

Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica

Composición, diversidad y especies maderables

Vanessa Granda Moser
Bryan Finegan
Zayra Sherlly Ramos Bendaña
Guillermo Detlefsen
Ademar Molina

Serie técnica.
Boletín técnico no. 78

Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica

Composición, diversidad y especies maderables

Vanessa Granda Moser
Bryan Finegan
Zayra Sherly Ramos Bendaña
Guillermo Detlefsen
Ademar Molina

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)
División de Investigación y Desarrollo
Turrialba, Costa Rica
2015

CATIE no asume la responsabilidad por las opiniones y afirmaciones expresadas por los autores en las páginas de este documento. Las ideas de los autores no reflejan necesariamente el punto de vista de la institución. Se autoriza la reproducción parcial o total de la información contenida en este documento, siempre y cuando se cite la fuente.

© Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, 2015

ISBN 978-9977-57-648-0

333.75

P861 Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica : composición, diversidad y especies maderables / Vanessa Granda Moser... [et al.]. -- 1º ed. -- Turrialba, C.R : CATIE, 2015.
56 p. : il. -- (Serie técnica. Boletín técnico / CATIE ; no.78)

ISBN 978-9977-57-648-0

1. Bosques – Ordenación forestal – Costa Rica. 2. Bosques – Sucesión ecológica.
3. Uso múltiple del bosque – Costa Rica. I. Granda Moser, Vanessa.
II. Finegan, Bryan. III. Ramos Bendaña, Zayra Sherlly. IV. Detlefsen, Guillermo.
V. Molina, Ademar. IV. CATIE. V. Título. VI. Serie.

Créditos:

Producción general:

Lorena Orozco Vílchez

Diagramación:

Rocío Jiménez Salas

Oficina de Comunicación e incidencia

Revisión técnica:

Braulio Vílchez Alvarado

Sergio Vílchez Mendoza

Fotografía de la portada

Bryan Finegan

División de Investigación y Desarrollo

Sede Central, CATIE

www.catie.ac.cr

Contenido

Resumen	4
Summary	6
Introducción	8
Regeneración de bosques secundarios tropicales	9
Metodología	11
El área de estudio	11
Muestreo de la vegetación	13
Variables ambientales y de uso anterior	14
Análisis de datos	15
Caracterización de los bosques secundarios en la península de Nicoya	18
Resultados generales	18
Identificación de tipos de bosque	19
Riqueza y diversidad de los bosques secundarios	24
Estructura de los bosques e implicaciones en la dinámica de sucesión	26
Características poblacionales de las especies principales	27
Especies de importancia para las personas entrevistadas	30
Relación entre el espacio y la composición florística y factores antrópicos y ambientales	31
Conclusiones	40
Recomendaciones	42
Bibliografía	43
Anexos	48
Anexo 1. Encuesta georreferenciada para propietarios de bosques secundarios en la península de Nicoya, Costa Rica	48
Anexo 2. Estadísticos descriptivos	51

Resumen

Este estudio se llevó a cabo en la península de Nicoya en Costa Rica, un paisaje sometido a la restauración forestal desde la década de 1970 cuando los cambios en las fuerzas del mercado y el entorno político nacional llevaron al colapso de la ganadería en la zona.

El estudio determinó, en primer lugar, cómo varían las características ecológicas de los bosques secundarios a través del paisaje en relación con factores ambientales y espaciales, el uso previo del sitio y la edad desde el abandono. En segundo lugar, mediante datos en cronosecuencia se hicieron estimaciones preliminares de la productividad y tasas de crecimiento de las especies en estos bosques. Por último, se identificaron las implicaciones de los resultados para la prestación de servicios de los ecosistemas, los medios de subsistencia y las políticas de conservación y uso sostenible de los bosques, incluyendo el pago por servicios ambientales.

Para cumplir con los objetivos propuestos se establecieron 53 parcelas temporales de muestreo de 0,12 ha en bosques secundarios ubicados en un rango altitudinal de 54-828 msnm en un paisaje de 200.000 ha. La mayor parte de las parcelas se ubicaron en la zona de vida bosque húmedo tropical. En cada parcela se midieron e identificaron todos los árboles ≥ 5 cm dap. Además, se tomó una muestra de suelo a 30 cm de profundidad para determinar las características del suelo. Se consideraron 19 variables bioclimáticas con una resolución aproximada de 1 km² obtenidas de la base de datos en línea Worldclim. La información relacionada con edad aproximada de cada bosque, historia, intensidad del uso agropecuario y especies arbóreas de valor para la población local se obtuvo mediante entrevistas semiestructuradas con los propietarios.

Los resultados demostraron que estos nuevos bosques albergan especies arbóreas adaptadas a los paisajes agrícolas y no especies propias del

bosque original. Esta adaptación es producto de factores como el uso potencial, la dispersión de semillas por el viento o ganado, la capacidad de rebrote y la reproducción temprana. Así se ha generado una flora arbórea secundaria similar a la encontrada en bosque seco secundario. Esta flora es dominada por especies de baja o media altura en la edad adulta, lo cual limita su potencial para el servicio de secuestro y almacenamiento de carbono.

Los gradientes de las condiciones del suelo, el clima y la intensidad de uso se asocian con diferentes tipos florísticos de bosques, aunque las especies comunes están presentes en todas partes. Estos tipos de bosque no son una secuencia sucesional sino que difieren en cuanto a diversidad florística, aunque se sugiere que la composición de especies puede variar sin tener un marcado efecto en la productividad estimada con base en el área basal. La edad de los bosques es una variable predictora fuerte de la diversidad de especies, pero la partición de la variación demostró que la intensidad de uso, el clima y el suelo pueden ser igualmente importantes.

Los productores informaron de una amplia variedad de usos potenciales para las especies arbóreas de estos bosques: 50 especies para la construcción; 48 para bioenergía, 40 para postes y 34 para ebanistería. A pesar de ello, el potencial de estos bosques para el aprovechamiento sostenible de madera sostenible depende en gran medida de especies comunes como *Schizolobium parahyba*, una especie asociada con suelos muy ácidos, y *Cordia alliodora*, probablemente regenerada en los pastos antes de su abandono. Las especies maderables de alto valor que caracterizaron los bosques originales, como *Dalbergia retusa* y *Swietenia macrophylla*, tienen muy baja abundancia en la regeneración secundaria. Las intervenciones silvícolas y el pago por servicios ambientales se perfilan como la forