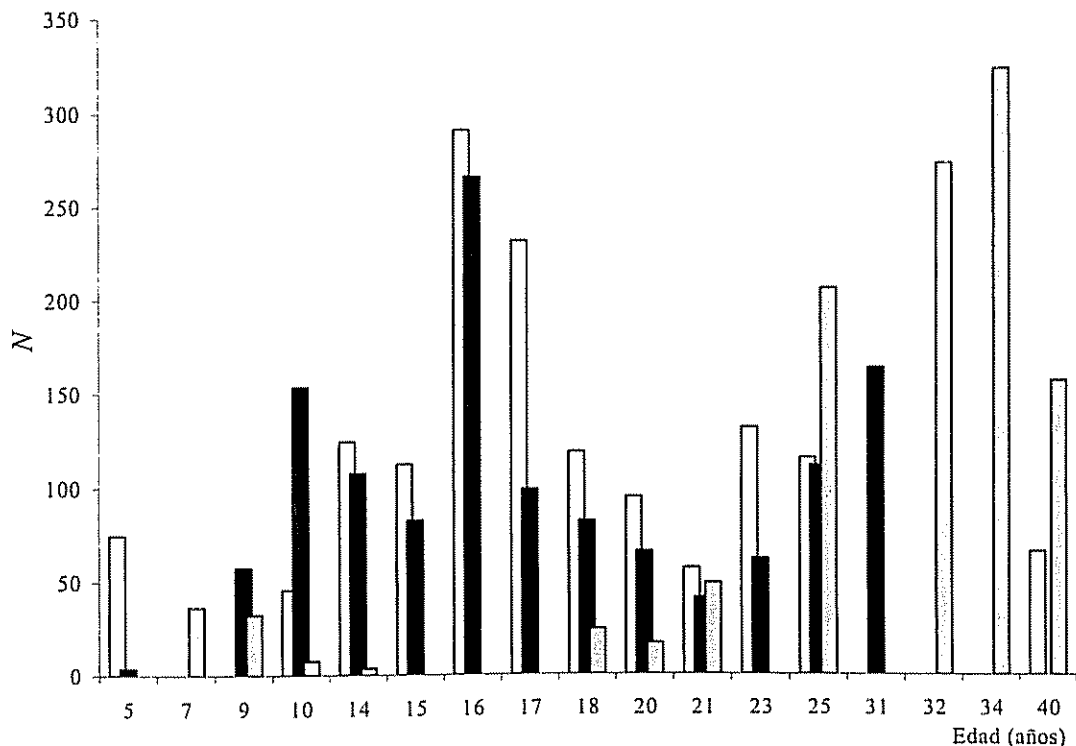


Figura 6. Relaciones lineales entre la edad de abandono con a) número de especies (dap \geq 5 cm) ($P > 0.05$) y variables estructurales (dap \geq 10 cm) b) número de individuos por hectárea; c) altura total promedio; d) altura dominante de *L. parviflorus*; e) área basal; f) volumen total.

La Figura 7 muestra la distribución del número de individuos por hectárea de las tres especies indicadoras. Las dos primeras, *G. ulmifolia* y *C. alliodora* se caracterizan por colonizar las pasturas casi inmediatamente después del abandono, para luego dominar durante los primeros 25 años. Picado (1994) también encontró gran abundancia de brinzales de las especies *G. ulmifolia* y *C. alliodora* en bosques secundarios con menos de 10 años. En general se observa que no hay una tendencia clara de la distribución de sus individuos en relación a la edad después del abandono, pero entre ambas especies la distribución es muy similar. El número de individuos de las dos especies se torna máximo a los 16 años y valores mínimos a los 5 y 21 años, respectivamente. Esto corresponde a lo expresado por Finegan 1992, quien indica que ninguna especie de las sucesiones secundarias se regenera continuamente, sino que se desarrollan como una misma población aproximadamente coetánea, aun en bosques secundarios de varias décadas de edad. La tercera especie, *L. parviflorus* tampoco presentó una tendencia clara de la distribución de individuos, pero es destacable por su presencia a lo largo de casi toda la cronosecuencia, con relativamente mayor abundancia después de los 21 años.



Figuras 7. Distribución del número de individuos por hectárea (N) de las especies indicadoras, *C. alliodora* (barra blanca); *G. ulmifolia* (barra negra); *L. parviflorus* (barra gris) en relación a la edad de abandono de bosques secundarios, individuos dap ≥ 10 cm.

En la Figura 8 se observa que todas las especies mostraron un comportamiento semejante al patrón de “J” invertida. A nivel general el número de individuos del primer intervalo diamétrico (5 a 9.9 cm) es bien elevado; en el caso de la especie *L. parviflorus* el 84% de sus individuos están presentes en este intervalo, seguido por *G. ulmifolia* con 69% y *C. alliodora* con 62%. Este patrón también coincide poblacionalmente, es decir, de las 156 especies* representadas por 1096 individuos, el 71% de los individuos pertenecen al primer intervalo diamétrico. Debemos destacar que no existen deficiencias o vacíos en ninguno de los intervalos analizados

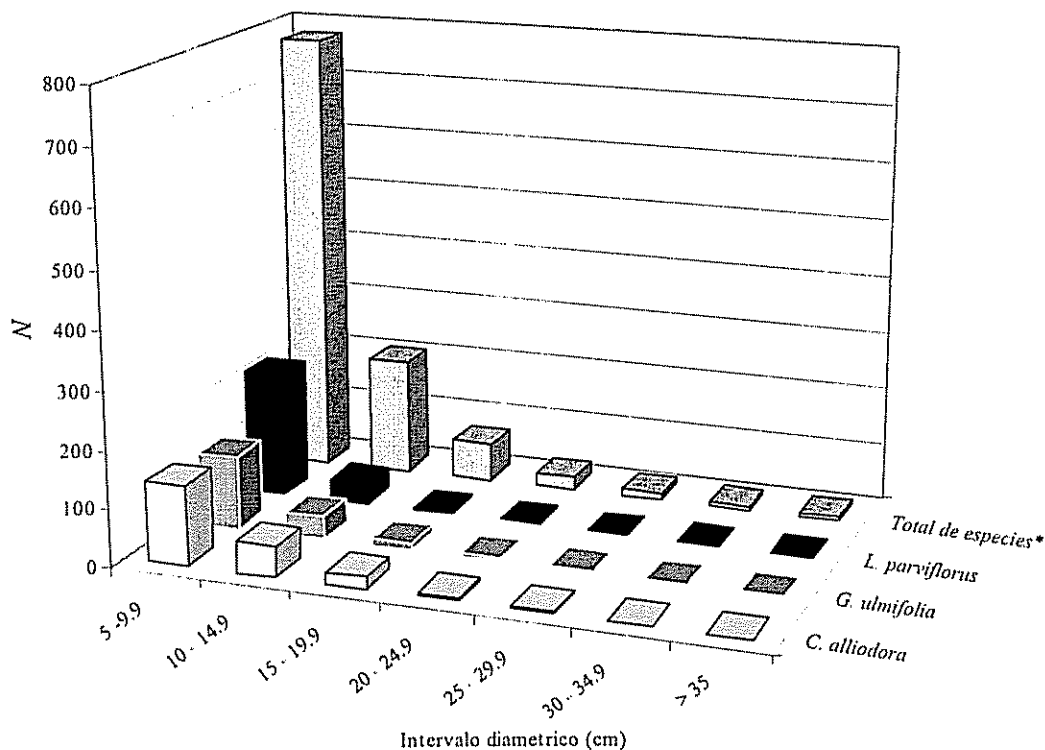


Figura 8 Distribución diamétrica del número de individuos por hectárea (N) tanto de especies indicadoras, como del total de especies ($dap \geq 5$ cm) presentes en los 30 bosques secundarios

En general, el 80% de los bosques estudiados presentan alturas totales promedio que varían entre 7.4 m a 10 m, de manera que la mayor parte del paisaje boscoso del área de estudio presentó un estrato bajo y relativamente uniforme. Esto fue confirmado con el análisis gráfico de la distribución del número de individuos ($dap \geq 5$ cm) de las tres especies indicadoras por intervalo de altura total promedio (Figura 9), se observó que solo en el primer intervalo (5 a 9.9 m) la especie *L. parviflorus* presentó el 86% de su población, *G. ulmifolia* el 88 % y *C. alliodora* el 76%, respectivamente, además las tres especies tienen representación en todos los intervalos de altura evaluados.

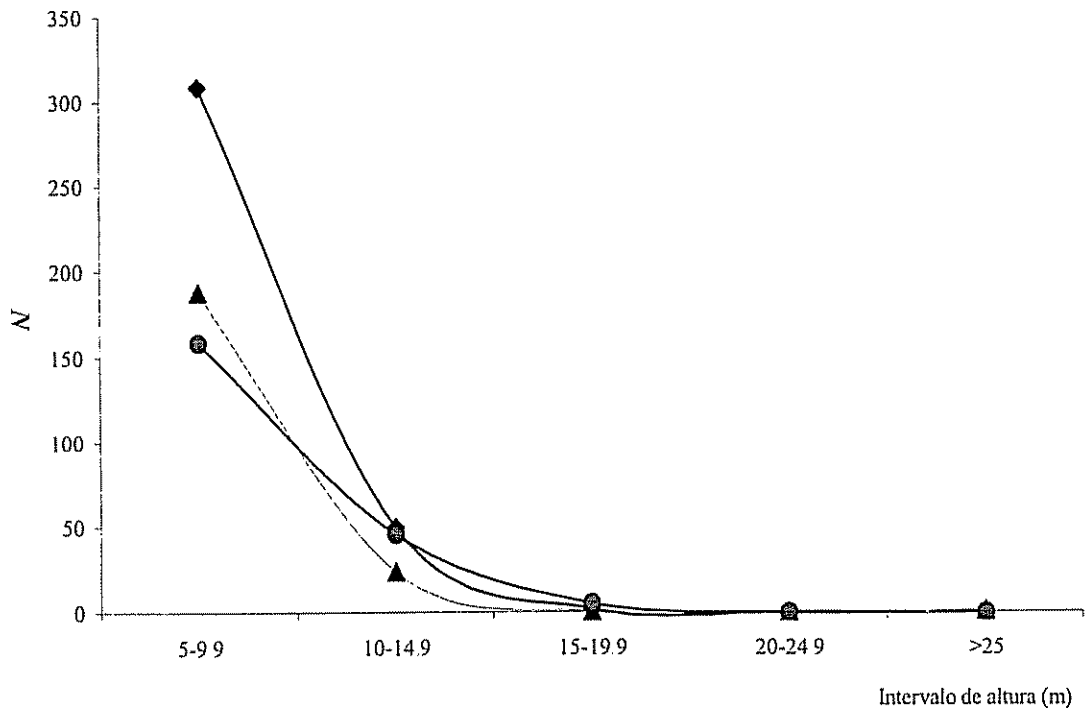


Figura 9. Distribución del número de árboles por intervalos de altura total promedio para las especies indicadoras, *L. parviflorus* (cuadrado); *G. ulmifolia* (triángulo); *C. alliodora* (círculo)

De otro lado, el factor de uso anterior tuvo influencia significativa sobre las variables de altura total promedio ($P < 0.01$), área basal ($P < 0.05$) y volumen total ($P < 0.05$), respectivamente. Bosques con uso liviano tuvieron, en promedio, un 14% más altura total, 67% más área basal y 97% más volumen total que los bosques con uso pesado (Cuadro 8, Figura 10).

Finalmente, ninguna de las variables estructurales presentó diferencias significativas ($P > 0.05$) debido al tipo florístico de bosque. Aunque chapernal presentó el máximo valor de altura total promedio a los 23 años (12.9 m), frente a guácimolaurel que con 31 años solo alcanzó 10.9 m de altura, esto será discutido más adelante.

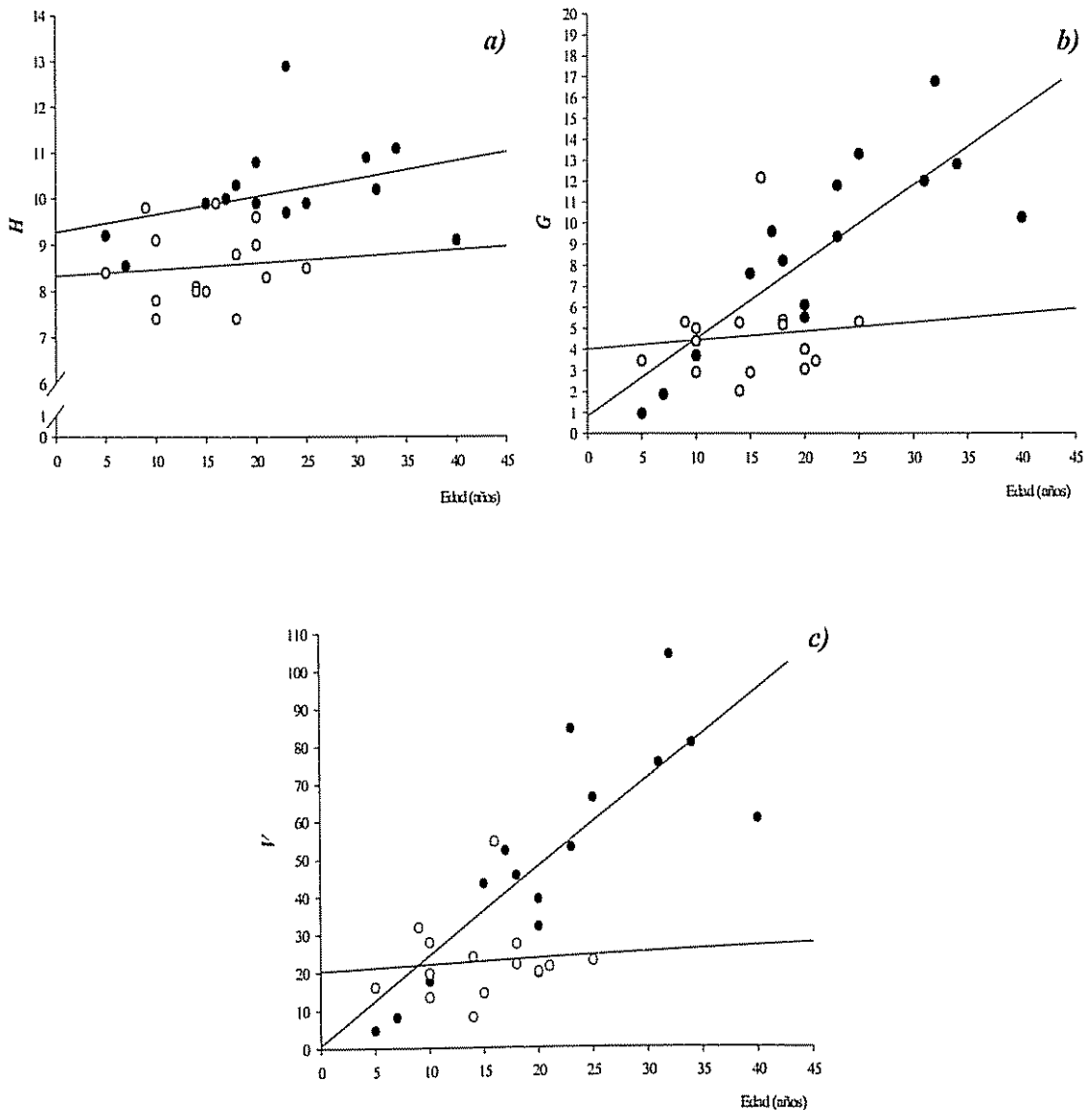


Figura 10 Distribución de a) altura total promedio, b) área basal promedio y c) volumen total promedio en bosques donde hubo uso liviano (círculo cerrado) y bosques donde hubo uso pesado (círculo abierto) en relación a su edad de abandono. Son 30 parches de bosque secundario, vegetación $dap \geq 10$ cm.

En la Figura 11 se visualiza que la densidad o número de individuos por hectárea (N) presentó interacción significativa ($P < 0.05$) entre las categorías de edad y los tipos florísticos de bosque. Cuando el bosque fue guacimolaurel, la densidad fue similar entre bosques de edad juvenil (≤ 18 años) e intermedia (> 18 años); sin embargo, cuando fue chapernal los de edad intermedia presentaron 100% más individuos que los juveniles.

El área basal (G) también presentó interacción significativa ($P < 0.05$), pero entre las categorías de uso anterior y las categorías de edad de abandono (Figura 11), es decir, cuando el bosque fue de edad juvenil, el valor del área basal fue muy similar entre bosques con uso liviano y con uso pesado; sin embargo, cuando fue de edad intermedia los bosques con uso liviano presentaron 212% más área basal que los bosques con uso pesado.

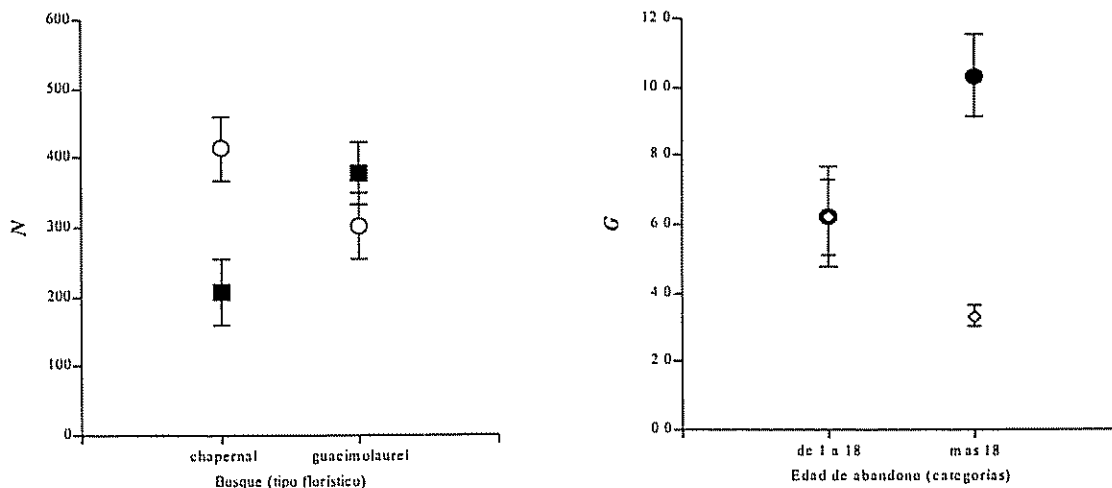


Figura 11. Valores medios del número de individuos por hectárea (N) por efecto de la edad de abandono y el tipo de bosque: bosque juvenil (cuadrado cerrado) y bosque intermedio (círculo abierto). Valores medios del área basal por efecto de la edad de abandono y el uso anterior: bosque con uso liviano (círculo cerrado) y bosque con uso pesado (rombo abierto). Los segmentos representan el error estándar.

En la Figura 12 se visualiza claramente que tanto los valores de área basal, como de volumen total de la población general disminuyen gradualmente a medida que el intervalo diamétrico es mayor. El área basal acumulada de todos los individuos es $12.77 \text{ m}^2/\text{ha}$, de esta cantidad el 58% está presente en los dos primeros intervalos diamétricos, en el último intervalo se observa un ligero incremento posiblemente debido a algunos individuos bastante gruesos.

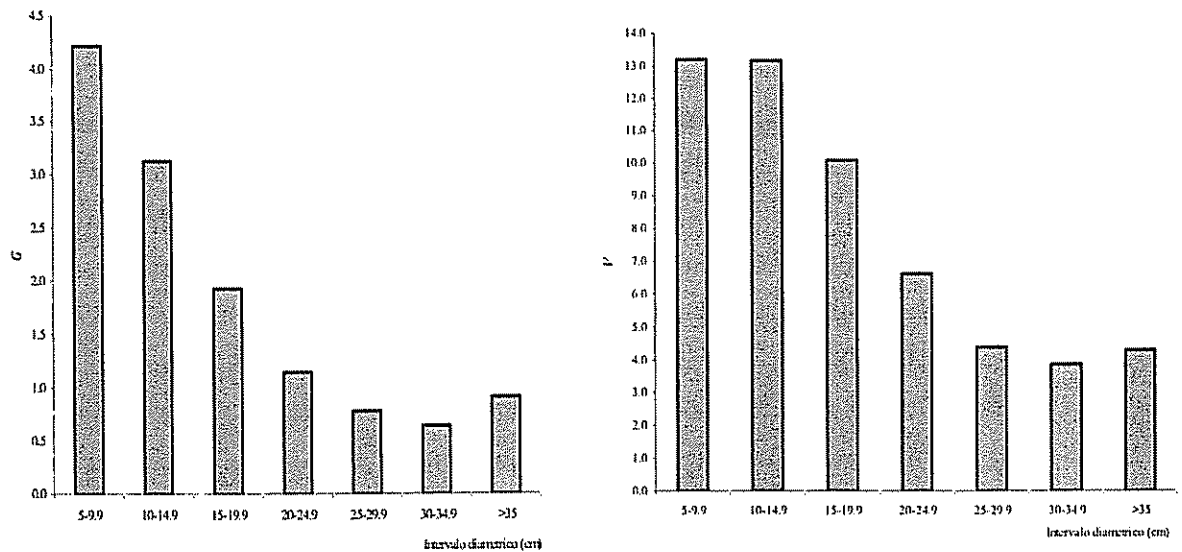


Figura 12. Distribución de área basal (G) y volumen (V) por intervalos diamétricos de toda la vegetación (dap \geq 10 cm) en los 30 parches de bosque secundario.

4 Discusión

4.1 Uso anterior en bosques secundarios

Durante tres décadas las actividades agropecuarias tuvieron un peso importante en toda el área de estudio, pero particularmente la ganadería fue la actividad dominante durante casi 23 años, fue en este período que cerca del 75% del área se transformó a pasturas. El proceso histórico fue confirmado, en términos generales, por Gregersen (1994). A la luz de estos resultados, debemos destacar que los parches de bosque secundario tuvieron relativamente cortos, pero intensos periodos de uso ganadero; es decir, donde antes hubo potreros de relativamente poca superficie promedio (11 ha) con períodos promedio de ocupación de solo 3 meses/año, resultó que la carga animal en promedio superó ligeramente el promedio regional (CORFOGA 2004). La explicación de este resultado se fundamentaría en que el fuerte estrés hídrico de la zona, en la época de verano, contribuyó a que el ganado sea manejado con rotaciones cortas, entre potreros de la misma finca, para suplir constantemente de pasto

tierno y nuevas fuentes de agua (González 2004⁸) Similar tendencia fue reportada por Alfaro y Rojas (1991), quienes estimaron carga animal alta (1.74 Ua/ha) en potreros menores a 10 ha y carga animal baja (0.9 Ua/ha) en potreros mayores a 50 ha, en la cuenca vecina del Río Nosara.

La carga animal es una de las principales fuerzas por las que el ganado compacta las pasturas y el suelo superficial (Toledo y Morales 1979; Agüero y Alvarado 1983). Su impacto se confirmaría con los resultados obtenidos, es decir, debido a que fue una de las variables que aportaron significativamente a la diferenciación de la gradiente en el uso anterior. Asimismo, debemos desatacar que presentó el mayor coeficiente de variación (86%) y este sería una fuerte razón para involucrarla en la categorización del uso de la tierra (Barrios 1998). Según la escala proporcionada por CORFOGA (2004), la actividad ganadera desarrollada años atrás se caracterizaría, por haber presentado potreros de pequeña a mediana dimensión, manejo extensivo anterior en la mayor proporción de bosques y con intensidad de uso anterior muy fluctuante

La profundidad de trillo sería una de las observaciones más importantes en la categorización del uso anterior de los bosques. Debido a su correlación positiva con casi todas las otras variables del uso, particularmente con la pendiente, esto permitiría entender que tanto las características del sitio, como las condiciones del mismo suelo, posiblemente no evaluadas en este estudio, podrían haber influido en la expresión final del espesor o ancho de las innumerables gradas dejadas por el ganado. Evidentemente la resistencia natural del suelo a la presión de las huellas del ganado, es una de ellas. USDA (1977) define la resistencia a la penetración como la capacidad de un suelo de resistir o sostener una fuerza. Pero también podría interpretarse como un índice que integraría tanto el contenido de humedad al momento de la aplicación de la carga, como la textura superficial y hasta el tipo mineral arcilloso (Baver *et al* 1973; Porta *et al.* 1999). El fenómeno de compactar un suelo a través del tiempo, hasta transformar el microrelieve se originaría con la compresión de partículas sólidas, la compresión de líquidos y gases dentro del espacio poroso, al reacomodo de partículas y cambios en el contenido de líquidos y gases (Harris 1971; Porta *et al.* 1999). Por tal motivo, la profundidad de trillo enmascararía no solo la propia variabilidad del sitio, sino también la del suelo superficial y obviamente de las presiones ejercidas, entre otras.

El bajo valor promedio de la densidad aparente (0.84 gr/cm^3) encontrada en estos suelos, con cobertura de bosques y sin pastoreo, según escala (Bertsch 1987), tendría dos explicaciones; la primera es que podría deberse a la influencia de altos niveles de materia orgánica encontrada en sus suelos (Ferry y

⁸ González Carlos 2004. Informante clave del área de estudio, representante de COVIRENA en San Isidro.

Olsen 1975; Heredia y Kass 1996; Alfaro *et al* 2001). Esto fue confirmado debido a que la densidad aparente correlacionó negativamente con materia orgánica ($r = -0.57$, $P < 0.001$). Aunque los elevados niveles de materia orgánica serían una consecuencia directa del periodo de abandono, por su correlación positiva con la edad del bosque ($r = 0.44$, $P < 0.01$) La segunda explicación esta basada en la alta susceptibilidad de los suelos Alfisoles a modificaciones físicas (OFI/CATIE 2003). Una densidad aparente tan baja, podría estar asociada al efecto de reversibilidad que se produce después de un largo periodo de ausencia de ganado (Reiners *et al* 1994) La comprobación fue realizada en el trópico húmedo, con base en la influencia de una mayor colonización de especies arbóreas e incremento de la densidad de raíces (Castilla 1992 y Torres 1995). Evaluaciones realizadas en el mismo ámbito de estudio, pero con cobertura de *H. rufa* y pastoreo reciente, confirmaron que la densidad aparente realmente incrementó y fluctuaría entre 1.0 gr/cm^3 (media) hasta 1.72 gr/cm^3 (alta) (Agüero y Alvarado 1983; Soudre 2004b).

4.2 Factores que afectan la vegetación secundaria en pasturas abandonadas

La familia botánica Fabaceae-Papilionacea fue la más importante en la zona de estudio por su elevado número de individuos, en esta familia, destacó la especie *L. parviflorus* que representó el 91% de toda la población, seguidas en orden de importancia, por *Pterocarpus michelianus*, *Machaerium kegelii* y *Dalbergia retusa* que coincidentemente son las especies de mayor valor maderable y alto valor comercial (Finegan 1992; Guillén 1993). Las especies mencionadas habrían regenerado casi inmediatamente bajo la sombra de *G. ulmifolia* y *C. alliodora* (Figura 7) y posiblemente llegaron a los pastizales a partir de muy pequeños fragmentos de bosques originales que sobrevivieron a la tala ocurrida años atrás por ubicarse en las partes mas altas e inaccesibles (escarpes o peñas) de la microcuenca del Río Zapotal (González 20048). Aunque los mecanismos de diseminación de estas especies no fueron determinados, se sospecha que una mezcla de agentes diseminadores (aves, mamíferos pequeños y la gravedad) favoreció su llegada a la parte baja de la microcuenca. El caso del relieve escarpado habría facilitado aún más la caída de las semillas a las pasturas adyacentes.

En el caso de la familia Sterculiaceae solamente presentó a la especie *G. ulmifolia* como única representante. Esta especie es diseminada por vertebrados (Hartshorn 1990). Algunas observaciones señalan al “mono araña” como uno de los vertebrados diseminadores en la zona amazónica del Perú (Roosmalen 1985; Trigoso 1990). Aunque es posible que el ganado itinerante (ambulan bajo la sombra del bosque secundario en época de verano) y el mono congo (*Alouatta palliata*) se alimentarían del fruto

de esta especie y habrían ayudado en la diseminación (observación personal). Este último es uno de los más comunes de observar en el territorio (Méndez 2003).

En tercer lugar, la especie *C. alliodora* representó el 93.4% de la familia Boraginaceae. En este caso su dispersión por el viento es bien documentada (Hartshorn 1990; Finegan 1992).

Por lo tanto, es probable que la cercanía de fragmentos de bosque original, el relieve muy quebrado y algunos mecanismos de diseminación propias a la especie habrían favorecido el establecimiento de las tres especies más dominantes en el área de estudio. En bosques templados, por ejemplo, Foster (1992) y Foster *et al.* (1992) demostraron que la composición florística actual podía explicarse, primero, en función del uso históricamente dado a la tierra y, en segundo de las características del suelo y el terreno, incluido el drenaje. Básicamente zonas bajo cobertura de bosque tuvieron una composición totalmente diferente a las que estuvieron cubiertas por pastos (Uhl *et al.* 1988; Foster y Boose 1992; Zimmerman *et al.* 1995).

La carencia de diferencias significativas en la riqueza de especies debido a los factores evaluados en una cronosecuencia tan amplia, podría deberse a que en los últimos años la principal fuente semillera fueron los propios parches bosques secundarios de mayor edad de abandono, ubicados al lado Norte del área de estudio (cabecera de la cuenca), estos habrían promovido la colonización de los bosques de menor edad, ubicados tanto en el lado Sureste, como en el Suroeste. El evento puede haber sido favorecido porque un alto porcentaje de especies de la zona dependen del viento para su dispersión (Finegan y Delgado 2000). Lo anterior coincide con Janzen (1988) quien señala que algunas consecuencias de diseminar por viento serían la colonización rápida solo en aquellos poteros abandonados contiguos a parches de bosque que contengan árboles reproductivos y que la colonización más efectiva se da en el sentido del viento prevaleciente. De esta forma, considerando que en la zona de estudio la dirección del viento prevaleciente es Norte-Sur y basado en la comprobada diseminación por el viento de la especie *C. alliodora*, el haber presentado la mejor frecuencia de distribución en el conjunto de todos los parches de bosques, confirmaría su efectividad colonizadora en el área de estudio. El hecho también es respaldado por Smythe (1970), Sabogal (1992), Finegan (1992) y Finegan y Delgado (2000), cuando se refieren a la importancia de las características propias de especies colonizadoras y sus estrategias de difusión.

Asimismo, la cantidad de especies es similar a lo reportado por Aide *et al.* (2000) y Saldarriaga *et al.* (1988), para bosques secundarios de la zona húmeda. Aunque, tanto la misma riqueza de especies, como la abundancia de individuos fue muy baja (Gentry 1986, Saldarriaga *et al.* 1988; Denslow y Guzmán 2000), en comparación con los reportes obtenidos para el bosque húmedo tropical centroamericano; pero

mas bien muy similares al del bosque seco Guanacasteco (Gentry 1986). Áreas con matriz de pasturas usadas durante largos períodos de tiempo, normalmente, se recuperan más lentamente que otras áreas perturbadas por motivos naturales o humanos (Arnold 1981; Aide *et al* 1995). Este resultado es respaldado por otros trabajos que tienden a ser más reservados en cuanto a generalizar tendencias que plateaban grandes incrementos en la riqueza de las especies conforme incrementa la edad del bosque secundario (Finegan 1997).

El no presentar cambios significativos en los índices de diversidad debido a los factores propuestos, podría deberse a que la presencia de bosques secundarios donde han llegado a dominar un grupo reducido de especies (Acápite 3.2.1) con comportamientos relativamente “similares”. La escasez de especies de árboles aislados remanentes (dejados en pasturas antes del inicio del proceso sucesional), también explicaría la falta de diferencias en la diversidad (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1981). Similares resultados fueron obtenidos en tres bosques de 15, 25 y 25 años de abandono, donde se visualizó aumento en la riqueza de especies, pero ninguna evidencia de diferencias significativas en la diversidad ecológica (de acuerdo con el índice de Simpson); el mismo autor, explica que la falta de cambios se debe a que la gran mayoría de las especies nuevas son representadas por un solo individuo, mientras que los bosques siguen siendo dominados por las mismas especies longevas (Finegan 1997).

Pequeños parches de bosques riparios ubicados en la parte media y alta de esta microcuenca (protegidos por ley), son una fuente adicional de semillas para el área de estudio; sin embargo el incremento de la cacería del venado (observación personal) estaría afectando directamente la dispersión de estas semillas y el ingreso de nuevas especies a los bosques secundarios. La importancia de la distribución de las fuentes semilleras por poblaciones de animales diseminadores de las mismas es explicada por Finegan (1992). El establecimiento de nuevas especies también pudiera afectar en cambios microambientales y hasta en el establecimiento de otras especies en el sitio (Guariguata *et al*. 1995; Herrera 1996)

De los ocho parches de bosque secundario mas diversos, según el índice de α Fisher (Anexo 3) cinco se localizan en el sector Este del área de estudio, son bosques tipo guacimolaurel y no tienen correlación con la edad, por lo cual probablemente fueron favorecidos por una mayor cantidad de pequeños fragmentos de bosque original y/o bosques secundarios de mayor edad que ya estaban ubicados en las zonas escarpadas (peñas) de este lado de la cuenca (poblado de Palmares); el bosque más antiguo en la cronosecuencia (40 años), presentó uso liviano antes del abandono y también fue favorecido por la cercanía de parches de bosque primario, pero en este caso se localiza en el extremo Sureste (cerro “Loros”). De otra parte, el bosque designado con el número 26 (Anexo 3), presentó el menor valor de

α Fisher, se ubica en el lado oeste, tiene 25 años de abandono, presentó intensidad de uso liviano y fue casi completamente dominado por *L. parviflorus*

Por lo mencionado anteriormente, lo que deseamos destacar es que la actual ausencia de cambios significativos tanto en la riqueza y diversidad de las especies en el área de estudio frente a los factores evaluados (uso, edad, bosque), demostraría que serían algunos factores como la lejanía de las fuentes semilleras a la mayor parte de parches evaluados, la particular efectividad colonizadora de las especies dominantes, la condición topográfica de la microcuenca, la escasez de árboles remanentes en pastizales al inicio de la sucesión, la disminución de vectores de dispersión y hasta el reciente incremento de la cacería, los que estarían influyendo en la relativa estabilidad de los valores de riqueza y diversidad.

Se produjo una falta de diferencias significativas en las densidades debido a las categorías de edad, tipo florístico de bosque y uso anterior. Sin embargo, la densidad por bosque varió de 146 a 558 individuos/ha (vegetación, dap \geq 10 cm) entre las edades de 5 a 34 años, esto fue confirmado por la regresión lineal significativa ($P < 0.01$) entre la densidad y la edad (Figura 6). Esta tendencia implicaría que posiblemente la actual cronosecuencia limitó los resultados y que posiblemente en lo posterior surgirían las diferencias esperadas. Los valores estimados de densidad son similares a los obtenidos por Finegan y Guillén (1995) y Ferreira (2001) para bosques secundarios del trópico húmedo centroamericano, pero fueron muy inferiores cuando fueron comparados con los resultados de Guariguata (1999) y Aide *et al* (2000), en el mismo contexto (incluye la vegetación dap \geq 5 cm), probablemente debido al carácter altamente contingente de los bosques secundarios. La carencia de cambios significativos de densidad debido al uso anterior es contraria a lo señalado por Guariguata y Ostertag (2002) y Purata (1986).

De otro lado, el análisis de la distribución de la densidad de las tres especies indicadoras en la cronosecuencia total, permitió visualizar un claro comportamiento de coexistencia entre las asociaciones conformadas por *C. alliodora* y *G. ulmifolia*, muy similares entre sí; así como bosques casi puros de *L. parviflorus* (Figura 7). Algunas de las causas en el comportamiento individualista de estas especies son atribuidas a la competencia y su efecto en los patrones de reclutamiento y mortalidad (Finegan 1997).

La altura total promedio de la vegetación secundaria muestra cambios significativos en relación a la categoría de edad de abandono y categoría de uso. En el primer caso, una tendencia mucho más acelerada fue reportada por Uhl *et al* (1988) al analizar el proceso sucesional después del abandono de pastizales en Para, Brasil, donde encontraron arbustales de 4 años con alturas de 4 a 5 m y bosques secundarios de 8 años con alturas de 7 a 8 m. La tasa de incremento en altura total promedio encontrada

en este estudio también resultó ser muy baja (10 cm/año), en comparación con lo reportado por CATIE (1994) con tasas muy superiores de entre 90 cm y 130 cm/año, en plantaciones de *C. alliodora* de Costa Rica. Una característica del sitio que estaría influenciando negativamente sobre el normal incremento en altura de la vegetación sería la pendiente, esto fue confirmado porque altura total promedio correlacionó negativamente con la pendiente promedio ($r = -0.51$, $P < 0.01$). En el segundo caso, una tendencia similar fue reportada por Uhl *et al.* (1988) al analizar el proceso sucesional después del abandono de pastizales en Para, Brasil, ellos encontraron que a los 8 años, bosques con intensidad de uso alta presentaron altura de dosel de 4 m y cuando el uso fue liviano el bosque alcanzó cerca de 17 m. En Altamira, Amazonía oriental, por ejemplo, Moran *et al.* (1996) observaron que la altura del dosel varió de manera radical en función del tipo de uso dado previamente a la tierra (sembradio y pastizal). Purata (1986), por su parte, encontró, en Veracruz, México, que la duración del periodo de cultivo y no el tipo de actividad, fue el factor que más influyó en la altura del dosel. Sin embargo, la intensidad de la actividad realizada y el tipo de uso se encuentran estrechamente vinculados, por lo que resultaría difícil evaluarlos como factores aislados.

La relativamente baja variación de altura dominante de *L. parviflorus* indicaría que la especie desarrolla un comportamiento más homogéneo, a pesar de la gran diversidad de sitios (mayor tolerancia); en cambio las otras especies indicadoras (*G. ulmifolia* y *C. alliodora*) reflejarían una mayor heterogeneidad de los sitios (Hagglund 1981; Vásquez y Ugalde 1995; Herrera 1996).

En general los valores estimados de área basal son muy inferiores a los reportados por otros estudios en bosques secundarios del trópico húmedo centroamericano (Werner 1984; Grau *et al.* 1997; Finegan y Delgado 2000; Ferreira 2001). A los 25 años los bosques secundarios pueden alcanzar áreas basales de 21 m²/ha (Manta 1988) y hasta 35,5 m²/ha (Chazdon y Coe 1997), lo cual es aproximadamente 40 % más de lo estimado en los bosques del presente estudio. De otro lado, Spittler (2001) encontró valores de área basal similares, pero en bosques secundarios de la zona seca del Norte de Costa Rica que incluyeron vegetación desde los 5 cm dap. Con esto se confirmaría que el valor del área basal de los bosques secundarios de las zonas más húmedas de Costa Rica son mayores que los de las zonas secas del país (Pacheco 1988; Mizrahi *et al.* 1997; Spittler 2001). El área basal promedio también presentó respuestas significativas debido a la intensidad de uso. Similares tendencias fueron reportadas en plantaciones de especies exóticas sobre sitios con usos contrastantes (Vásquez y Ugalde 1995) y también en plantaciones con especies nativas (Butterfield 1995; Soudre *et al.* 2001).

Los resultados del volumen total promedio fueron ligeramente inferiores al de los bosques secundarios de la zona seca del Norte de Costa Rica, incluyen vegetación mayor de 5 cm dap (Spittler 2001). Pero otras investigaciones en bosques secundarios de las zonas húmedas encontraron volúmenes mayores a los estimados en el presente estudio (Fedlmeier 1996; De las Salas *et al.* 1997; Oliveira-Filho *et al.* 1997). El volumen total en plantaciones de especies nativas y exóticas también presentó cambios debido a diferentes usos anteriores (Vásquez y Ugalde 1995; Soudre *et al.* 2001). Adicionalmente, un equivalente en la tasa de recuperación de la biomasa de la vegetación secundaria también varió ampliamente en relación a la intensidad de uso del sitio antes del abandono (Uhl *et al.* 1988).

Como se observó en el Cuadro 8, ninguno de los factores en prueba, ni uso anterior, ni edad, ni tipo de bosque, presentó un efecto significativo sobre el número de individuos por hectárea; sin embargo, la evidente interacción significativa entre la edad de abandono y el tipo de bosque, indicaría que efectivamente ambos intervienen en la expresión final de la densidad de árboles de los bosques y que sus efectos no son independientes uno del otro factor. Otra variable estructural, como el área basal, también estaría influenciada tanto por la edad, como por el uso anterior, a su vez. Involucrar ambas interacciones en la planificación del manejo forestal resultaría de gran implicancia para la productividad de los bosques secundarios. En el caso de bosques secundarios bajo manejo forestal, la línea base tendría que considerar no solo la edad de abandono, como al parecer ya es usual, sino también los antecedentes sobre el uso dado a la tierra antes del abandono sería de mucha importancia.

Al parecer el uso sería uno de los factores que presenta marcada influencia sobre los cambios estructurales de la vegetación. Esto es respaldado por García-Montiel (2002) quien señala que el uso y manejo de la tierra en el pasado podrían ser la causa de la estructura de las diferentes clases de tamaño que presentan ciertas especies en el bosque. El mismo autor afirma que incluir únicamente la acción de las perturbaciones naturales implicaría privar de explicación a la estructura de los bosques. Otros estudios realizados en el bosque de tabonuco, Estación Biológica El Verde, Puerto Rico, muestra que el uso históricamente dado a este bosque creó un mosaico temporal y espacial que se reflejó en la estructura de las principales especies del bosque (García-Montiel 2002).

No hubo cambios significativos en ninguna de las variables estructurales de la vegetación, debido al tipo florístico de bosque. Aunque chapernal presentó el máximo valor de altura total promedio a los 23 años (12.9 m), frente a guacimolaurel que con 31 años solo alcanzó 10.9 m; sin embargo estos valores fueron hasta 50% menores cuando el bosque de guacimolaurel fue comparado con un bosque secundario húmedo Costarricense de 28 años, con abundancia importante de *C. alliodora* y *Vochysia ferruginea* (Herrera 1996).

En cuanto a la distribución del número de individuos por clase diamétrica demostraría que una cantidad suficientemente grande de individuos de las tres especies indicadoras podrían reemplazar en el futuro a la vegetación que sea eliminada por algún proceso natural dentro del rodal (Lamprecht 1990)

5 Conclusiones

En suelos Typic Haplutalfs y con pendientes mayores a 30%, la profundidad del trillo fue la variable más importante en la designación de las categorías de uso anterior, es una observación relativamente fácil y económica de medir, seguidas en orden de importancia, por la pendiente promedio.

La intensidad de uso anterior y la edad de abandono de un sitio tendrían influencia significativa sobre cambios en las variables estructurales de la vegetación secundaria, no obstante el impacto del uso anterior en el valor de estas variables siempre fue relativamente mayor al impacto causado por el factor edad de abandono. No se comprobó que los tipos florísticos de bosque secundario contribuyan en los cambios significativos de las variables de vegetación evaluadas. Otros factores como las evidentes interacciones entre los propios factores evaluados, la distancia a fuentes semilleras, las condiciones del sitio (nivel altitudinal y la pendiente promedio), los mecanismos de colonización y las estrategias de dispersión de las principales especies, también habrían intervenido en la expresión final de estos resultados. Esto demostraría que los factores, por si solos, no garantizarían la visualización de ciertos cambios en las características de vegetación mencionadas.

En general, tanto la riqueza, como la diversidad de los bosques secundarios confirmarían que un número reducido de especies son las que dominaron sobre la sucesión secundaria después del abandono de pasturas con intensidades de uso contrastantes. Esto sería un reflejo de la combinación entre, (1) la casi ausencia de árboles remanentes en expotreros, (2) la presencia de algunos parches de bosque con árboles de *L. parviflorus* ubicados en la parte alta de la cuenca y (3) los propios parches de bosques secundarios de mayor edad de abandono favorecidos por el viento prevaleciente. Aunque muchas de estas especies son típicas de bosques secundarios húmedos tropicales, otras especies, debido a su endemismo restringido al sector seco del pacífico norte de Costa Rica (menos de 500 msnm), se visualizan como una importante reserva genética (por ejemplo, varias especies del género *Lonchocarpus*).

El estudio muestra que los bosques secundarios regenerados sobre una misma matriz de pasturas abandonadas de *Hyparrhenia rufa* sometidas en el pasado a dos niveles contrastantes de uso, son comunidades que presentarían mucha variación estructural. En contraste, la riqueza y diversidad de las especies de los bosques reflejaría un estancamiento a pesar de la relativa amplitud de la cronosecuencia (edad), posiblemente influenciados por factores asociados a la fuerte dominancia de un reducido número de especies.

Consideramos que el modelo estadístico planteado fue el adecuado para identificar con precisión el origen de las diferencias entre variables. También hubiera sido deseable un mayor número de repeticiones.

Debido a la dominancia del núcleo de leguminosas encabezada por la especie *Lonchocarpus parviflorus*, estudios posteriores deberían analizar la importancia de esta especie en la colonización de sitios abandonados y su impacto en la recuperación de las condiciones del suelo.

6 Bibliografía

- Agüero, JM; Alvarado, A. 1983. Compactación y compactabilidad de suelos agrícolas y ganaderos de Guanacaste. *Agronomía Costarricense* 7(1,2): 27-33.
- Aide, TM; Zimmerman, JK; Pascarella, JB; Rivera, L; Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration ecology* 8 (4): 328-338.
- _____ ; Zimmerman, JK; Herrera, L; Rosario, M; Serrano, M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:77-86.
- Alfaro, EA; Alvarado, A; Chaverri, A. 2001. Cambios edáficos asociados a tres etapas sucesionales de bosques tropical seco en Guanacaste, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 25 (1): 7-20.
- Alfaro, M; Rojas, I 1991. Estudio de caso: Sistemas Agroforestales en la Cuenca Superior del Río Nosara, Guanacaste. *In* Sistema Agroforestales. CATIE, Turrialba, Costa Rica. p 278-330.
- Arnold, GW. 1981. Grazing behaviour. *In* animals grazing. F H W Morley (ed). Serie World animal science. Elsevier scientific publishing company. Amsterdam. P 79-104.
- Barrios, CA. 1998. Pastoreo regulado y bostas del ganado como herramientas forestales para protección de arbolitos en potreros. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 93 p.
- Baver, LD; Garner, WH; Gardner, WR. 1973. Física de suelos. Uthea. México. 529 p.

- Bertsch, F. 1987. Manual para interpretar la fertilidad de los suelos de Costa Rica, San José, Escuela de Fitotecnia, Programa de Comunicación Agrícola. Universidad de Costa Rica. 78 p.
- _____. 1995. La fertilidad de los suelos y su manejo. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. San José, Costa Rica. 157 p.
- Boerboom, JH. 1974. Succession studies in the humid tropical lowlands of Surinam. *In* Proceedings, 1st International Congress on Ecology Structure, functioning and management of ecosystems. The Hague, Netherlands. Centre of Agricultural Publishing and Documentation: 343-347.
- Bolaños, R; Watson, V. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según sistemas de clasificación de zonas de vida del mundo de L R Holdrige. 1:200,000. Centro Científico Tropical, Costa Rica.
- Bronw, S; Lugo, A. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American trees in the light of successional processes. *Turrialba*. 15: 40-42.
- Butterfield, R. 1995. Desarrollo de especies forestales en tierras bajas húmedas de Costa Rica. Serie técnica. Informe técnico N° 260. Turrialba, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 41 p.
- Campos, JJ. 1989. Environmental effects on the productivity of *Eucalyptus camaldulensis*, *Leucaena leucocephala* and *Gliricidia sepium* in Central America. Tesis Dr. Phill. Universidad de Oxford. 156 p.
- Castilla, CE. 1992. carbon dynamics in managed tropical pastures: the effect of stocking rate on soil properties and on above-and below-ground carbon inputs. Ph.D. Thesis. Raleigh, NC, North Carolina State University. 175 p.
- Castro, K; González, JA; Mata, AV; Villareal, J. 2001. Evaluación ecológica rápida en el corredor biológico Hojancha-Nandayure, Guanacaste, Costa Rica. Informe de consultaría. San José, Costa Rica. *Sin publicar*.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1994. Laurel (*Cordia alliodora*) especie de uso múltiple en América Central. Serie técnica. Informe técnico N° 239. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 53 p.
- Chazdon, RL; Coe, FG. 1997. Abundance and diversity of useful woody species in second-growth, old-growth and selectively-logged forests of NE Costa Rica. *In* Proceedings of the Conference "Ecology and Management of Tropical Secondary Forest: Science, People, and Policy" held at CATIE. Serie técnica. Reunión técnica N° 4. Turrialba. p 165-190.
- Colwell, R. 1997. Software estimateS statistical estimation of species richness and shared species from samples (disco compacto) version 5. University of Connecticut. USA.
- CORFOGA (Corporación Ganadera Costarricense). 2004. Condición de la actividad ganadera según el censo ganadero nacional 2000. Comisión mixta de sequía. Región Chorotega Plan Estratégico 2002. San José, Costa Rica. Disponible en <http://www.crid.or.cr/digitalizacion/pdf/spa/doc14702/doc14702-b.pdf> Consultado en noviembre 2004.

- Cubero, D; Cubero, Y; Murillo, R. 2002. Software SIDIATI. Sistema de Diagnóstico de Tierras Tropicales (disco compacto), versión 2. San José, Costa Rica.
- _____; Soudre, M. 2004. Estudio de reconocimiento de los suelos del ex-aseñamiento San Roque, Hojancha. Reporte para línea base de tesis de posgrado CATIE Turrialba. 20 p. *Sin publicar*.
- Curtis, J; MacIntosh, R. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological caracteres. *Ecology* 31: 434-450.
- Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Ness) in derived Savanna in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 9:11-23.
- De las Salas, G; García, A; Ayala, A. 1997. Caracterización florística y estructural de tres estados sucesionales del bosque de colinas bajas del Bajo Calima, Colombia. *In* Proceedings of the Conference: "Ecology and Management of Tropical Secondary Forest: Science, People, and Policy" held at CATIE. Serie Técnica, Reuniones Técnicas N° 4, Turrialba. p 109-120.
- Denslow, JS; Guzmán, S. 2000. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science* 11: 201-212.
- Draper, NR; Smith, H. 1998. Applied Regression Analysis. Three edition. John Wiley & Sons. New York, EEUU. 709 p.
- Eichenlaub, M. 2002. Estudio de la regeneración del paisaje en la cuenca del río Nosara, Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Tesis en Manejo de Recursos Naturales. Universidad de Ciencias Aplicadas Wiesbaden, Geinsenheim, Alemania. 67 p.
- Fedlmeier, C. 1996. Sekundärwaldentwicklung auf aufgegebenen Weideflächen im Norden Costa Ricas. Thesis PhD, Forstwiss. Fachbereich, Univ. Göttingen.
- Ferreira, Ch. 2001. Almacenamiento de carbono en bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 98 p.
- Ferry, D; Olsen, R. 1975. Orientation of clay particles as it relates to crusting of Soil Science 120: 367-375.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- _____. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first hundred years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- _____. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques secundarios de las zonas húmedas del trópico americano, recuperación de la biodiversidad y producción sostenible de madera. *In* memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América latina. TCA, GTZ. Pucallpa, Perú. p 106-119.
- _____; Delgado, D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-years-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8(4): 380-393.

- _____; Guillén, L. 1995. La dinámica de los bosques húmedos neotropicales secundarios: resultados de un estudio de 8 años, y sus implicaciones para el manejo forestal. *In* Segunda semana científica CATIE, Turrialba, Costa Rica p 97-99
- Foster, DR. 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology* 80: 753-772.
- _____; Zebryk, T; Schoonmaker, P; Lezberg, A. 1992. Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga Canadensis* (Hemlock) woodlot in central New England. *Journal of Ecology* 80: 773-786.
- Foster, DR; Boose, ER. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in Central New England, USA. *Journal of Ecology* 80: 79-98.
- García-Montiel, 2002. El legado de la actividad humana en los bosques neotropicales contemporáneos. *In* Ecología y conservación de bosques neotropicales. Compiladores Manuel Guariguata y Gustavo Kattan. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. p 97-116.
- Gentry, AH. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó Region plant communities. *Caldasia*. 15(71-75): 71-79.
- Gómez, O. 1993. Estudio semidetallado de suelos del asentamiento San Isidro, Hojanca, Guanacaste. MAG-DPUT, San José, Costa Rica. 58 p.
- Gómez-Pompa, A; Vásquez-Yanes, C. 1981. Sucesional studies of a rain forest in México. *In* Forest succession, concepts and application. Ed. By DC west, HH Shugart, D.B Botkin. Berlin, Alemania. p 246-266.
- Gräfe, W. 1981. Struktur und Dynamikuntersuchungen in jungen Zweitwuchsbeständen der westlichen Llanos Venezuelas. Tesis PhD, Forstwiss. Fachbereich, Universität Göttingen. Alemania.
- Grau, HR; Arturi, MF; Brown, AD; Aceñolaza, PG. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montage forest. *Forest Ecology and Management* 95:161-171.
- Gregersen, K. 1994. Campesinos y el desarrollo forestal: El caso de la región Chorotega en Costa Rica (1985-1992). *Anuario de Estudios Centroamericanos*, Universidad de Costa Rica 20(1):115-132.
- Guariguata, MR; Rheingans, R; Montagnini, F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: Implications for forest restoration. *Restoration Ecology* 3 (4): 252-260.
- _____. 1999. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 124 (2-3): 255-261.
- _____; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. *In* Ecología y conservación de bosques neotropicales. Compiladores Manuel Guariguata y Gustavo Kattan. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. p 591-623.

- Guggenberger, G; Zech, W. 1999. Soil organic matter composition under primary forest, pasture, and secondary forest succession, Región Huetar Norte, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 124: 93-104.
- Guillén, A. 1993. Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la región de Huetar Norte de Costa Rica. Tesis Ing. For. ITCR. Cartago, Costa Rica. 75 p.
- Hagglund, B. 1981. Evaluation of forest site productivity. *Forest abstract* 42(11): 515-527.
- Harris, W. 1971. The soil compaction process. In Barnes KK. Et al. eds. *Compaction of agricultural soils*. Michigan. American Society of Agriculture. P 9-46.
- Hartshorn, G. 1990. Plantas. *In* Historia Natural de Costa Rica. Ed. Janzen, D. Universidad de Chicago. p 118-157.
- Heredia, Y; Kass, D. 1996. Cambios en las propiedades físicas del suelo después de seis años de cultivo en callejones con dos sistemas de labranza. *Agroforestería en las Américas* 3(11): 16-20.
- 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 Mag. Sc. CATIE Turrialba, Costa Rica. 152 p.
- INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad). 2004. Mapa de cobertura de la tierra en el sector Hojancha (disco compacto). Fotos ortorectificadas 1997, 1998 y verificación 2004. Escala 1:40,000. Área de Conservación Tempisque, Costa Rica. Ecomapas. Proyecto TERRA-RECOPE-MINAE.
- INDECA (Ingenieros de Centroamérica Ltda). 2004. Plan regulador del cantón de Hojancha. Diagnóstico y Pronóstico final. Tema ambiental. Reporte de Consultoría para la municipalidad del Cantón de Hojancha. 56 p.
- InfoStat. 2004. Software Estadístico *InfoStat* (disco compacto) versión 2004. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Janzen, D. 1987. El crecimiento y la regeneración de bosque seco natural en el Parque Nacional Santa Rosa. Department of Biology, University of Pennsylvania. Philadelphia, Pennsylvania. 15 p.
- _____. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.
- Kaimowitz, D; Angelsen, A. 2002. Will Livestock Intensification Help Save Latin America's Tropical Forests. Mimeo. 21 p.
- Knight, DH. 1975. An analysis of Late Secondary Succession in Species-Rich Tropical Forest. *In* Ecological Studies Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Golley, F and Medina, E. (Ed) Springer-Verlag, New York.
- 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. ISUG. GTZ. Eschborn, Alemania. 335 p.

- MAG-DGF-FAO-PCRN. 1986. Plan de Manejo Cuenca Superior del Río Nosara. Hojanca, Costa Rica. 280 p.
- MAG-MIRENEM. 1995. Metodología para la determinación de la capacidad de uso de las tierras de Costa Rica. San José, Costa Rica. 59 p.
- Manta, MJ. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la vertiente atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba.
- Mata, R. 1982. Variaciones pedogenéticas en tres secuencias del pacífico seco de Costa Rica, tesis Mag. Sc. UCR, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 147 p.
- McCune, B; Grace, J. 2002. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach, Oregon, USA. 300 p.
- _____; Mefford, M. 1999. Software PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data (disco compacto) versión 4. MjM. Gleneden Beach, Oregon, USA. 237 p.
- Méndez, M. 2003. Biodiversidad de la Reserva Forestal Monte Alto. Reporte de inventario biológico de la Reserva. Fundación Monte Alto. Hojanca, Guanacaste, Costa Rica. 33 p.
- MIRENEM (Ministerio de Recursos Naturales Energía y Minas). 1988. Catastro de las series de precipitaciones medidas en Costa Rica. INM. San José, Costa Rica.
- Mizrahi, A; Ramos, JM; Jiménez-Osornio, J. 1997. Composition, structure and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequem plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 96(3): 273-282.
- Mochiuti, S; Melem, N; Farias, J; Leite, J. 2000. Uso de *Sclerolobium paniculatum* en barbechos mejorados. *Agroforestería en las Américas* 7 (26): 40-42.
- Moran, EF; Packer, A; Brondizzio, E; Tucker, J. 1996. Restoration of vegetation cover in the Eastern Amazon. *Ecological Economics* 18: 41-54.
- OFI-CATIE, 2003. Árboles de Centroamérica. Un manual para extensionistas. Editado por Jesús Corder y David Dossier. Forestry Research programme. 1079 p.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales). 2002. Directrices de la OIMT para la restauración, ordenación y rehabilitación de bosques tropicales secundarios y degradados. Serie políticas forestales N° 13. CIFOR, FAO, UICN, WWF. Japón. 87 p.
- Oliveira-Filho, AT; Mello, JM; Scolforo, JR. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-years period (1987-1992). *Plant Ecology* 131: 45-66.
- Pacheco, A. 1988. Inventario florístico durante la sucesión del bosque tropical seco en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste. Informe de práctica de especialidad, bachillerato Instituto tecnológico de Cartago. 109 p.
- Parrota, JA; Turnbull, JW; Jones, N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.

- Perry, D. 1994. Forest ecosystems. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, US.
- Picado, W. 1994. Programa de incentivo al manejo de bosque secundario en Costa Rica. Selección de áreas piloto y establecimiento de parcelas permanentes en fincas demostrativas en el pacífico seco. Informe de consultoría, AGUADEFOR-CARE. San José, Costa Rica. 17 p.
- Porta, J; López-Acevedo, M; Roquero, C. 1999. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Mundi-Prensa, España. 849 p.
- Purata, SE. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropic in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2: 257-276.
- Reiners, WA; Bouwman, AF; Parsons, WF; Keller, M. 1994. tropical rain forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4: 363-377.
- Roosmalen, MG. 1985. Fruits of the Guianan flora. Utrecht University Wageningen Agricultural University, Holanda. 483 p.
- Ruiz, A. 2002. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas silvopastoriles y competitividad económica en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 111 p.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of vegetation Science* 3: 407-416.
- Salazar, M. 2004. Evaluación de la restauración del paisaje en el Cantón de Hojancha, Guanacaste, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 114 p.
- Saldarriaga, JG; West, DC; Tharp, ML; Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American naturalist* 104: 25-35.
- Soudre, M; Ricse, A; Sabogal, C; Kobayashi, Sh; Guariguata, M; Alegre, J. 2001. Caracterización de sitios degradados y adaptabilidad de especies forestales en el ámbito de Pucallpa, Ucayali. *Revista Forestal del Perú* 24(1,2): 61-83.
- _____. 2004a. Estudio de reconocimiento para la clasificación de tierras según capacidad de uso en San Roque, Hojancha. Reporte para línea base de una tesis de maestría, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 39 p. *Sin publicar*.
- _____. 2004b. Factores que influyen las características químicas y físicas del suelo de pasturas abandonadas en una zona húmeda mesoamericana. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 111 p.
- Spittler, P. 2001. Potencial de manejo de bosques secundarios en la zona seca del Noroeste de Costa Rica. Tesis Doctorado, Universidad de Goettingen, Alemania. 104 p.
- Toledo, JM y Morales, VA. 1979. Establecimiento y manejo de praderas mejoradas en la Amazonia Peruana. *In Producción de pastos en suelos ácidos de los trópicos*. Eds. Tergas, L. y Sánchez, P. CIAT. p 191-210.

- Torres, M. 1995. Características Físicas, Químicas y Biológicas en suelos bajo pasturas de *Brachiaria brizantha* sola y en asocio con *Arachis pintoii* después de cuatro años de pastoreo en el trópico húmedo de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 98 p.
- Trigoso, J. 1990. Manual de los árboles más comunes de bosques secundarios de Pucallpa. Universidad Nacional Agraria la Molina. Lima, Perú. 163 p.
- Uhl, C; Buschbacher, R; Serrao, A. 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia, I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76: 663-681
- _____; Jordan, C. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* 65:1476-1490.
- USDA. 1977. Soil dynamics in tillage and traction. Washington. Agriculture Handbook N° 316. 511 p.
- Vásquez, W; Ugalde, L. 1995. Rendimiento y calidad de sitio para *Gmelina arborea*, *Tectona grandis*, *Bombacopsis quinatum* y *Pinus caribaea*, en Guanacaste. Serie técnica. Informe técnico N° 256. Turrialba, Costa Rica. CATIE 33 p.
- Vieira, IC; Salomao, R; Rosa, N; Nepstad, DC; Roma, JC. 1996. Renascimento da floresta no rastro da agricultura. *Ciencia hoje* 20(119): 38-44.
- Weidelt, HJ. 1969. Struktur und Dynamik von Sekundärwäldern dargestellt an Sukzessionsserien in Brasilien. *Forstarchiv* 40 (7/8): 125-132.
- Werner, P. 1984. Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. *Biotropica* 16(1): 43-50.
- Whitmore, TC. 1984. Tropical rain forest in the Far East. Clarendon Press, UK.
- Zimmerman, JK; Aide, TM; Rosario, M; Serrano, M; Herrera, L. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 65-76.

Artículo II

Factores que influyen las características químicas y físicas del suelo de pasturas abandonadas en una zona húmeda mesoamericana

Resumen

El estudio pretende contribuir al conocimiento sobre la relación entre el uso del suelo y la restauración del mismo durante la sucesión secundaria. El muestreo de los suelos se realizó en 25 parches de bosque secundario regenerados en un paisaje de pasturas abandonadas con dos niveles de uso anterior (liviano y pesado), dos edades de abandono (juvenil e intermedio) y dos tipos florísticos de bosque (*Guazuma_Cordia* y *Lonchocarpus*), el suelo dominante del área de estudio fue Typic Haplustalf. Para el análisis de fertilidad se colectaron muestras compuestas (0-12 cm) en cada parche de bosque, también se determinó la biomasa de hojarasca, densidad aparente y retención de humedad en el suelo. Los tres factores afectaron significativamente varias de las características del suelo. Bosques con uso anterior liviano presentaron 33% más biomasa de hojarasca y 23% más materia orgánica que los de uso pesado. Bosques de edad intermedia presentaron 10% más biomasa de hojarasca y 34% más fósforo que los de edad juvenil. El tipo florístico de bosque afectó en un mayor número de variables de suelo, es decir, chapemales recuperaron 23% más espesor del suelo superficial, 31% más carbono almacenado y 30% más fósforo que en suelos de guacimolaurel y estos últimos presentaron 81% más potasio y 40% más zinc que los chapemales. El fósforo se asocia con los ácidos orgánicos de la hojarasca en descomposición, esto evitaría sus pérdidas al inicio de la colonización de pasturas. El nivel de degradación física impactó sobre el reciclaje de nutrientes y este sobre la productividad de hojarasca y materia orgánica. La particular composición de los bosques afecta la cantidad de carbono almacenado en el suelo; sin embargo, la pendiente del sitio limitaría su almacenamiento neto en el suelo. La profundidad del trillo y la pendiente del sitio son dos potenciales indicadores del nivel de degradación del suelo. La restauración de pasturas abandonadas podría tener mejores posibilidades de éxito si se explota al máximo los procesos y mecanismos de regeneración de las especies nativas del propio paisaje.

Palabras clave: Alfisol, bosque secundario, pasturas abandonadas, reciclaje de nutrientes, especies nativas.

**Factors that influence the chemical and physical characteristics of the soil of abandoned pastures
in a mesoamerican humid zone**

Abstract

This study tries to contribute to the knowledge on the relation between the use of the soil and the restoration of the same during the secondary succession. The sampling of soil was carried in 25 patches of secondary forest regenerated in a landscape of pastures left with two levels of previous use (light and heavy), two ages of abandonment (youthful and intermediate) and two floristic types of forest (*Guazuma_Codia* and *Lonchocarpus*), the dominant soil of the study area was Typic Haplustalf. For the fertility analysis were collected compound samples (0-12 cm) in each patch of forest also assessed the biomass of litter, bulk density and retention of humidity in the soil. The three factors significantly affected several of the characteristics of the ground. Forests with previous light use presented 33% more biomass of litter and 23% more organic matter than those of heavy use. Forests of intermediate age presented 10% more biomass of litter and 34% more phosphorus than those of youthful age. The floristic type of forest affection in a greater number of soil variables, is to say, chapernales recovered 23% more thickness of the superficial soil, 31% more stored carbon and 30% more phosphorus than in soil of guacimolaurel and these last presented 81% more potassium and 40% more zinc than the chapernales. The phosphorus is associated with organic acids of litter in decomposition, this would avoid it at the beginning of the colonization of pastures. The level of physical degradation on the recycling of nutrients and this on the productivity of litter and organic matter. The particular composition of the forests affects the amount of carbon stored in the soil; nevertheless, the slope of the site would limit its net storage in the soil. The depth of beat and the slope of the site are two potentials level indicators of degradation of the soil. The restoration of left pastures could have better possibilities of success if it operates to the maximum the processes and mechanisms of regeneration of the native species of the own landscape.

Key words: Abandoned pasture, Alfisol, native species, previous use, recycling of nutrients, secondary forest.

1 Introducción

En los últimos treinta años, el cambio más importante en el uso de la tierra en América Latina ha sido la conversión de bosques para la siembra de pasturas. Solamente en el periodo entre 1981 y 1990 la región sufrió una pérdida de 75 millones de hectáreas de bosques, de la cual, un alto porcentaje fue para la siembra de pastos (Kaitmowitz 1996). Particularmente en Costa Rica, desde los inicios de 1970 hasta 1988, el país tuvo un crecimiento en 2.2 millones de cabezas, pero disminuyó a 1.3 millones en el año 2000 (CORFOGA 2004). El impacto se tradujo en un descenso de 43.7% en el uso de pasturas y un incremento proporcional del área ocupada por bosques secundarios. Actualmente en Costa Rica, el área cubierta por bosques secundarios se estima en más de 600,000 hectáreas, estos incluirían también los bosques primarios degradados (OIMT 2002).

Las serias pérdidas de las zonas boscosas y la disminución subsiguiente de la materia orgánica, los desequilibrios hídricos, las fuertes pendientes, pero sobre todo el cambio de uso de la tierra de bosques a cultivos con tecnología inadecuada, son algunas de las causas que han promovido la degradación de los suelos (CADETI 1998; Jiménez 1999). El riesgo de degradación del suelo es mayor cuando se hace una ganadería extensiva con pasturas naturales y sobrepastoreadas (ICRAF 1996). La historia de Costa Rica, en cuanto a la recuperación de los recursos naturales y particularmente sus suelos, es similar a la del resto de países latino americanos: carece de datos actualizados y sistematizados. Sin embargo, se reconoce la existencia de un serio proceso de degradación de los suelos en al menos un 10 por ciento de la superficie nacional, especialmente en Guanacaste y el Pacífico Central.

La situación anterior ha dado lugar a nuevas estrategias enfocadas hacia el aumento del valor de los bosques secundarios, a fin de persuadir a mantener estos en forma indefinida como sistemas sostenibles de producción, o al menos demorar su reconversión a otros usos y al mismo tiempo de suministrar servicios ambientales poco reconocidos (Smith *et al.* 1997). Por ejemplo, la tasa de regeneración del suelo en condiciones tropicales varía entre 0,3 y 2 t/ha/año (Pimentel *et al.* 1987). En los ecosistemas naturales, en especial en los bosques tropicales, el ciclaje de nutrientes es muy eficiente. Las pérdidas de estos se equilibran con la adición de elementos procedentes de la atmósfera y por meteorización del material parental del suelo (Fassbender 1993). Un estudio de los bosques secundarios de diferentes edades luego del abandono del sitio (Oxisoles) en la Amazonía colombo-venezolana encontró que el potasio era el nutriente que más rápido se recuperó, seguido del fósforo y el calcio (Saldarriaga 1987). A pesar de que no siempre las tendencias son tan claras, como en este caso, numerosas investigaciones sugerirían que la vegetación secundaria tendría un balance favorable sobre la recuperación de las propiedades físicas y químicas de los suelos degradados en el trópico (Sánchez *et al.* 1995; Muller *et al.*

1992; Stadtmüller 1994; Alfaro *et al.* 2001; Lilienfein *et al.* 2003). Debido a que en la mayoría de los bosques tropicales los nutrientes no se encuentran asociados a los minerales de arcilla, sino a la materia orgánica del suelo (Sánchez *et al.* 1995). Los mecanismos que explicarían esta característica serían los siguientes: (1) adiciones de materia orgánica al ecosistema, (2) fijación biológica de nitrógeno por parte de las especies arbóreas, (3) capacidad de almacenamiento y reciclaje de grandes cantidades de nutrimentos por algunas especies arbóreas, (4) efecto de moderación del microclima por los árboles, (5) la rizósfera de los árboles favorece el reciclaje y la disponibilidad de nutrimentos y (6) la adición vía goteo de nutrimentos acumulados en la superficie de las hojas o por epífitas (Fisher 1990; Perry 1994). La mayor ocurrencia sería en los horizontes superficiales del suelo donde se encuentra la enorme biomasa radical de los árboles (Jordan 1985; Sanford y Cuevas 1996)

La gran variabilidad en el flujo de nutrientes a través del ecosistema durante las diversas etapas de sucesión es una de las causas por la que se desconocen los cambios en las propiedades del suelo conforme el bosque secundario envejece (Montagnini y Jordan 2002). En general, la capacidad del suelo de recuperar todas sus funciones por medio de la sucesión secundaria estaría determinada por el tipo de bosque (Brown y Lugo 1990), el tipo de suelo (Allen 1985, Weaver *et al.* 1987, Neill *et al.* 1997) y el uso anterior (Buschbacher *et al.* 1988, Neill *et al.* 1997). En este último caso, cuando el bosque secundario creció sobre el área de un pastizal, recuperó con más facilidad el carbono del suelo que cuando se originó en un campo agrícola abandonado (Weaver *et al.* 1987; Silver *et al.* 2000). El impacto causado por la maquinaria antes del abandono, también afectaría negativamente el balance de nutrientes del sitio, indirectamente alteraría las propiedades físicas del suelo y perjudicaría la dinámica de la regeneración del bosque (Montagnini y Jordan 2002). También influye en la velocidad de recuperación del área basal (Guariguata y Dupuy 1997).

Cuando las plantas empiezan a colonizar un sitio, entran en juego una serie de procesos en los que la planta y el suelo interactúan para recuperar las funciones de este último. La misma composición inicial de especies podría afectar la disponibilidad de nutrientes y con ello la trayectoria de la sucesión (Vitousek y Walker 1989). De forma inversa, las propiedades del suelo influenciarían en el crecimiento y en la composición florística de la vegetación secundaria misma, por ejemplo, en suelos más fértiles, tales como aquellos derivados de materiales volcánicos, la recuperación de nutrientes puede ocurrir mucho más rápidamente (Montagnini y Jordan 2002). Si al iniciar la sucesión hay abundancia en los nutrientes del suelo, es posible que las especies de crecimiento rápido puedan resultar favorecidas y dominar sobre las etapas más tempranas, debido a que las especies de crecimiento lento tienden a responder en menor grado a la elevada abundancia de recursos (Chapin *et al.* 1986). La recuperación de

atributos estructurales de la vegetación sería función directa del nivel de fertilidad del suelo (Nepstad *et al.* 1990; Moran *et al.* 1996).

La Región del pacífico norte Costarricense fue una de las más afectadas en la conversión de bosque a pasturas para ganadería, este contexto, se eligió como área de estudio a la localidad de San Roque, ubicada al Sureste del Cantón de Hojancha, Guanacaste. Este sector sufrió una gran transformación del paisaje en la década de los 50' para ser convertido a pasturas dedicadas a la ganadería. La intensificación de esta actividad habría generado degradación de los suelos por limitaciones por pendiente y profundidad efectiva, que sumado a la precipitación y altas temperaturas, posiblemente, restringieron la capacidad productiva en aquel entonces (Soudre 2004a). Sin embargo, el abandono del cual fue motivo, en los últimos 23 años, se reflejó en la reconversión de pastizales a bosque secundario de diferentes edades de desarrollo, este ultimo incrementó en 72.5% del área de estudio, a partir de una gran matriz de pasturas de *Hyparrhenia rufa* de similar superficie (INBIO 2004). La presente investigación tiene por objetivo principal contribuir al conocimiento sobre la relación entre el uso del suelo y la restauración del mismo durante la sucesión secundaria en los bosques húmedos tropicales de Costa Rica

Como objetivos específicos se propone:

Primero, determinar las propiedades físicas y químicas de los suelos bajo el bosque secundario regenerado en pasturas después de una determinada edad de abandono.

Así como establecer las relaciones entre las mencionadas características del suelo, con la categoría de uso anterior y el tipo florístico de bosque secundario de una determinada edad de abandono.

Se probarán las siguientes hipótesis:

Las propiedades físicas y químicas de los suelos no son afectadas por las categorías de uso anterior al abandono.

Las propiedades físicas y químicas de los suelos no son afectadas por el tipo florístico de bosque a una determinada edad de abandono de la sucesión secundaria.

2 Materiales y métodos

2.1 Ubicación del área de estudio

El estudio se desarrollo en el ámbito del ex-asentamiento San Roque, distrito de Monte Romo, a 16 kilómetros al Sureste de la ciudad de Hojancha, en el cantón del mismo nombre, provincia de Guanacaste, Costa Rica; pertenece al área de conservación Tempisque y forma parte del Corredor Biológico Hojancha-Nandayure. El área de estudio se localiza entre las coordenadas 09°55' y 09°58' latitud norte y 85°22' y 85°23' longitud oeste, tiene una superficie de 2,760 ha, un 25% más de la extensión de la microcuenca del Río Zapotal (Figura 1).

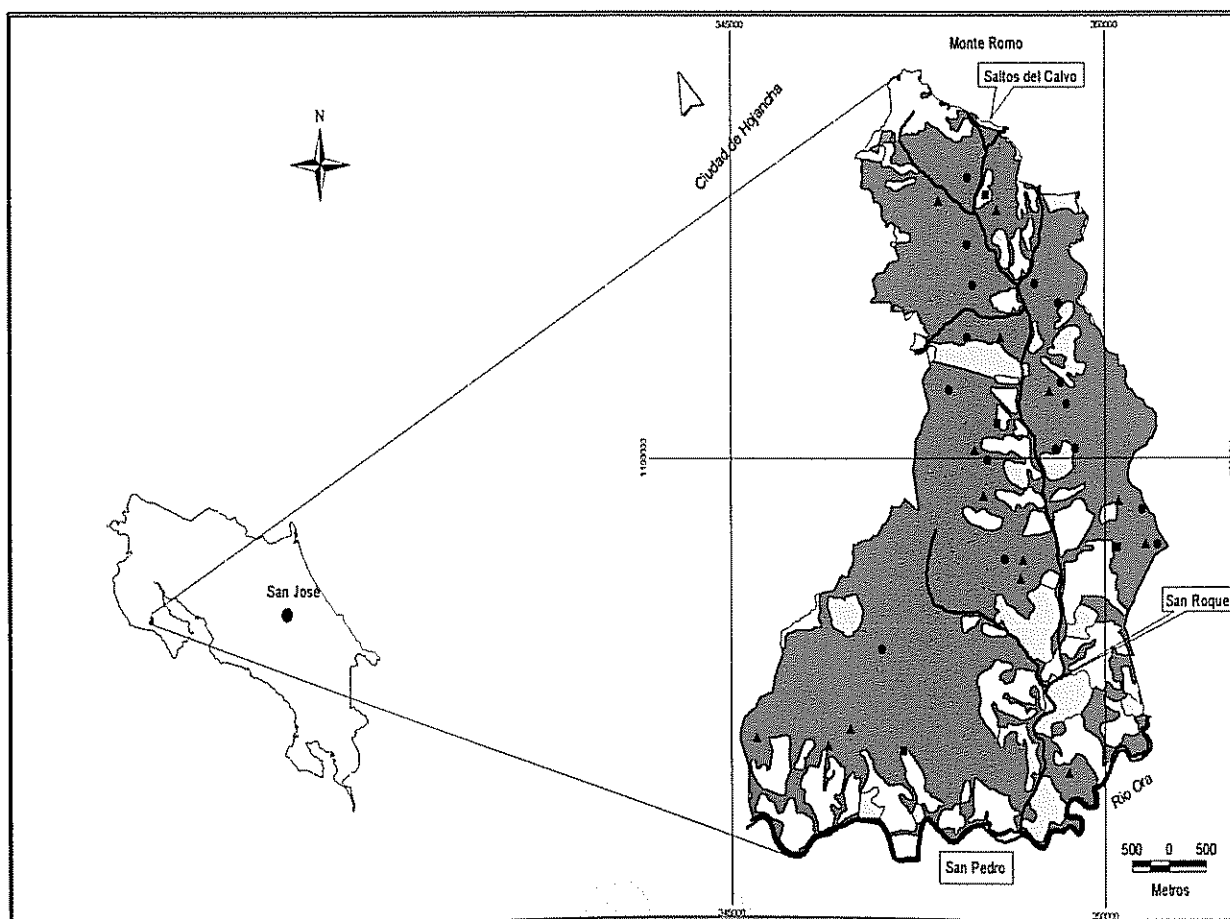


Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de sitios de muestreo por categoría de edad de abandono (cuadrado: pastos/0 años, triángulo: bosques ≤ 18 años, círculo: bosques > 18 años). Representación de cobertura actual (negro: bosque secundario; blanco: pastura; gris: plantación; otros usos: gris punteado).

2.2 Descripción del sitio

Según MIRENEM (1988) la temperatura promedio anual es de 27.2°C y la precipitación promedio anual de 2,232 mm. El 94% de la precipitación total se distribuye de mayo a noviembre y lo restante en el período seco de diciembre a abril. En general la precipitación supera a la evapotranspiración. La zona de vida corresponde a bosque húmedo tropical (bh-T) (Bolaños y Watson 1993).

El 88% de la superficie total del área de estudio es suelo Alfisol (Typic Haplustalf) y se ubican en la porción media de la microcuenca del Río Zapotal (200 y 450 msnm). Estos suelos son de buena fertilidad, son poco profundos, tienen buen drenaje, son ligeramente pedregosos y de textura media a moderadamente fina (Cubero y Soudre 2004). Son suelos muy susceptibles a cambios importantes en las propiedades físicas, erosión por escorrentía superficial y estrés hídrico durante la época seca (OFI/CATIE 2003). El 12% restante de la superficie total del área correspondería a suelos influenciados por ambas márgenes de la ribera del Río Zapotal, los cuales fueron excluidos del estudio. El ámbito de estudio se encuentra dentro de la morfología serranías y planicie alta de erosión (MAG *et al.* 1986). En general el relieve es fuertemente ondulado, donde la pendiente media de 53% (Figura 2).

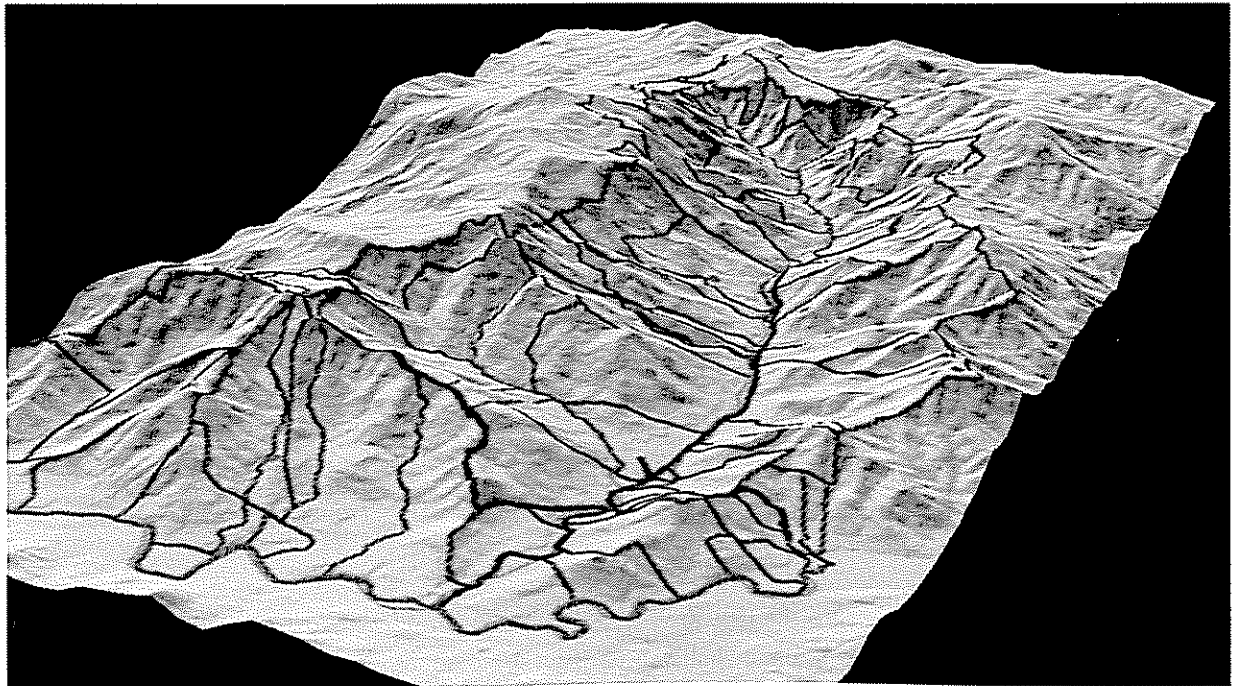


Figura 2. Distribución de parches de bosque secundario y de pasturas activas en un paisaje donde el 80% de los parches se ubican en pendientes superiores al 30% (azul: río y quebradas; rojo: parches; líneas negras: linderos de finca).

Según la capacidad de uso de las tierras el 54% del área de estudio presenta aptitud forestal, debido a fuertes limitaciones por pendiente y en algunos casos la profundidad efectiva. El 28.4% de la superficie total fue clase VIII, 8.6% clase VII, 15.8% clase VI y 1.2% clase V (Soudre 2004a). El patrón coincide con lo reportado por Gómez (1993), en la localidad vecina de San Isidro. Esto permitiría suponer, que en el pasado, el recurso suelo se vino degradando por acciones ligadas a la deforestación de los sectores más montañosos; sin embargo, el abandono del cual fue motivo, posiblemente haya detenido esta tendencia.

Históricamente fue el lugar donde desde inicios de 1950 y tras tres décadas consecutivas de uso agropecuario cerca del 75% del área presentaba cobertura de pasturas de *Hyparrhenia rufa* (Jaragua). Luego, en los últimos 20 años se fueron abandonados progresivamente. Actualmente, de acuerdo con el mapa de coberturas del área de estudio (INBIO 2004), coexisten un 8.8% de superficie en forma de plantaciones forestales, 18.2% de pasturas y 72.5% de vegetación en diferentes fases de desarrollo secundario (Figura 1). Las especies arbóreas que predominan en esta área provienen de una mezcla de bosques en edades sucesionales iniciales y bosques maduros remanentes (Castro *et al.* 2001).

2.3 Tipología de los factores en estudio

Un estudio recientemente desarrollado por Soudre (2004b), en la misma área de estudio, permitiría diferenciar categorías o niveles de los siguientes tres factores en prueba.

Para determinar la edad de abandono de los bosques secundarios, se utilizó tanto encuestas georeferenciadas, como entrevistas a informantes claves y conteo de anillos de crecimiento de árboles. El resultado de cada procedimiento fue confirmativo, entre sí. Se determinó que la edad de 30 parches de bosques secundarios fluctuó entre los 5 y 40 años. Luego, considerando la distribución general en los datos, se decidió establecer dos categorías de edad de bosque: juvenil (≤ 18 años) e intermedia (> 18 años).

Para determinar el uso anterior de los bosques secundarios, se utilizó la información de las mismas encuestas e informantes claves, pero consultando detalladamente acerca del uso referenciado al lugar donde antes hubo pasturas y ahora está presente cada uno de los 30 parches de bosque secundario. Para la categorización del uso anterior se empleó la técnica de análisis multivariado (componentes principales y conglomerados). El resultado permitiría reconocer que 16 bosques tuvieron uso anterior liviano y los 14 restantes con uso anterior pesado.

Por último, para diferenciar las agrupaciones naturales de bosque secundario debido a su composición florística se usaron técnicas de clasificación y ordenamiento de los bosques. Primero se empleó el análisis de conglomerados, después el análisis de especies indicadoras y finalmente la ordenación *Nonmetric Multidimensional Scaling* (NMS). Los tres procedimientos fueron consecutivos y se realizaron con el software PC-ORD (McCune y Mefford 1999), a partir de una matriz que relaciona el valor de índice de importancia ecológica (Curtis y MacIntosh 1950) de las especies con cada uno de los 30 parches de bosques. El resultado permitió definir la presencia de dos tipos de bosque secundario y el patrón de composición de ambos, el primero fue el bosque tipo “guacimolaurel” dominado por las especies *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora*; y el otro fue el bosque “chapernal” con dominancia de la especie *Lonchocarpus parviflorus*.

2.4 Muestreo de pasturas

Adicionalmente se seleccionaron cuatro parches de pasturas activas. La superficie promedio fue de 4.3 hectáreas por parche. La Figura 1 ilustraría una adecuada distribución de estos parches en el ámbito del área de estudio. En cada pastura se analizó la composición florística mediante el método “botanal” (Tothill *et al.* 1992). Estimando el porcentaje de cobertura de cada especie botánica en parcelitas de 1 m x 1 m de superficie. Se procuró la evaluación de hasta 40 parcelitas con distribución aleatoria al interior de cada parche. La finalidad de incluir pasturas fue la de realizar comparaciones relativas a las propiedades del suelo procedente de bosques secundarios y referenciar el nivel de degradación de los suelos cuando estos eran potreros, antes de su abandono. La información no fue incluida en el modelo factorial debido a que estadísticamente no presentaron combinaciones balanceadas de niveles y factores. El Cuadro 1 ilustra la relativa uniformidad biofísica de las pasturas evaluadas.

Cuadro 1. Código de parche de pastura y descripción de sitio de acuerdo con tipología⁹

Pastura (código)	Área aprox del parche (ha)	Período de pastoreo (años)	Categoría de uso ¹⁰	Composición ¹¹	Pendiente promedio (%)
WV-II	4	44	Liviano	Jaragua	15
VM-III	5	46	Liviano	Jaragua	37
AM	4	30	Liviano	Jaragua	33
AA-II	4.5	21	Liviano	Jaragua	37

⁹ Las características de las tipologías empleadas se detallan en el Acápite 2.3

¹⁰ Categoría de uso, con base en información de encuestas y análisis multivariado de las variables cuantitativas de uso anterior

¹¹ Las pasturas estuvieron dominadas en promedio por un 96% de cobertura de Jaragua (*Hyparrhenia rufa*)

2.5 Muestreo de suelos

2.5.1 Reconocimiento de suelos

Antes del muestreo propiamente dicho se realizó un reconocimiento preliminar de los suelos en el área de estudio, de esta manera se procuró que las parcelas de vegetación estén ubicadas en un mismo tipo de suelo. Para ello se realizaron barrenadas simples, registrando información visual del grado de definición de los dos primeros horizontes del perfil, textura, color, presencia de moteaduras y profundidad efectiva. Se evitó zonas de mal drenaje o cercanía a quebradas y ríos. La identificación de posibles unidades de suelo divergentes fue basada en la relativa homogeneidad de las variables mencionadas dentro de un mismo sector identificado.

2.5.2 Colecta de muestras

El muestreo de los suelos se realizó en 25 de los 30 parches de bosque evaluados en el estudio de vegetación secundaria (Soudre 2004b), además se muestreo suelos en cuatro parches de pasturas activas. La operación se realizó al inicio de la época lluviosa (junio). En el primer caso, de una secuencia de tres parcelas temporales instaladas para evaluar la vegetación secundaria, se eligió solo a la parcela central para realizar el muestreo de suelos. En el segundo caso, el muestreo se realizó en el sector central del parche de pastura (interior de un cuadrante imaginario de 50 m x 50 m), procurando abarcar el ámbito donde se muestreó la cobertura de pasto.

En ambos casos, para el estudio de fertilidad se recolectaron cinco pseudoreplicas o submuestras de suelo distribuidas equidistantemente dentro de la parcela, a una profundidad de 0-12 cm. De su mezcla y homogeneización se obtuvo una muestra compuesta para cada uno de los 29 sitios. Se muestreó al interior de los parches en puntos que pudieran semejar, lo más fielmente posible, las condiciones naturales de fertilidad. La densidad aparente fue determinada por el método del "cilindro de volumen conocido" (5.1 cm de altura x 5 cm de diámetro interno) en muestras sin disturbar (MacDicken 1997). La textura se determinó por el método granulométrico. Para el caso de la retención de humedad se empleó el método de la olla y membrana presión (Forsythe 1985), a partir de muestras de suelo tomadas con anillos metálicos (1 cm de altura y 4.85 cm de diámetro interno), las muestras fueron saturadas por 48 horas y luego se extrajo el agua a presiones de 0.33 y 15 bares, se secó en estufa y pesó. El porcentaje de agua disponible para las plantas se determinó por diferencia aritmética entre los valores de retención de humedad a 0.33 bares y 15 bares. Para la biomasa total de hojarasca "fresca" se colectó el mantillo (cuyos componentes fueron la hojarasca gruesa, fina y ramas secas caídas sobre el suelo) al interior de

un marco de 0.5 m x 0.5 m, toda la hojarasca obtenida fue pesada y se procedió a obtener una submuestra representativa (por ejemplo, lo que quepa en una mano), fueron colocadas en bolsas de papel pesadas e identificadas, luego se secó en estufa hasta obtener el peso seco constante (Márquez 2000; Arévalo *et al.* 2003).

La determinación del contenido de carbono orgánico en el suelo se obtuvo a partir del porcentaje de materia orgánica de cada muestra multiplicándola por la constante de transformación 0.58 (Kass 1998). El cálculo del carbono almacenado en el suelo superficial se determinó a partir de los valores del porcentaje de carbono orgánico del suelo, la densidad aparente de cada bosque y la profundidad del horizonte superficial. Para tal efecto se utilizó la siguiente fórmula, $C_s = CC * D_a * P * 100$; donde: C_s = carbono almacenado en el suelo (t/ha); CC = contenido de carbono orgánico (%); D_a = densidad aparente (g/cm^3); P = profundidad neta del horizonte superficial, el valor resultante fue multiplicado por 100 para su conversión a toneladas por hectárea, adaptado de Márquez (2000), Ruiz (2002) y Arévalo *et al.* (2003). Finalmente, se describió los horizontes del suelo en cada bosque, a partir de calicatas de 30 cm x 30 cm x 30 cm, se registró la profundidad del horizonte superficial (espacio entre la superficie hasta el límite de cambio con el siguiente horizonte), color, textura al tacto, proporción de raíces y la presencia de manchas que pudieran revelar alguna condición particular del suelo. Además se levantó información sobre la erosión superficial, pedregosidad superficial, pendiente, profundidad efectiva (MAG-MIRENEM 1995)

2.6 Análisis de laboratorio

El análisis físico y químico siguió los métodos de rutina del laboratorio de suelos del CATIE. Para la capacidad de intercambio catiónico (CIC) se extrajeron bases con acetato de Amonio (NH_4 , OAC) 1N, pH 7 y se midieron por lectura de absorción atómica para calcio (Ca), magnesio (Mg), potasio (K) y sodio (Na) (extracción con NaCl 10%, pH 2.5 y destilación de amonio). La materia orgánica se determinó por combustión con equipo analizador de C total Thermofinigan. El Ca, Mg, K y acidez extractable se determinaron usando cloruro de potasio (KCl) 1N como extractor. El pH se determinó en agua. Para determinar la fertilidad actual se realizó la extracción de potasio, fósforo (P), cobre (Cu), zinc (Zn), manganeso (Mn) y hierro (Fe), mediante solución Olsen modificada pH 8.5.

2.7 Procesamiento de información

El reconocimiento previo de la variabilidad total de los datos obtenidos para cada variable de suelo permitió determinar que cerca de la mitad de estas deberían ser transformadas a rangos aritméticos (RANG_) para superar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. De esta forma quedarían expeditas para el análisis estadístico posterior. El objetivo se logró en el cien por ciento de los casos, incluso en dos de las variables transformadas se presentó diferencias significativas bajo este procedimiento.

Para el análisis de los resultados se establecieron intervalos de confianza y estadísticas descriptivas para cada variable de suelo. Se probaron las diferencias significativas entre cada una de las variables debido a categorías de los factores en estudio, así como sus interacciones mediante el análisis de varianza ANOVA y aplicación de prueba de comparación LSD Fisher con $P = 0.05$. Se empleó un modelo matemático trifactorial, donde el primer factor fue el uso anterior con niveles, liviano (1) y pesado (2); el segundo fue la edad de abandono con bosques juveniles (1) y intermedios (2); y el tercero, los dos tipos florísticos de bosques con guacimolaurel (1) y chapernal (2). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con el software InfoStat (2004).

Para conocer el comportamiento entre las variables de suelo con algunas de las variables de los factores estudiados se determinaron las relaciones significativas ($P = 0.05$), empleando el análisis de correlación de Pearson. Además, con el análisis de regresión lineal fueron exploradas las relaciones funcionales entre algunas variables dependientes y la edad de abandono (regresora), para medir la eficacia de la capacidad predictiva de los modelos propuestos se usó al coeficiente de determinación R^2 (InfoStat, 2004).

3 Resultados

3.1 Suelo en bosque secundario

El 88% de la superficie total del área de estudio es suelo Alfisol (Typic Haplustalf) y se ubican en la porción media de la microcuenca del Río Zapotal (200 y 450 msnm). La proporción de arcilla es optima en la superficie, pero arcillosa en el subsuelo (Gómez 1993). La presencia de este horizonte subsuperficial enriquecido con arcilla iluviada de tonalidad rojiza, fue el principal criterio para clasificar estos suelos dentro del orden mencionado. Estos suelos son de buena fertilidad, son poco profundos, tienen buen drenaje, son ligeramente pedregosos y de textura media a moderadamente fina (Cubero y Soudre 2004). El 12% restante de la superficie total del área correspondería a suelos influenciados por ambas márgenes de la ribera del río zapotal, los cuales fueron excluidos del estudio.

El material parental pertenece al “complejo de Nicoya”, se componen por rocas ígneas intrusivas (basalto) y sedimentarias (lutitas y calizas silíceas), debido a la meteorización de este mismo material el promedio de bases cambiables es alto, posiblemente favorables para la vegetación. También son ricos en aluminio, sílice, sodio y hierro (Agüero y Alvarado 1983; MAG *et al.* 1986; Alfaro y Rojas 1991; Gómez 1993).

Con base en la interpretación de los resultados del Cuadro 2 y según la escala empleada por Bertsch (1987), los suelos presentan fertilidad natural alta, pH cercano a la neutralidad, altos contenidos de calcio y magnesio, pero contenido medio en potasio, lo cual coincide con la información proporcionada por Daubenmire (1972), en los suelos de bosque guanacasteco. El nivel del fósforo es crítico y la acidez baja, muy similar a lo reportado por Mata (1982), Bertsch (1995) y Alfaro *et al.* (2001). La cantidad promedio de carbono almacenado en el suelo superficial (0 - 12) fue muy inferior a lo reportado por Ferreira (2001) y Ruiz (2002), aunque el porcentaje de materia orgánica es alto en la mayoría de sitios. Los valores de agua disponible para las plantas en el suelo van de moderados a óptimos. El valor de la densidad aparente promedio encontrado en estos suelos es muy baja (0.84 gr/cm^3) (Bertsch 1987).

Cuadro 2. Valor promedio (mínimo - máximo) de las propiedades químicas y físicas del suelo (0 - 12 cm) por tipo de cobertura DS, desviación estándar

Variables observadas	Tipo de cobertura			
	Bosques secundarios (n = 25)		Pasturas (n = 4)	
	Promedio (rango)	DS	Promedio (rango)	DS
Horizonte superficial (cm)	12.5 (7 - 18)	2.8	7.2 (6 - 9)	1.2
Biomasa de hojarasca (t/ha)	11.5 (6.7 - 16.5)	2.6	5.3 (4.4 - 7.2)	1.3
CIC (cmol/l)	50.6 (31.4 - 60.9)	7.6	36.7 (31.2 - 45.4)	6.3
Calcio (cmol/l)	31.8 (15.9 - 44.6)	7.6	16.1 (11.1 - 22.8)	5.0
Magnesio (cmol/l)	11.3 (5.6 - 19.5)	4.1	6.1 (3.4 - 8.5)	2.1
Potasio (cmol/l)	0.3 (0.09 - 0.95)	0.2	0.3 (0.1 - 0.6)	0.2
Sodio (cmol/l)	0.17 (0.05 - 0.75)	0.1	0.08 (0.04 - 0.14)	0.04
Saturación de bases (%)	84.8 (59.8 - 100)	10.2	60.6 (47.4 - 70.1)	10.9
pH en agua	6.3 (5.9 - 7.0)	0.3	5.8 (5.6 - 6.1)	0.21
Acidez intercambiable (cmol/l)	0.08 (0.05 - 0.16)	0.0	0.14 (0.09 - 0.2)	0.05
Suma bases (cmol/l)	29.9 (13.2 - 39.1)	6.4	17.8 (11.4 - 26.8)	7.0
Fósforo (mg/l)	1.21 (0.7 - 2.2)	0.4	1.28 (0.9 - 2.1)	0.5
Cobre (mg/l)	6.3 (1.2 - 28.1)	5.9	17.8 (12.8 - 31.6)	9.2
Zinc (mg/l)	1.6 (0.4 - 5.4)	1.3	3.6 (1.5 - 5.1)	1.7
Manganeso (mg/l)	16.1 (4.0 - 42)	10.4	24.7 (11 - 40)	13.2
Hierro (mg/l)	25.8 (8.0 - 138)	27.2	113.3 (63 - 227)	76.3
Materia orgánica (%)	8.5 (4.8 - 14)	2.4	6.9 (4.2 - 8.8)	2.2
Carbono almacenado (t/ha)	49.9 (26.9 - 101)	16.7	29.0 (18.1 - 43)	5.7
Densidad aparente (gr/cm ³)	0.84 (0.6 - 1.04)	0.1	1 (0.92 - 1.06)	0.07
Retención humedad 0.33 bar (%)	47.9 (32.2 - 66.3)	6.1	52.8 (50 - 55.1)	2.2
Retención humedad 15 bar (%)	39.2 (25.8 - 54.3)	5.3	41.5 (36.2 - 44.80)	3.7
Agua disponible (%)	8.7 (0.8 - 18.7)	4.3	11.38 (7.6 - 13.8)	2.8
Arena (%)	36.7 (23.2 - 51.2)	7.2	33.0 (24.8 - 40)	6.8
Limo (%)	35.2 (29.6 - 39.6)	3.2	34.5 (31.6 - 37.6)	2.5
Arcilla (%)	28.1 (15.20 - 40.80)	6.3	32.5 (25.6 - 41.6)	7.1

3.2 El suelo en pasturas

La pérdida de cerca del 75% del horizonte superficial; la disminución relativa de la fertilidad natural (Buschbacher *et al.* 1988; Bettoni 1996; Alfaro *et al.* 2001; Lilienfein *et al.* 2003); y una merma tanto de la biomasa de hojarasca, como del calcio y magnesio en cerca del 100%, en cada caso, son las pérdidas más destacables al cambiar de bosque secundario a pastura. El resultado del cuadro 2 también ilustra la disminución del 68% en la suma de bases, el 38% en la capacidad de intercambio catiónico, seguido por una baja del 23% en el contenido de la materia orgánica. Aún cuando en este último caso el nivel se mantuvo alto (Bertsch 1987), el descenso podría atribuirse a una mayor tasa de mineralización de los compuestos orgánicos al elevarse la temperatura del suelo de pasturas (Jonson y Wedin 1997). Una tendencia inversa, al de los casos anteriores, se presentó en la acidez intercambiable, esta aumentó en 75%, pero no llegó a presentar un nivel crítico (Bertsch 1987). La acción de este proceso de acidificación sería evidente y progresiva por efectos de lavado. La topografía también podría influenciar en este resultado (Bettoni 1996). Tanto el manganeso, como el zinc, el cobre y el hierro, aumentaron en 53.5%, 125%, 182.5% y 339%, respectivamente, con claras tendencias a la toxicidad. Las mismas tendencias fueron observadas por Johnson y Wedin (1997), bajo cobertura de pastos. El nivel de carbono almacenado en el suelo es similar al que se reportó para suelos degradados por mucho uso (Márquez 2000). El agua disponible presentó una respuesta contraria a lo que podría esperarse Lal (1989). Particularmente un nutriente tan importante como el fósforo mantuvo su nivel crítico original (Bertsch 1987).

3.3 Efecto del uso anterior sobre la condición del suelo

De las variables evaluadas, tanto la biomasa de hojarasca sobre el suelo, como la materia orgánica en el suelo presentaron diferencias significativas ($P < 0.01$; $P < 0.05$, respectivamente) debido a las categorías de uso anterior (Cuadro 3). En el primer caso, bosques con uso anterior liviano presentaron 33% más biomasa de hojarasca que los bosques con uso pesado. En el segundo caso, el análisis reveló un 23% más materia orgánica en bosques con uso liviano frente a bosques con uso pesado.

Cuadro 3. Valor promedio de las variables de suelo que presentaron diferencias* debido al uso anterior. Bh, biomasa de hojarasca (t/ha); Mo, materia orgánica (%) Prueba de comparación LSD Fisher

Variable	Categorías de uso anterior		<i>p</i> -valor
	liviano	pesado	
Bh	12.72 a	9.58 b	0.0022
Mo	9.06 a	7.39 b	0.0417

*El cambio significativo en el valor de las variables se observa entre columnas

De otro lado, no se observaron cambios significativos ni en el porcentaje de arena y ni en el de limo en el suelo debido a los factores en prueba. Sin embargo, la interacción significativa visualizada en la Figura 3, entre el uso anterior y la edad de abandono de los bosques para las variables mencionadas indicaría que ambos factores influirían en la distribución de partículas que componen la textura del suelo. En el primer caso, el porcentaje de arena en el suelo presentó interacción significativa ($P < 0.05$) entre las categorías de edad de abandono y las categorías de uso anterior, es decir, bosques con uso pesado tuvieron más porcentaje de arena en bosques de edad juvenil, pero en bosques con uso liviano y de edad juvenil el porcentaje de arena disminuyó. En el segundo caso, el porcentaje de limo en el suelo también presentó interacción significativa ($P < 0.05$) entre la de edad y el uso anterior, en este caso, bosques con uso pesado tuvieron más porcentaje de limo en bosques de edad intermedia, pero en bosques con uso liviano y edad intermedia el porcentaje de limo disminuyó

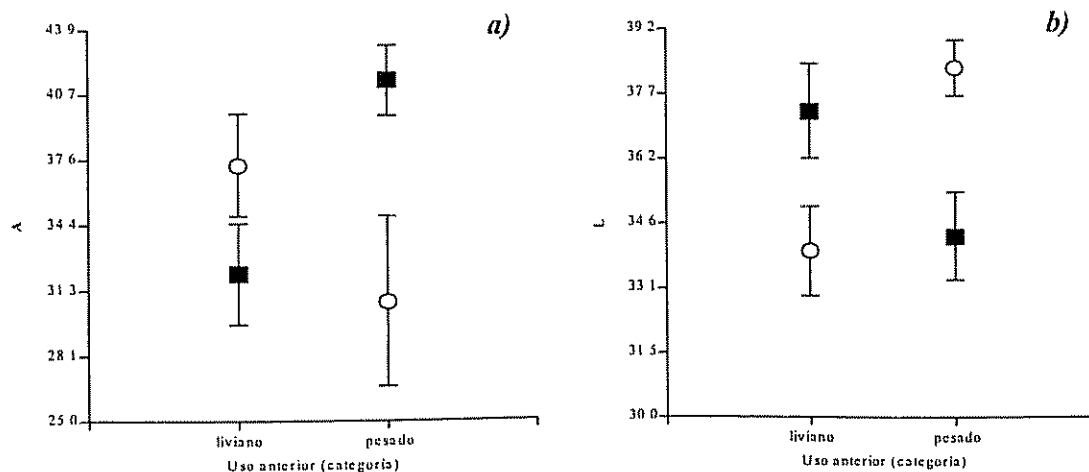


Figura 3 Valor medio del porcentaje de a) arena y b) limo por efecto de la edad de abandono y el uso anterior. Bosque de edad juvenil (cuadrado cerrado) y bosque de edad intermedia (círculo abierto). Los segmentos representan el error estándar.

3.4 Efecto de la edad de abandono sobre la condición del suelo

De las variables evaluadas, tanto la biomasa de hojarasca, como el fósforo en el suelo presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$; $P < 0.05$, respectivamente) debido a las categorías de edad de abandono (Cuadro 4). Bosques de edad intermedia presentaron 10% más biomasa de hojarasca que los bosques de edad juvenil. En el caso del fósforo, el análisis reveló que bosques de edad intermedia tuvieron 34% más fósforo que bosques de edad juvenil.

Cuadro 4 Valor promedio de las variables de suelo que presentaron diferencias* debido a la edad de abandono de los bosques. Bh, biomasa de hojarasca (t/ha); P¹², fósforo. Prueba de comparación LSD Fisher

Variable	Categorías de edad de abandono		p-valor
	juvenil	intermedia	
Bh	10.94 a	11.95 b	0.0414
P ¹²	9.47 a	15.98 b	0.0312

* El cambio significativo en el valor de las variables se observa entre columnas

3.5 Efecto de la composición del bosque sobre la condición del suelo

De todas las variables de suelo evaluadas, el espesor del horizonte superficial, la cantidad de carbono almacenado en el suelo, el nivel de fósforo, el potasio intercambiable y el microelemento zinc presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$) debido a la composición o tipo florístico de los bosques secundarios (Cuadro 5). Los bosques de chaparral recuperaron 23% más espesor del suelo superficial, 31% más carbono almacenado y 30% más fósforo que en los suelos de guacimolaurel. La tendencia general asociada a los bosques con particular dominancia de *Lonchocarpus parviflorus* podría haber sido influenciada por el mayor contenido de materia orgánica en sus suelos, como analizaremos más adelante. Con el resto de variables, la tendencia fue inversa, los bosques de guacimolaurel presentaron 81% más potasio y 40% más zinc que en bosques de chaparral.

¹² Valor del rango de transformación para la variable respuesta

Cuadro 5 Valor promedio de las variables de suelo que presentaron diferencias* debido al tipo florístico de los bosques secundarios. Hz, horizonte superficial (cm); Cs, carbono almacenado (t/ha); P¹², fósforo; K, potasio (cmol/l); Zn¹², zinc. Prueba de comparación LSD Fisher

Variable	Tipos florísticos de bosque		<i>p</i> -valor
	Guácimolaurel	chapernal	
Hz	11.75 a	14.44 b	0.0479
Cs	43.43 a	57.09 b	0.0388
P ¹²	9.15 a	14.60 b	0.0498
K	0.40 a	0.22 b	0.0423
Zn ¹²	14.74 a	8.11 b	0.0306

* El cambio significativo en el valor de las variables se observa entre columnas

El análisis de regresión lineal reportó significancia estadística ($P < 0.05$) entre la edad de abandono y algunas variables dependientes (biomasa de hojarasca, materia orgánica, fósforo y potasio), cuando fueron incluidas en el modelo. Se obtuvieron las siguientes graficas:

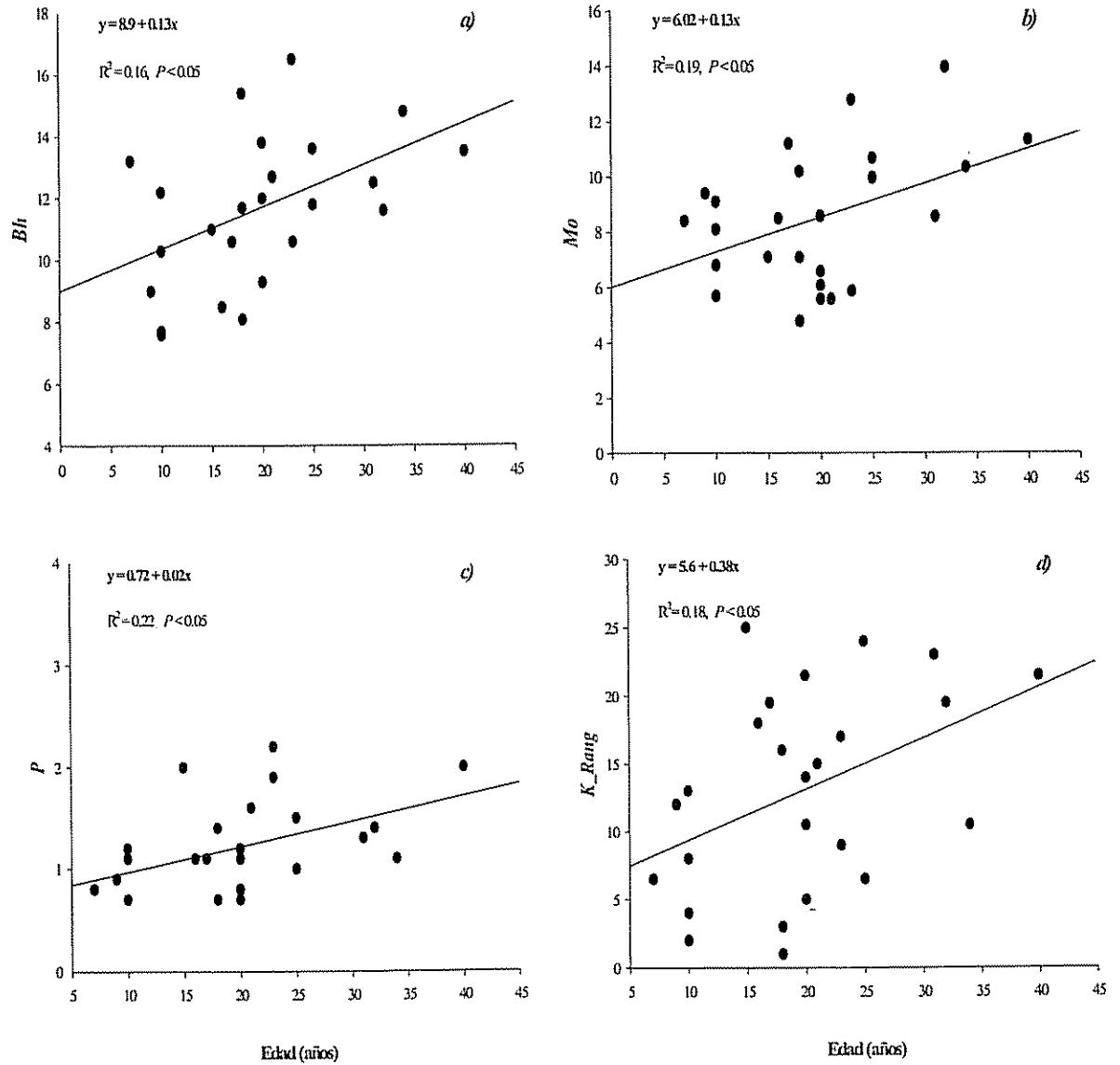


Figura 4 Relaciones lineales entre la edad de abandono con a) biomasa de hojarasca; b) materia orgánica; c) fósforo; d) potasio¹²

4 Discusión

4.1 Cambios en el suelo de bosque a pastizal

Para un mejor entendimiento sobre la condición del suelo al cambiar de bosque secundario a pastura, debemos destacar que la ausencia de acidez generalizada y un pH superior a 5.5, serían la mejor garantía de que el aluminio no está soluble (Bertsch 1995). Aunque la suma de bases descendió a nivel medio en suelo de pasturas, el porcentaje de saturación de acidez continúa siendo despreciable. Los problemas nutricionales no son severos, en el caso de la deficiencia de fósforo podría estar asociado a la naturaleza propia del material parental (Bertsch 1982, Mata 1982, Cordero 1994). La homogeneidad en el nivel de fósforo encontrado tanto en suelo de bosque, como de pastura confirmaría esta afirmación. En ambos casos, los ácidos orgánicos provenientes de la materia orgánica del suelo habrían contribuido a que no se perdiera el poco fósforo encontrado (Jordan 1989; Bertsch 1995). Lo anterior pudo comprobarse por la correlación positiva entre el nivel de fósforo y el porcentaje de materia orgánica en el suelo ($r = 0.41$, $P < 0.05$). La evidente disminución en la CIC de los suelos bajo pasturas tendría un efecto desfavorable en la disponibilidad de bases y contrariamente un incremento en la toxicidad de los microelementos. Esto se confirmó por la fuerte correlación negativa entre el CIC y el nivel de Cu ($r = -0.88$, $P < 0.0001$); Zn ($r = -0.75$, $P < 0.0001$); Fe ($r = -0.67$, $P < 0.0001$).

Una densidad aparente tan inferior (0.84 g/cm^3) encontrada en suelos con cobertura de bosques y sin pastoreo actual, tendría dos explicaciones, la primera, estaría relacionada con la influencia de altos niveles de materia orgánica encontrada en los mismos suelos (Ferry y Olsen 1975; Heredia y Kass 1996; Alfaro *et al.* 2001). Esto fue comprobado debido a que la densidad aparente correlacionó negativamente con la materia orgánica ($r = -0.57$, $P < 0.001$). Aunque indirectamente los elevados niveles de materia orgánica también estarían siendo influenciados por la edad del bosque ($r = 0.44$, $P < 0.01$). La segunda explicación estaría basada en la característica de reversibilidad de los suelos Alfisoles, en la presencia abundante de especies colonizadoras y por último en la de eliminar la causa que originó la compactación (ganadería). El fenómeno de reversibilidad de la densidad aparente se produce después de un largo periodo de ausencia de ganado (Reiners *et al.* 1994). Este acontecimiento también fue comprobado por Castilla (1992) y Torres (1995) en el trópico húmedo. Evaluaciones realizadas en el mismo ámbito de estudio, pero en pasturas *H. rufa* y pastoreo activo, corroboran que la densidad aparente se incrementaría en la presencia de ganado. Su fluctuación es de 1.0 gr/cm^3 (media) hasta 1.72 gr/cm^3 (alta) (Agüero y Alvarado 1983; Soudre 2004b)

4.2 Cambios en el suelo debido al uso anterior

Un evidente efecto del uso anterior de los bosques, fue reflejado tanto sobre la cantidad de biomasa de hojarasca, como el porcentaje de materia orgánica incorporada al suelo. Ambos eventos estarían asociados a las condiciones físicas del suelo después del uso al que fueron expuestos y su impacto en el reciclaje de nutrientes del mismo. Cabe destacar que las perturbaciones antropogénicas a las que están expuestos los bosques son muy variables, tanto los efectos sobre el reciclaje de nutrientes, como la posibilidad de recuperar la estructura y las funciones del bosque también serán variables (Jordan 1985). Sin embargo, la producción de hojarasca y su descomposición serían procesos de transferencia nutricional, y como tal, su importancia radicaría en que son fuentes inmediatas de nutrientes para el ecosistema boscoso (Montagnini *et al* 1993).

La descomposición de residuos orgánicos (hojarasca, ramas troncos, raíces y otros restos vegetales y animales) es el principal proceso de reciclaje de nutrientes. Por lo tanto, la caída de hojarasca y la producción de materia orgánica, no serían eventos aislados, por el contrario, ambos son reconocidos como “entradas” o reservorios de nutrientes. Por ejemplo, el impacto de un árbol en la fertilidad del suelo, y por ende, su potencial para ser utilizado en la rehabilitación de un área degradada, dependería, de la cantidad de hojarasca que es capaz de producir, de su particular composición y de su tasa de descomposición (Montagnini y Jordan 2002). En este caso, las posibilidades de descomposición también serían favorecidas por el elevado pH y alto contenido de bases, estos mejorarían las condiciones para la proliferación de microorganismos en este suelo. Aunque esto no fue motivo de investigación, se observó la presencia constante de las hifas de hongos a manera de “alfombras” blanquecinas entre la capa de hojarasca gruesa y fina.

Frente a las consecuencias palpables de la intensidad con que fueron usadas las pasturas nativas, sometidas a ganadería extensiva, entre otras, destacaría la eliminación de la capa superficial del suelo, la poca cobertura y la compactación, estas habrían conducido primero a la erosión y luego a una disminución en la cantidad y disponibilidad de nutrientes en el suelo subyacente. Otras actividades contemporáneas, como el uso de maquinaria pesada, producen el mismo efecto (Nykqvist 1998). Estudios recientes respaldarían estas relaciones, básicamente entre la degradación física del suelo con las propiedades químicas y de manera indirecta sobre la regeneración, dinámica y productividad de biomasa en general (Malmer y Grip 1990; Nussbaum *et al* 1995; Woodward 1996; Ruiz 2002). Esto fue demostrado por la correlación negativa entre la densidad aparente y su influencia en la producción de biomasa de hojarasca ($r = -0.39$, $P < 0.05$). El proceso de degradación se habría originado, en principio

con la compactación del suelo, el cual estaría ligado tanto a la disminución en la porosidad, como a la capacidad de infiltración, posteriormente, estos hechos provocarían un considerable flujo superficial que causaría la erosión y lavaje de los nutrientes del suelo, finalmente, el resultado sería la interrupción del reciclaje de nutrientes. Esto fue reflejado en un aumento en el nivel de manganeso (tendencia a la toxicidad), como lo demuestra la correlación positiva entre densidad aparente y este micronutriente ($r = 0.42, P < 0.05$).

La cantidad de biomasa de hojarasca promedio encontrada resultó ser ligeramente superior a lo reportado por Grubb (1995), el autor evaluó la producción anual de biomasa de hojarasca fina en suelos fértiles de bosques lluviosos tropicales. Tal situación es comparable si consideramos que los valores de descomposición en bosques tropicales de bajura son cercanos al 80% de su peso por año (Fassbender 1993). Esto indicaría que prácticamente cada 15 meses se descomponen, total o casi totalmente, los residuos vegetales que en algún momento se encontraban sobre el suelo, en otras palabras, la tasa de caída de hojarasca igualaría la tasa de descomposición. En la mayoría de los bosques se observó que la capa de hojarasca no superó 1.5 cm de espesor.

En cuanto al aumento significativo en el porcentaje de materia orgánica favorecido por el uso liviano, esto podría ser particularmente favorable por su gran influencia sobre la mayoría de las propiedades del suelo y algunas ventajas inmediatas sobre la vegetación, (1) por ser esta la responsable de estabilizar la estructura física del suelo, (2) tiene una gran capacidad para intercambiar cationes (CIC), es decir una CIC alta facilitaría la toma de nutrientes por parte de las plantas, (3) incidir en la fertilidad del sitio porque alberga formas orgánicas de nutrientes disponibles para la vegetación (Brady 1990). Cada uno de estos hechos fueron comprobados debido a su correlación significativa con el porcentaje de materia orgánica, es decir, la materia orgánica presentó correlación negativa con la densidad aparente ($r = -0.57, P < 0.01$), una correlación positiva con el CIC ($r = 0.39, P < 0.05$) y una correlación positiva con el fósforo ($r = 0.41, P < 0.05$). No menos importante, la materia orgánica fresca continuaría siendo una fuente de energía para los organismos descomponedores (Tiessen *et al* 1998) La materia orgánica podría llegar a la mineralización (Bertsch 1995)

Una de las variables observadas que contribuyeron significativamente en la tipificación del nivel de uso anterior fue la profundidad del trillo (Soudre 2004b) Su especial relevancia radicaría en su correlación negativa, tanto con la biomasa de hojarasca ($r = -0.57, P < 0.01$), como con la materia orgánica ($r = -0.62, P < 0.01$). Del mismo modo, una característica del sitio como es la pendiente afectaría negativamente tanto la estabilidad sobre el suelo del contenido de biomasa de hojarasca ($r = -0.65, P <$

0.001), como el porcentaje de materia orgánica en el suelo ($r = -0.53, P < 0.01$). Estas evidencias contribuirían a entender algunas implicancias directas y hasta prácticas sobre el empleo de posibles indicadores de degradación del sitio y su interpretación sobre el grado de impacto que la ganadería pudo causar en el pasado, es decir hace más de 20 años, sobre el contenido actual de biomasa y materia orgánica.

La interacción significativa entre el uso anterior y la edad de abandono, tanto en el porcentaje de arena, como en el porcentaje de limo en el suelo, sería difícil de explicar en suelos con un contenido de materia orgánica tan alto y en particular donde los bosques tuvieron usos y edades diferentes; sin embargo, se especula que debido a la alta proporción de la misma materia orgánica es posible que las partículas finas de arcilla se hallan aglutinadas entre sí dando estructuras más desarrolladas. Estas partículas constituidas con base en arcilla y materia orgánica son conocidas como "speudoarena" (Bertsch 1995). Su presencia confiere a los suelos excelentes condiciones físicas, en particular de estructuración y drenaje. En consecuencia, los cambios en el porcentaje tanto de arena como de limo, podrían atribuirse claramente a una gran proporción de partículas camufladas (speudoarena). Aunque esto no fue claramente comprobado ya que no es usual "quemar" la materia orgánica antes de realizar el análisis textural, salvo en casos muy particulares¹³. La importancia de haber conocido la proporción de partículas reales en el suelo hubiera contribuido al conocimiento de la fertilidad potencial, o sea, entre más fina sea la textura, más pequeños serán los poros y más superficie con cargas existirá, por lo tanto habrá mayor posibilidad de nutrimentos.

4.3 Cambios en el suelo durante la sucesión secundaria

El promedio general de la biomasa de hojarasca fue ligeramente superior a lo reportado por Brown y Lugo (1990). Los valores encontrados de biomasa de hojarasca producida en bosques de edad juvenil (10.9 t/ha) y edad intermedia (11.9 t/ha), son muy cercanos entre sí, y en este caso, la tendencia de los valores es a incrementar conforme los bosques envejecen. Un estudio con base en diversos bosques secundarios del trópico húmedo reportó la tendencia inversa, debido a que la productividad de la biomasa de hojarasca incrementaría rápidamente hasta 10 t/ha, antes de los 20 años y luego de esta época disminuyen a 8 t/ha y se mantienen así durante más de los 80 años de edad (Brown y Lugo 1990). En términos generales se suele pensar que los bosques secundarios son muy productivos, pero realmente son muy variables en cuanto a características estructurales (Finegan 1992; Soudre 2004b). Por ejemplo,

¹³ Variantes metodológicas en el análisis textural. Laboratorio de análisis de suelos del CATIE.

Brown y Lugo (1990) reportó que en la fase temprana de su desarrollo (primeros 20 años), la producción de la hojarasca representaría un porcentaje mucho mayor que el de la producción de madera. Esto explicaría el porque de la proximidad de los valores de biomasa entre bosques de edad juvenil e intermedia, a pesar de haber transcurrido más de 40 años de abandono.

Como ya se mencionó, en los primeros años de sucesión, los nutrientes se acumulan a gran velocidad (en hojas y raíces), e igualmente hay una producción alta de biomasa de hojarasca; posteriormente, a medida que el bosque envejece, la mayor parte de la biomasa tiende a alojarse en los tejidos leñosos (tronco y ramas gruesas) y tanto la velocidad de caída de hojas al suelo, como su descomposición disminuye sustancialmente (Brown y Lugo 1990; Lugo 1992). La importancia de reconocer este patrón no solo sería el hecho de acumular hojarasca, sino también sus posibles efectos en la dinámica del ciclaje de nutrientes (Alfaro *et al.* 2001). Otro estudio realizado por Ruiz (2002) reporta hasta cuatro veces más cantidad de biomasa de hojarasca en los bosque secundarios de Matiguas, Nicaragua; aunque los valores no son comparables, debido a que además de la hojas y ramas pequeñas, incluyeron también especies leñosas de diámetros menores a 1.5 cm, lo cual, obviamente, incrementó sus resultados. Sin embargo, este resultado solo podría ayudar a estimar la distribución proporcional entre la biomasa de hojarasca y biomasa de regeneración juvenil bajo el dosel de bosque secundario.

Los cambios significativos en la cantidad de fósforo debido a la sucesión del bosque revelaron un 34% más fósforo en bosque de edad intermedia frente a bosques de edad juvenil. Esta tendencia coincidiría con lo reportado por Saldarriaga (1987), quien estudió una secuencia de 23 bosques secundarios de diferentes edades luego del abandono del sitio (Oxisoles) y encontró que el fósforo fue uno de los nutrientes de rápida recuperación, solamente superado por el potasio (la edad de abandono del bosque más antiguo era de 80 años). En suelos más fértiles, tales como aquellos derivados de materiales volcánicos, por ejemplo, la recuperación del capital de nutrientes puede ocurrir mucho más rápido (Montagnini y Jordan 2002).

Como ya mencionamos, la naturaleza de estos suelos reflejaría la escasez actual de fósforo. Al inicio de la colonización de pasturas, probablemente el fósforo se habría asociado a los ácidos orgánicos provenientes del elevado porcentaje de materia orgánica presente en el medio (Cuadro 2) y esto contribuyó, por lo menos, a que no se perdiera el poco fósforo del suelo (Jordan 1989; Bertsch 1995). Lo anterior pudo comprobarse por la correlación positiva entre el fósforo y la materia orgánica ($r = 0.41, P < 0.05$).

Además un grupo importante especies nativas de carácter pionero son eficientes en la disponibilidad de bajos niveles de fósforo (Jordan 1989). Un evento destacable es que junto al establecimiento de la vegetación sucesional, se observaría un incremento de fósforo en su biomasa, de esta forma y con base en la concentración de nutrientes en la hojarasca de diversos bosques tropicales, Vitousek (1984) sugirió que, en términos generales, el fósforo constituye un factor limitante para el crecimiento de los bosques de las regiones tropicales. Este autor revisó una gran cantidad de estudios sobre la productividad primaria y cantidad de nutrientes en la hojarasca, y encontró un patrón que apunta hacia una concentración baja del fósforo en la hojarasca de los bosques tropicales de bajura, señal de que, debido a precisamente a su escasez en el suelo, el fósforo se trasfiere a la planta antes de la caída de las hojas. Esto coincidiría con los resultados de un estudio realizado en la amazonía venezolana, con el fin de determinar que nutrientes limitaban el crecimiento de la vegetación (Cuevas y Medina 1986). Los resultados señalaron que bosques de tierra firme que crecían sobre Oxisoles eran relativamente pobres en fósforo, calcio y magnesio y el crecimiento de las raíces estaba limitado por esta baja disponibilidad.

Un mecanismo que contrarrestaría este efecto negativo sobre las raíces sería la presencia de las micorrizas, estas aumentarían el área de absorción de raíces de los árboles y contribuirían a la captura y conservación de nutrientes de forma más eficiente (Vogt *et al* 1997) Esto último no pudo verificarse debido a que el conocimiento del grupo de especies nativas que operarían mediante esta simbiosis es poco documentada. Pero en general se sabe que la presencia de endomicorrizas y ectomicorrizas en los bosques tropicales es muy abundante; de ahí que su importancia y efectos benéficos para un gran número de especies nativas dependan de la disponibilidad misma del fósforo en el suelo (Cuevas y Medina 1988, Sanford y Cuevas 1996).

4.4 Cambios en el suelo debido a la composición de los bosques

Las diferencias significativas en el espesor del horizonte superficial indicarían que chapernal recuperó 23% más suelo de este horizonte que guacimolaurel. Además cuando fueron comparados con el espesor del suelo, desde cuando fue pastura o se inició el abandono (Cuadro 2), el incremento neto fue sustancialmente mayor de 100% y 63%, respectivamente. Lo cual demostraría que, al margen de las diferencias estadísticas, el balance sería positivo en cuanto a la recuperación de la capa de suelo superficial en un relativamente corto período de tiempo, este hallazgo sería de gran importancia por las implicaciones que tendría en la restauración física de áreas degradadas por sobrepastoreo u otras actividades antrópicas. Información sobre cambios en el horizonte superficial no ha sido muy documentadas (CADETI 1998) Aunque muchos reportes destacarían su importancia como uno de los

principales limitantes de las condiciones del sitio, especialmente en las tierras forestales degradadas, donde con frecuencia la recuperación de tierras debe iniciarse con trabajos que promuevan la recuperación de las condiciones físicas del suelo (OIMT 2002). Por lo general este tipo de trabajos son muy costosos (CADETI 1998).

Las diferencias significativas encontradas en el contenido de carbono almacenado en el suelo entre tipos florísticos de bosque también fueron observadas por Ferreira (2001). Aunque las diferencias que reporta este autor son debidas a bosques secundarios de composiciones florísticas diferentes (bosque dominado por *Coussarea-Ampelocera-Brosimum* y bosque con especies muy diversas) al de este estudio. Otras variables asociadas a la vegetación también contribuirían favorablemente en la acumulación del carbono en el suelo, demostradas por la correlación positiva entre el carbono almacenado en el suelo y la biomasa de hojarasca ($r = 0.44, P < 0.05$) y el carbono almacenado en el suelo con la materia orgánica ($r = 0.66, P < 0.001$). Ambas relaciones, aunque aparentemente podrían ser obvias, no siempre son así. Existen otros factores de los que dependería la gradiente de materia orgánica, como la vegetación, composición de plantas, factores climáticos, microclima bajo el dosel, ingreso de residuos y las propiedades del suelo. La adición e incorporación de residuos incorporados al suelo en forma de hojarasca y raíces muertas, compensan la descomposición a causa de la oxidación microbial, por lo tanto la acumulación de carbono en los suelos también es influenciado por condiciones que pasarían desapercibidas, como la sombra bajo dosel, humedad constante, fertilidad y hasta aireación (Dixon 1996).

Otro evento que también está relacionado indirectamente con la acumulación de carbono en el suelo es el potencial de absorción de carbono por los árboles, es decir, al morir el árbol una mayor proporción de carbono retornaría al suelo en forma de biomasa (tronco, ramas y otros). El potencial de capturar carbono está en función del tipo de especie (tasa de crecimiento y longevidad) y el sitio (Dixon *et al.* 1994 y Ciesla 1995). Un estudio sobre el depósito de carbono en la biomasa aérea por algunos sistemas centroamericanos de uso de la tierra, reportó que en los bosques secundarios algunas de las especies dominantes como *Lonchocarpus* spp. presentaron la mayor tasa de secuestro de carbono en la biomasa aérea (Kurstén y Burschel 1993). En este caso, las posibilidades de una mayor acumulación de carbono en el suelo serían favorecidas por los bosques chaparral y su particular dominancia de *L. parviflorus*.

Así mismo, una elevada producción de raíces podría explicar porque determinados ambientes pueden ser verdaderos sumideros de carbono (López 1998). Aunque los bosques tropicales poseen una elevada biomasa de raíces en los primeros centímetros de profundidad, muchas veces la producción de raíces

finas es mayor que la producción de hojarasca (Sanford y Cuevas 1996). Usualmente los bosques secundarios desarrollan mas biomasa radicular que las plantaciones (Lugo, 1992). Las observaciones realizadas en cada una de las calicatas para la descripción del suelo permitieron determinar que bajo la cobertura de chaparral existe una gran densidad de raíces finas (< 2mm diámetro) concentradas en los primeros 5 cm de profundidad, comparativamente en bosques guacimolaurel la densidad de raíces fue mucho menor, en algunos casos no fue muy notable. Por todo lo mencionado, la composición del bosque secundario y algunos rasgos particulares de las especies dominantes de estos bosques, estarían influyendo sobre las diferencias en la cantidad de carbono almacenado en el suelo y su eventual correlación con la materia orgánica.

En el caso de los bosques tropicales, más de la mitad de carbono se acumula en el suelo (Dixon *et al.* 1994). Por ejemplo, en los bosques secundarios de San Carlos, Nicaragua, el suelo contribuyó con el 65% del carbono almacenado en el sistema y tanto la vegetación, como la hojarasca ocuparon solo el 35% restante (Ferreira 2001) El mismo autor, encontró que el carbono almacenado en el suelo varió de 45 a 100 t/ha en los primeros 30 cm. El estudio realizado por Castellanos (2000) citado por Márquez (2000) reportó un promedio de 81.2 t/ha de carbono almacenado en el suelo superficial (0-10 cm) de bosques secundarios en la Reserva de la Biosfera Maya en Petén, Guatemala. Los bosques secundarios de Matiguas, Nicaragua acumularon 85.9 t/ha de carbono en el suelo, la profundidad muestreada incluyó los primeros 20 cm (Ruiz 2002).

Como se observa los estudios reportan información valiosa sobre la cantidad de carbono almacenado en el suelo bajo bosques secundarios; sin embargo el carácter contingente de este tipo de vegetación y algunas variantes metodológicas en su determinación no permiten una directa comparación. Aunque en términos generales, los valores de carbono almacenado en el suelo tendieron a superar el valor promedio obtenido en el presente estudio (49.9 t/ha). El análisis de la relaciones entre la cantidad de carbono en el suelo y variables del sitio permiten comprender los bajos valores obtenidos. Probablemente el relieve quebrado del área de estudio fue la principal limitación para la acumulación de la cantidad de carbono en el suelo, esto fue comprobado por su correlación negativa con la pendiente ($r = -0.62, P < 0.001$). El mismo carbono almacenado en el suelo también muestra efectos favorables sobre la disponibilidad de nutrientes tan escasos como el fósforo ($r = 0.37, P < 0.05$).

Para Saldarriaga (1987) la rápida recuperación del potasio frente al resto de nutrientes es resultado de la edad y no precisamente de la composición. Sin embargo, investigaciones más recientes encontraron relaciones positivas entre el contenido de carbono almacenado en el suelo y el contenido de potasio

(Laurance *et al* 1999 y Ferreira 2001) Esto se relaciona a lo explicado anteriormente, donde la particular composición de las especies de un bosque tendrían influencia sobre la cantidad de carbono almacenado en el suelo.

Aunque sin diferir estadísticamente, se encontró un menor contenido de carbono en el suelo en bosques de guacimolaurel (43 t/ha) que chapernal (57 t/ha), contrariamente a lo esperado, el análisis reportó un mayor nivel de potasio en los suelos de guacimolaurel (0.40 cmol/l) que chapernal (0.22 cmol/l). La explicación a este comportamiento ambiguo estaría asociado a que el potasio al igual que para el calcio y magnesio, el intercambio iónico es un proceso determinante en su disponibilidad, sin embargo, por ser monovalente y de determinado diámetro suele encontrarse en otra fracción de disponibilidad moderada que se ubica entre las capas de arcilla expandibles del complejo coloidal. Esta fracción de potasio fijado le confiere al ciclo una dinámica particular, en la cual al absorber la planta un ión de la solución de suelo, el equilibrio puede restablecerse por medio del intercambio iónico, y este, a su vez, puede ser repuesto por medio de la solubilización o liberalización de un ión fijado entre capas (Bertsch 1995). La relación entre la reserva (capacidad de intercambio) y esta fracción moderadamente disponible del potasio pudo ser comprobada a través de la correlación entre la CIC y cada uno de sus cationes, es decir, solo correlacionó positivamente tanto con calcio ($r = 0.93$, $P < 0.001$), como con magnesio ($r = 0.64$, $P < 0.001$), en cambio para potasio no hubo correlación significativa ($P > 0.05$). Lo cierto es que la importancia de esta fracción moderadamente disponible representaría una reserva (o capacidad) adicional del elemento en el suelo bajo el bosque chapernal.

5 Conclusiones

En general tanto la materia orgánica producida por las especies colonizadoras de pasturas, como la ausencia de ganado y la característica de reversibilidad de los suelos Alfisoles (Typic Haplustalf) influirían tanto en el mejoramiento de las propiedades físicas (densidad aparente), como en algunas propiedades químicas (capacidad de intercambio catiónico y el fósforo), al cambiar de pasturas dominadas por *Hyparrhenia rufa* a bosques secundarios.

La edad de abandono es un factor que influye significativamente a elevar tanto el nivel crítico del fósforo, como la cantidad de biomasa de hojarasca. Además el patrón general de acumulación de biomasa de hojarasca en el tiempo refleja similares efectos sobre la dinámica de nutrientes en el suelo. Los ácidos orgánicos de la materia orgánica influyen sobre la conservación del fósforo en el suelo.

No se comprobó que el uso anterior y la edad de abandono de los bosques contribuyan a la recuperación en el nivel de los nutrientes (excepto fósforo); sin embargo los valores significativos de biomasa de hojarasca y materia orgánica encontrados en el suelo hacen suponer que la cronosecuencia estudiada limitó los hallazgos acerca de la conservación y el aumentó en la disponibilidad del resto de nutrientes.

Existe una relación directa entre la degradación de la condición física del suelo y la degradación de las propiedades químicas, esta última regula el reciclaje de nutrientes y la consecuencia se reflejada tanto sobre la producción de la biomasa de hojarasca sobre el suelo, como el porcentaje de materia orgánica en el suelo. Además el pH básico favorecería la presencia de microorganismos que ayudan en la descomposición de desechos vegetales.

La pendiente promedio de un sitio y la profundidad del trillo dejado por el ganado, se distinguen como dos potenciales indicadores del nivel de degradación de un sitio, en términos del contenido de biomasa de hojarasca y el porcentaje de materia orgánica actual.

Tanto el tipo de composición florística, como el tipo de arcilla del suelo son dos factores que influyen simultáneamente en la disponibilidad significativa del potasio. La dinámica de la disponibilidad de potasio es muy diferente a las otras bases (calcio y magnesio).

Aun cuando la composición de los bosques secundarios evaluados dista mucho de los bosques primarios, se prevé que su contribución es favorable para la reactivación de funciones y servicios ambientales, poco reconocidos, como es el de recuperar suelos degradados en el trópico. El impacto del bosque chaparral, conformado principalmente por la especie *Lonchocarpus parviflorus*, es trascendente en la recuperación del espesor del horizonte superficial y en las propiedades físicas y químicas de los suelos del área de estudio. Algunas características de esta especie como su particular biomasa de hojarasca, materia orgánica, gran volumen radicular y la alta capacidad de absorción de carbono contribuirían en el nivel bruto de carbono acumulado; sin embargo, la pendiente es una limitante de sitio que condiciona su almacenamiento neto en el suelo. Estudios posteriores sobre esta especie deberían analizar su capacidad de absorber y reciclar nutrientes; su eficiencia en el desarrollo radicular; el contenido de nutrientes en la hojarasca, tallos, ramas, raíces y otros sobre la fertilidad específica del suelo; y se debería evaluar su potencial para el control de la erosión del suelo.

Una posible jerarquía de los factores que influyen en el nivel de recuperación de las propiedades del suelo, estaría determinada en primer lugar por el tipo de especies que componen a los bosques secundarios, seguido simultáneamente por la edad de abandono y la intensidad de uso anterior. Hubiera sido deseable un mayor número de muestras por bosque y el muestreo de suelos en todos los bosques.

La restauración de pasturas abandonadas podría tener mejores posibilidades de éxito si se explota al máximo los procesos y mecanismos de regeneración de las especies nativas del propio paisaje, es decir, los esfuerzos iniciales deberían centrarse en estrategias orientadas a facilitar la sucesión forestal, garantizando la incorporación de especies colonizadoras que aceleren el restablecimiento del ciclo de nutrientes en el suelo. La composición del bosque es un factor que debería tenerse muy en cuenta para la planificación de trabajos de restauración y manejo del paisaje abandonado.

6 Bibliografía

- Agüero, JM; Alvarado, A. 1983. Compactación y compactabilidad de suelos agrícolas y ganaderos de Guanacaste. *Agronomía Costarricense* 7(1,2): 27-33.
- Alfaro, EA; Alvarado, A; Chaverri, A. 2001. Cambios edáficos asociados a tres etapas sucesionales de bosques tropical seco en Guanacaste, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 25 (1): 7-20.
- Alfaro, M; Rojas, I. 1991. Estudio de caso: Sistemas Agroforestales en la Cuenca Superior del Río Nosara, Guanacaste. *In* Sistema Agroforestales. CATIE. Turrialba, Costa Rica p 278-330.
- Allen, JC. 1985. Soil response to forest clearing in the United States and the tropic: geological and biological factors. *Biotropica* 30: 261-274.
- Arévalo, LA; Alegre J.C; Palm CA. 2003. Determinación de las reservas totales de carbono en los diferentes sistemas de uso de la tierra en Perú. Manual. ICRAF-CODESU-INIA-INRENA. Perú. 24 p
- Bertsch, F. 1982. Fertilidad de nueve suelos clasificados como Typic Dystrandepst en Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE-UCR. Turrialba, Costa Rica. 122 p
- _____. 1987. Manual para interpretar la fertilidad de los suelos de Costa Rica, San José, Escuela de Fitotecnia, Programa de Comunicación Agrícola. Universidad de Costa Rica. 78 p.
- _____. 1995. La fertilidad de los suelos y su manejo. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. San José, Costa Rica. 157 p.
- Bettoni, S. 1996. Situación actual de fertilidad en los suelos del Cantón de Hojancha, Guanacaste. Facultad de agronomía, Escuela de Fitotecnia, Universidad de Costa Rica. San José, CR. 71 p.
- Bolaños, R; Watson, V. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según sistemas de clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdrige. 1:200,000. Centro Científico Tropical, Costa Rica.
- Brady, NC. 1990. The nature and properties of soils. 10th edition. MacMillan Publishing Company, USA.
- Brown, S; Lugo, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Buschbacher, R; Uhl, C; Serrao, A. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonía, II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76(3): 682-699.
- CADETI (Comisión Asesora sobre Degradación de Tierras). 1998. Primer taller de sensibilización. San José. CADETI, Instituto Nacional de Vida Silvestre, Gandoca-Manzanillo, Limón. Costa Rica. *In* Revista Geoistmo 5 (1,2)
- Castilla, CE. 1992. carbon dynamics in managed tropical pastures: the effect of stocking rate on soil properties and on above-and below-ground carbon inputs. Ph.D. Thesis. Raleigh, NC, North Carolina State University. 175 p.

BIBLIOTECA
IICA - CATIE

Castro, K; González, JA; Mata, AV; Villareal, J. 2001. Evaluación ecológica rápida en el corredor biológico Hojancha-Nandayure, Guanacaste, Costa Rica. Reporte final. San José, Costa Rica. *Sin publicar*

Chapin, FS; Vitousek, PM; Van Cleeve, K. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. *American Naturalist* 127: 48-58

Ciesla, WM. 1995. Climate change, forest and forest management. An overview. FAO Forest Resource Division. Roma, Italia N° 126. 147 p

Cordero, A. 1994. Fertilización y nutrición mineral del arroz. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 100 p.

CORFOGA (Corporación Ganadera Costarricense). 2004. Condición de la actividad ganadera según el censo ganadero nacional 2000. Comisión mixta de sequía. Región Chorotega Plan Estratégico 2002. San José, Costa Rica. Disponible en <http://www.crid.or.cr/digitalizacion/pdf/spa/doc14702/doc14702-b.pdf>. Consultado en noviembre 2004.

Cubero, D; Soudre, M. 2004. Estudio de reconocimiento de los suelos del ex-asentamiento San Roque, Hojancha. Reporte para línea base de tesis de posgrado CATIE. Turrialba. 20 p. *Sin publicar*.

Cuevas, E; Medina, E. 1986. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia* 68: 466-472.

_____ ; Medina, E. 1988. Nutrient dynamics within amazonian forests II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76: 222-235.

Curtis, J; MacIntosh, R. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-450.

Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Ness) in derived Savanna in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 9:11-23.

Dixon, RK. 1996. Agroforestry systems and greenhouse gases. *Agroforestry Today* 8 (1): 11-14.

_____ ; Brown, S; Houghton, RA; Salomón, AM; Trexler, MC; Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263: 185-190.

Fassbender, HW. 1993. Modelos edafológicos de sistemas de producción agroforestal. Segunda edición. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 530 p.

Ferreira, Ch. 2001. Almacenamiento de carbono en bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 98 p.

Ferry, D; Olsen, R. 1975. Orientation of clay particles as it relates to crusting of Soil Science 120: 367-375.

Finegan, B. 1992. The management potential of Neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.

BIBLIOTECA CONMEMORATIVA

- Fisher, RF. 1990. Amelioration of soil by trees. In Sustained productivity of forest soils. Ed. By Gessel, SP; Lacate, DS; Neetman, GF; Powers, R. Forest publication, University of British Columbia. pp 290-300.
- Forsythe, W. 1985. Física de suelos. Manual de laboratorio. San José, Costa Rica. IICA. 212 p.
- Gómez, O. 1993. Estudio semidetallado de suelos del asentamiento San Isidro, Hojancha, Guanacaste. MAG-DPUT, San José, Costa Rica. 58 p.
- Grubb, PJ. 1995. Mineral nutrients and soil fertility in tropical rain forest. Pp 308-330. In Lugo, A; Lowe, C. editors. Tropical forest: Management and ecology. Ecological studies 112. Springer-Verlag, USA.
- Guariguata, MR; Dupuy, JM. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29: 15-28
- Heredia, Y; Kass, D. 1996. Cambios en las propiedades físicas del suelo después de seis años de cultivo en callejones con dos sistemas de labranza. *Agroforestería en las Américas* 3(11): 16-20.
- ICRAF (International Centre for Research in Agroforestry) 1996. Reporte final 1995. Investigación agroforestal para desarrollar sistemas ecológicamente sostenibles en la Amazonía occidental. BID-ICRAF. Yurimaguas, Perú. 108p.
- INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad). 2004. Mapa de cobertura de la tierra en el sector Hojancha (disco compacto). Fotos ortorectificadas 1997, 1998 y verificación 2004. Escala 1:40,000. Área de Conservación Tempisque, Costa Rica. Ecomapas. Proyecto TERRA-RECOPE-MINAE
- InfoStat. 2004. Software Estadístico *InfoStat* (disco compacto) versión 2004. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- Jiménez, R. 1999. Metodología para la determinación de la capacidad de uso de los suelos en Costa Rica, como herramienta para la Ley número 7779 "Uso, manejo y conservación de suelos". In Comisión Asesora sobre Degradación de Tierras (CADETI). Jornada Nacional de Sensibilización sobre Degradación y Desertificación de Tierras. 1a. ed. San José, Costa Rica.
- Johnson, N; Wedin, D. 1997. Soil Carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7 (1):171-182.
- Jordan, CF. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley & Sons. G. Britain. 190 p.
- _____. 1989. An Amazonian Rain Forest. UNESCO and the Parthenon Group. Carnforth. U.K.
- Kaimowitz, David. 1996. Livestock and Deforestation in Central America in the 1980s and 1990s: A Policy Perspective. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research.
- Kass, D. 1998. Fertilidad de suelos. Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. 272 p.
- Kursten, E; Burschel, P. 1993. CO2 mitigation by agroforestry. *Water, air and soil pollution* 70:533-544.

- Laurance, WF; Fearnside, PM; Laurance, SG; Delamonica, P; Lovejoy, TE; Merona, J; Chambers, JQ; Gascon, C 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118:127-138
- Lal, R. 1989. Agroforestry systems and soil surface management of a tropical Alfisol: *V.* water infiltrability, transmissivity, and soil water sorptivity. *Agroforestry Systems* 8(3): 217-238.
- Lillienfein, J; Wilcke, W; Vilela, L; Ayarza, M; Lima, S; Zech, W 2003 Soil fertility under Native Cerrado and pasture in the Brazilian Savanna. *Soil Science Society* 67: 1195-1205
- López, A. 1998. Aporte de los sistemas silvopastoriles al secuestro de carbono en el suelo. Tesis Mag Sc. CATIE Turrialba, Costa Rica. 47 p.
- Lugo, AE 1992. Comparison of tropical tree plantations and with secondary forest of similar age. *Ecological Monographs* 62: 1-41.
- MacDicken, K. 1997. A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects. Winrock International institute for Agricultural development, Arlington.
- MAG-DGF-FAO-PCRN. 1986. Plan de Manejo Cuenca Superior del Río Nosara Hojanca, Costa Rica. 280 p
- MAG-MIRENEM. 1995. Metodología para la determinación de la capacidad de uso de las tierras de Costa Rica. San José, Costa Rica. 59 p
- Malmer, A; Grip, H. 1990. Soil disturbance and loss of infiltrability caused by mechanized and manual extraction of tropical rainforest in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 38: 1-12.
- Márquez, L. 2000. Elementos técnicos para inventarios de Carbono en uso del suelo. Fundación Solar. Guatemala. 31 p.
- Mata, R. 1982. Variaciones pedogenéticas en tres secuencias del pacífico seco de Costa Rica, tesis M.Sc UCR, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 147 p.
- McCune, B; Mefford, M. 1999. Software PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data (disco compacto) versión 4. MjM. Gleneden Beach, Oregon, USA. 237 p.
- MIRENEM (Ministerio de Recursos Naturales Energía y Minas). 1988. Catastro de las series de precipitaciones medidas en Costa Rica. INM. San José, Costa Rica.
- Montagnini, FK; Ramstad, K; Sancho, F. 1993. litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 23:39-61
- Montagnini, F; Jordan, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In: *Ecología y conservación de bosques neotropicales* Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. 167-191
- Moran, EF; Packer, A; Brondizzio, E; Tucker, J. 1996. Restoration of vegetation cover in the Eastern Amazon. *Ecological Economics* 18: 41-54.

- Muller, E; Guillén, L; Fedlemeier, CH; Cartin, F. 1992. Bosque secundario: Una reforestación natural. Proyecto CATIE/COSUDE-COSEFORMA. Costa Rica. 5 p.
- Neill, C; Melillo, JM; Steudler, PA; Cerri, CC; de Moraes, FL; Piccolo, MC; Brito, M. 1997. Soil carbon and nitrogen stocks following forest clearing for pasture in the southwestern Brazilian Amazon. *Ecological Applications* 7: 1216-1225.
- Nepstad, DC; Uhl, C; Serrao, AS. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Para, Brazil. Pp. 215-229. *In* Anderson, AB, editor *Alternatives to deforestation* Columbia University Press, USA.
- Nussbaum, R; Anderson, J; Spencer, T. 1995. Factors limiting the growth of indigenous tree seedlings planted on degraded rainforest soils in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 74:149-159.
- Nykvist, N. 1998. Do logs from tropical rain forest contain more plant nutrients than logs from temperate forest: a literature review. *Journal of Sustainable Forestry* 7: 1-19.
- OFI-CATIE, 2003. Árboles de Centroamérica. Un manual para extensionistas. Editado por Jesús Cordero y David Dossier. Forestry Research programme. 1079 p.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales). 2002. Directrices de la OIMT para la restauración, ordenación y rehabilitación de bosques tropicales secundarios y degradados. Serie políticas forestales N° 13. CIFOR, FAO, UICN, WWF. Japón. 87 p.
- Perry, D. 1994. *Forest ecosystems*. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, US.
- Pimentel, D; Allen, J; Berra, A; Guinand, L; Linder, R; Hawkins, A. 1987. World agriculture and soil erosion. *Bioscience (USA)* 37: 277-283.
- Reiners, WA; Bouwman, AF; Parsons, WF; Keller, M. 1994. Tropical rainforest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4: 363-377.
- Ruiz, A. 2002. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas silvopastoriles y competitividad económica en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. CATIE Turrialba, Costa Rica. 111p.
- Saldarriaga, JG. 1987. Recovery following shifting cultivation. Pp 24-33 *In* Jordan, C. editor. *Amazonian Rain Forest. Ecosystem disturbance and recovery*. Springer-Verlag, USA.
- Sánchez, PA; Palm, CA; Davey CB; Szott LT; Russell CE. 1995. Tree crops as improvers in the humid tropics? *In* *Attributes of trees as Crops plants*. Ed by Cannell, MG; Jackson, JE. Abbotts Ripton, Huntington, England. p 327-350
- Sanford, RL; Cuevas, E. 1996. Root growth and rhizosphere interactions in tropical forest. Pp 268-300. *In* Mulkey, SS; Chazdon, RL editors. *Tropical forest plant ecophysiology*. USA.
- 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.

- 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. CIFOR, Paper N° 13 31 p
- Soudre, M. 2004a. Estudio de reconocimiento para la clasificación de tierras según capacidad de uso en el ex-asentamiento San Roque, Hojancha, Costa Rica. Reporte de línea base para una tesis de maestría, CATIE, Turrialba. 39 p. *Sin publicar*.
- _____. 2004b. Factores que influyen en las características estructurales y florísticas de la vegetación secundaria regenerada sobre pasturas abandonadas en una zona húmeda de Mesoamérica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica 111 p.
- Stadtmüller, T. 1994. Impacto hidrológico del manejo forestal de bosques naturales tropicales, medida para mitigarlo, una revisión bibliográfica. CATIE-COSUDE. Turrialba, Costa Rica. Colección silvicultura y manejo de bosques naturales 10. Serie técnica N° 246. 62 p.
- Tiessen, H; Cuevas, E; Salcedo, IH. 1998. Organic matter stability and tropical conditions. Pp 415-422 *In Towards Sustainable Land Use Advance in GeoEcology* 31. Catena Verlag
- Torres, M. 1995. Características Físicas, Químicas y Biológicas en suelos bajo pasturas de *Brachiaria brizantha* sola y en asocio con *Arachis pintoi* después de cuatro años de pastoreo en el trópico húmedo de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 98 p.
- Tothill, J C; Hargreaves, J N; Jones, R.M y McDonald, C. 1992. Botanal. A comprehensive sampling and computing procedure for estimating pasture yield and composition 1. Field sampling. CSIRO Australia. Div of trop crops & past, trop agron. Tech. Men N° 78. 23 p.
- Vitousek, PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- Vitousek, PM; Walker, LR. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: Plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-266.
- Vogt, KA; Asbjörnsen, H; Ercelawn, A; Montagnini, F; Valdes, M. 1997. Rotos and mycorrhizas in plantation ecosystems. Pp 247-296 *In Nambiar, EK; Brown, AG, editores. Management of soil, nutrients and water in tropical plantation. ACIAR/CSIRO/CIFOR. Camberra, Australia.*
- Weaver, PL; Birdsey, RA; Lugo, AE. 1987. Soil organic matter in secondary forest of Puerto Rico. *Biotropica* 19: 17-23.
- Woodward, CL. 1996. Soil compaction and topsoil removal effects on soil properties and seedling growth in Amazonian Ecuador. *Forest Ecology and Management* 82: 197-209.

Anexos

Anexo I. Encuesta georeferenciada para propietarios de bosques secundarios en Hojancha, Guanacaste.

Nombre del encuestado , Edad

Fecha...../...../.....

Esta encuesta es parte de un estudio sobre los bosques secundarios, llevada a cabo por estudiantes del CATIE de Turrialba. El trabajo consiste en conocer la edad aproximada de los bosques y sus características de uso (agricultura y/o ganadería) de los sitios antes de su abandono, con la finalidad de entender la magnitud de la degradación y predecir el potencial de los "Tacotales". Toda la información que usted nos brinde será utilizada solamente para los propósitos del estudio

GRACIAS por su valiosa colaboración!

1.1 Ubicación

Localidad..... Otra referencia de acceso

1.2 Historia

Es propietario de la finca años que radica en el lugar (observación):

Principal actividad (es) en el pasado

Posee bosques secundarios (tacotales) de que edades (aprox.) A:....., B:....., C:.....

Grafique la ubicación de los bosques de los cuales recuerde mas su historia de uso:

Podemos visitar al menos uno de estos bosques?

1.3. Recuerde la secuencia de actividades en el pasado, antes de abandonar el bosque:

- A) Periodo de uso: actividad(s):
- B) Periodo de uso: actividad (s):
- C) Periodo de uso: actividad (s):
- D) Periodo de uso: actividad (s):
- Con que métodos de desmonte se hicieron (explique):

1.4. Elija al menos uno de los sitios con bosque secundario (tacotal), OK. Ahora:

- Como es la topografía: plana ondulada quebrada otro
- Posición del bosque en la pendiente
- Que tipo de suelo predomina (color, textura, que piensa de su fertilidad, otros)
- Razones por las cuales ubico sus pasturas en este lugar:
- Cuales son las especies mas abundantes en este "tacotal"
- Cuántas veces se incendio el bosque años

1.5. Hablemos de los usos en este mismo lugar (si hubo ganadería/agricultura):

- Número cabezas de ganado en potrero) (inicio/año) (final/año)
- Con cuantos animales empezó su actividad cuantos animales tuvo como máximo cuantos animales tuvo al abandonar la finca Numero de rotaciones por año
- Usaba apartos o divisiones dentro de la finca cuantas divisiones superficie (aprox)
- Número de meses de pastoreo/año
- Finalidad de ganado: carne leche doble reproductivo otros
- Frecuencia de chapias
- Frecuencia de quemas
- Tipo de pastos
- Año de abandono Motivo del abandono
- Otras características del uso que recuerde

1.6. Actualmente:

- Cual es la principal actividad que realiza
- Tiene pasturas activas características de uso: Años de uso: Frecuencia de chapias/año Frecuencia de quemas/año Tipo de pasto Carga animal
- Número de animales por potrero superficie del potrero permanencia en el potrero (meses)
- Trabaja de forma permanente en su finca (explique):
- Tiene otras finca (s) Que vecinos son pioneros de este sector
- Cuales de ellos tienen bosques secundarios en sus fincas

Anexo 2. Relación de códigos de especies u tilizados en el análisis de vegetación (dap \geq 10 cm)

Nº	Especie (código)	Especie (nombre científico)	Nombre común (no identificados)	Tipo de bosque* (código)
1	ACACTE	<i>Acacia tenuifolia</i>		2
2	ALBIAD	<i>Albizia adinocephala</i>		2
3	ALLPOC	<i>Allophylus occidentales</i>		2
4	ALMEPO		Almendro de potrero	
5	ALVAAM	<i>Alvaradoa amorphoides</i>		1
6	ANACEX	<i>Anacardium excelsum</i>		
7	ANDIIN	<i>Andira inermis</i>		
8	ANNOGL	<i>Annona glabra</i>		
9	ANNOHO	<i>Annona holosericea</i>		1
10	ANNOSP	<i>Annona sp</i>		1
11	APEITI	<i>Apeuba tibourbou</i>		1
12	APHESC	<i>Aphelandra scabra</i>		2
13	ARBUST		Arbusto	
14	ARBUCU		Arbusto tallo cuadrado	
15	ARQUIL		Arquillo	
16	ASTNGR	<i>Astronium graveolens</i>		1
17	ATTABU	<i>Attalea butyracea</i>		
18	AXILAD		Axilado	
19	BAUHGL	<i>Bauhinia glabra</i>		2
20	BAUHSP	<i>Bauhinia sp2</i>		2
21	BEJUSP		Bejuco	
22	BEJUS1		Bejuco 1	
23	BEJUS1		Bejuco-1	1
24	BEJUS2		Bejuco-2	
25	BERNNI	<i>Bernardia nicaraguensis</i>		
26	BOMBQU	<i>Bombacopsis quinata</i>		2
27	BURSSI	<i>Bursera simariba</i>		1
28	CALITE	<i>Calliandra tergemina</i>		
29	CAMPAN		Campanillo	
30	CAPITA		Capitana	
31	CAPPFR	<i>Capparis frondosa</i>		
32	CARYSP	<i>Caryca sp</i>		
33	CASECY	<i>Casearia corymbosa</i>		1
34	CASSGR	<i>Cassia grandis</i>		1
35	CEBILL		Cebillo	
36	CECRPE	<i>Cecropia peltata</i>		2
37	CEDROD	<i>Cedrela odorata</i>		2
38	CEIBPE	<i>Ceiba pentandra</i>		1
39	CELTRR	<i>Celtis trinervia</i>		
40	CHAPER		Chapernil	
41	CHUMI		Chumico	
42	CITRAU	<i>Citrus aurantium</i>		
43	CITRSP	<i>Citrus sp</i>		1
44	COCCSP	<i>Coccoloba sp.</i>		
45	COCCS2	<i>Coccoloba sp2</i>		2
46	COCHVI	<i>Cochlospermum vitifolium</i>		1
47	CORDAL	<i>Cordia alliodora</i>		1
48	CORDPA	<i>Cordia panamensis</i>		1
49	CORDSP	<i>Cordia sp.</i>		1
50	CROSSP	<i>Crossopetalum sp</i>		
51	CUCHAR		Cucharilla	1
52	DALBRE	<i>Dalbergia retusa</i>		1
53	DESCON		Desconocido	2
54	DESCON		Desconocido 11	2
55	DESCON		Desconocido 6	2
56	DICHMO	<i>Dichapetalum morenoi</i>		
57	DIOSSA	<i>Diospyros salicifolia</i>		1
58	DIPHAM	<i>Diphyxa americana</i>		1
59	EDIOND		Hediondo	
60	ENTECEY	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>		1
61	EUGEMO	<i>Eugenia monticola</i>		
62	EUGESL	<i>Eugenia salamensis</i>		2
63	FALSOG		Falso guayabo	
64	FALSOH		Falso higeron	
65	FLORBL		Flor blanca	
66	GLIRSE	<i>Gliricidia sepium</i>		2
67	GMELAR	<i>Gmelina arborea</i>		1
68	GRIETA		Grietado	
69	GUAZUL	<i>Guazuma ulmifolia</i>		1
70	HAMEPA	<i>Hamelia patens</i>		1
71	HETPOB	<i>Heteropterys obovata</i>		
72	HIGERI		Higerilla	
73	HOJAFI		Hoja fina	1
74	HOJAGR		Hoja grande	
75	HORMIG		Hormigón	
76	HORMIL		Hormiguillo	
77	HYMACO	<i>Hymenaea courbaril</i>		2
78	INGASA	<i>Inga sapindoides</i>		1
79	INGASP	<i>Inga sp.</i>		1

Anexo 2. Continuación ...

80	JAVONC		javoncillo	
81	JOCOTI		Jocotillo	
82	JUCHY		Juchy	
83	LIPPCA	<i>Lippia cardiostegia</i>		2
84	LASIFR	<i>Lasianthaea fruticosa</i>		2
85	LONCAC	<i>Lonchocarpus acuminatus</i>		2
86	LONCCO	<i>Lonchocarpus castaricensis</i>		2
87	LONCPH	<i>Lonchocarpus phaseolifolius</i>		2
88	LONCPA	<i>Lonchocarpus parviflorus</i>		2
89	LYSIDI	<i>Lysiloma divaricatum</i>		2
90	MACHAC	<i>Machaerium acuminatum</i>		2
91	MACHKE	<i>Machaerium kegelii</i>		2
92	MACHMI	<i>Machaerium microphyllum</i>		2
93	MAMONC		Mamoncillo	
94	MARGNO	<i>Margaritaria nobilis</i>		1
95	MATACA		Mata cartago	
96	MAYTRE	<i>Maytenus reconlita</i>		1
97	MICOSP	<i>Miconia sp</i>		1
98	MOLINI		Molenillo	1
99	MORAES		Mora espino	2
100	MORILL		Morillo	
101	MORUCE	<i>Morus celtidifolia</i>		
102	MOSTRE		Mostrenco	
103	MYRRFL	<i>Myrciaria floribunda</i>		2
104	MYROFR	<i>Myrospermum frutescens</i>		2
105	NECTME	<i>Nectandra membranacea</i>		
106	NECTSP	<i>Nectandra sp</i>		2
107	OCHRPY	<i>Ochroma pyramidale</i>		1
108	OCOMOC		Ocornoco	
109	OCOT01	<i>Ocotea sp.</i>		
110	OCOTSP	<i>Ocotea sp1</i>		1
111	OCOTVE	<i>Ocotea veraguensis</i>		
112	PASTOR		Pastorilla	
113	PISCCA	<i>Piscidia carthagenensis</i>		
114	PITHHY	<i>Pithecellobium hymenaeifolium</i>		1
115	PSEBSE	<i>Pseudobombax septenatum</i>		
116	PSESGU	<i>Pseudosamanea guachupele</i>		
117	PSIDGU	<i>Psidium guajava</i>		1
118	PTERMI	<i>Pterocarpus michelianus</i>		2
119	REHTR	<i>Rehdera trinervis</i>		1
120	SAMASA	<i>Samanea saman</i>		
121	SAPDSA	<i>Sapindus saponaria</i>		2
122	SAPIGL	<i>Sapium glandulosum</i>		1
123	SAPISP	<i>Sapium sp</i>		1
124	SCHIPA	<i>Schizolobium parahyba</i>		1
125	SCIAEX	<i>Sciadodendron excelsum</i>		2
126	SENNHA	<i>Senna hayesiana</i>		1
127	SENNPA	<i>Senna pupillosa</i>		1
128	SERJSP	<i>Serjania sp</i>		
129	SIDECA	<i>Sideroxylon Camiri</i>		
130	SOGAAL		Soga alcanfor	
131	SPONMO	<i>Spondias mombin</i>		2
132	SPONPU	<i>Spondias purpurea</i>		2
133	SPONSP	<i>Spondias sp1</i>		
134	SPONS2	<i>Spondias sp2</i>		
135	STARFR	<i>Stachytarpheta frantzii</i>		
136	STEMOB	<i>Stemmadenia obovata</i>		2
137	TABACO		Tabacon	
138	TABEOC	<i>Tabebuia ochracea</i>		1
139	TABERO	<i>Tabebuia rosea</i>		1
140	TABESP	<i>Tabebuia sp.</i>		1
141	TABES2	<i>Tabebuia sp2</i>		2
142	TABES3	<i>Tabebuia sp3</i>		
143	TAPIMY	<i>Tapirira myriantha</i>		
144	TAPITA		Tapita	
145	TEMPAT		Tempate	
146	TERCIO		Terciopele	
147	TERMOB	<i>Terminalia obtusa</i>		
148	THOUDE	<i>Thouinidium decandrum</i>		1
149	TIGUIL		Tiguilote	
150	TREMMI	<i>Trema micrantha</i>		
151	TRICAM	<i>Trichilia americana</i>		1
152	TRICGL	<i>Trichilia glabra</i>		1
153	TRICMA	<i>Trichilia maritima</i>		
154	TRICSP	<i>Trichilia sp</i>		1
155	VERNPA	<i>Vernonia patens</i>		1
156	VISMBA	<i>Vismia baccifera</i>		1
157	ZANCOY		Zancoya	

Código del tipo de bosque al que pertenece la especie: (1) Guáncimolauré; (2) Chapernal. La matriz para el análisis vegetación estuvo conformada por 86 especies presentes en más de un bosque y con dap \geq 10 cm

Anexo 3. Valores estimados de riqueza e índices de diversidad por cada parche de bosque. Son muestras de 0.12 ha por parche y $dap \geq 5$ cm

Nº	Bosque (código)	Edad abandono (años)	Riqueza			Diversidad	
			Especies (Nº)	Individuos por parche (Nº)	α Fisher	Shannon	Simpson
1	ER	5	15	124	4.465	1.781	3.973
2	FCH	5	13	55	5.374	2.202	8.583
3	JR	7	17	147	4.97	1.381	2.083
4	DM-II	9	30	182	10.225	2.614	7.278
5	CG-IV	10	15	94	5.035	1.946	4.492
6	JE	10	25	121	9.564	2.514	8.048
7	RM	10	20	91	7.921	1.877	3.176
8	VM-II	10	23	128	8.177	2.092	4.535
9	AA-I	14	20	244	5.175	1.881	4.073
10	BA	14	20	123	6.773	1.685	3.367
11	EA	15	20	224	5.311	1.347	2.673
12	EG-II	15	30	139	11.76	2.421	6.831
13	JQ-III	16	15	146	4.191	1.684	3.795
14	JQ-II	17	14	152	3.759	1.678	3.81
15	CG-II	18	18	90	6.766	2.371	8.19
16	CG-III	18	17	73	6.965	2.341	7.752
17	EG-I	18	18	136	5.56	2.086	5.741
18	AC	20	22	65	11.7	2.793	15.294
19	HC-I	20	23	150	7.579	2.617	11.02
20	HC-II	20	26	99	11.484	2.714	11.387
21	IG	20	14	208	3.386	1.383	2.694
22	CG-I	21	16	69	6.539	2.541	12.612
23	IA	23	32	121	14.2	2.513	5.649
24	VM-I	23	14	72	5.184	1.959	5.184
25	JQ-I	25	20	119	6.881	1.77	3.446
26	LA	25	11	205	2.486	0.861	1.513
27	TC	31	21	60	11.484	2.285	5.071
28	DM-I	32	28	163	9.735	1.683	2.3
29	WV-I	34	17	187	4.543	1.331	2.168
30	HA	40	29	142	11.025	2.363	5.537

Anexo 4. Características de los sitios evaluados en el área de estudio: son 30 parches de bosque secundario y 4 pasturas

ID	Nombre del propietario	Finca (código)	Edad abandono (años)	Distancia al bosque ripario (m)	Posición en cerro	Pendiente (%)	Exposición (cara al eje)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Composición florística ⁵
1	ERLINDO GONZALEZ	EG-I	18	200	medio	23	NO 300	330	0.95567	0.37365	guácimolaurel
2	ERLINDO GONZALEZ	EG-II	15	150	medio	32	NO 310	270	0.95480	0.37513	guácimolaurel
3	ISAC GONZALEZ	IG	20	100	medio	46	NO 340	390	0.95345	0.37345	guácimolaurel
4	WILLIAN VENEGAS	WV-I	34	70	medio	26	NO 295	400	0.95488	0.38743	chapernal
5	TULLIO CAMPOS	TC	31	100	medio	22	NO 273	300	0.94860	0.38340	guácimolaurel
6	HERMANOS CAMPOS	HC-I	20	100	medio	37	SE 150	286	0.94853	0.37318	chapernal
7	HERMANOS CAMPOS	HC-II	20	300	medio	53	SO 243	223	0.94913	0.37430	guácimolaurel
8	JOSE ROJAS	JR	7	90	medio	31	SE 145	297	0.94565	0.38435	chapernal
9	VICTOR MORA	VM-I	23	250	cima	11	SO 185	440	0.93982	0.36180	chapernal
10	DAGO MORA	DM-I	32	150	cima	27	NO 330	395	0.94247	0.36325	chapernal
11	DAGO MORA	DM-II	9	240	medio	61	NO 275	343	0.94407	0.36657	chapernal
12	JORGE QUESADA	JQ-I	25	150	medio	39	SE 95	345	0.93832	0.38050	guácimolaurel
13	JORGE QUESADA	JQ-II	17	100	medio	39	SE 95	271	0.93820	0.37833	guácimolaurel
14	JORGE QUESADA	JQ-III	16	130	medio	44	SE 110	258	0.93643	0.37860	guácimolaurel
15	VICTOR MORA	VM-II	10	180	medio	49	NO 290	365	0.93992	0.36317	guácimolaurel
16	ANTONIO ARGUEDAS	AA-I	14	600	cima	40	SE 140	398	0.92150	0.39860	chapernal
17	HNOS. ARGUEDAS	HA	40	100	cima	30	SE 100	530	0.92942	0.39692	chapernal
18	ERESVIDA ARGUEDAS	EA	15	170	medio	54	SO 240	230	0.91863	0.40280	guácimolaurel
19	JUAN ELIZONDO	JE	10	120	medio	23	NE 35	270	0.96648	0.38438	chapernal
20	CARLOS GONZALEZ	CG-I	21	700	medio	51	SO 230	354	0.97298	0.38135	guácimolaurel
21	CARLOS GONZALEZ	CG-II	18	300	medio	43	SE 110	322	0.96908	0.38520	guácimolaurel
22	CARLOS GONZALEZ	CG-III	18	200	medio	55	SE 110	325	0.97570	0.38522	chapernal
23	ANTONIO CARRILLO	AC	20	200	medio	40	SO 190	280	0.96525	0.37692	guácimolaurel
24	CARLOS GONZALEZ	CG-IV	10	300	medio	56	NE 40	342	0.97338	0.38872	guácimolaurel
25	ISIDRO ANCHIA	IA	23	100	medio	45	SO 240	298	0.96343	0.37405	guácimolaurel
26	LUIS ANCHIA	LA	25	270	medio	45	NE 85	405	0.95918	0.38522	chapernal
27	RAFAEL MONTERO	RM	10	250	medio	52	SE 135	330	0.96000	0.38108	guácimolaurel
28	FABIO CHACON	FCH	5	400	medio	27	NE 70	254	0.94900	0.38423	guácimolaurel
29	EDUARDO ROJAS	ER	5	200	medio	67	SO 275	169	0.91763	0.37277	guácimolaurel
30	BOLIVAR ARGUEDAS	BA	14	250	medio	38	SO 224	220	0.92047	0.41072	guácimolaurel
31	WILLIAN VENEGAS	WV-II	0	100	medio	15	NO 280	240	0.95175	0.38187	Jaragua
32	VICTOR MORA	VM-III	0	100	medio	37	NE 20	214	0.93977	0.36760	Jaragua
33	ANGEL MOLINA	AM	0	150	medio	33	SE 110	310	0.97185	0.38122	Jaragua
34	ANTONIO ARGUEDAS	AA-II	0	250	medio	37	SE 140	215	0.91938	0.39512	Jaragua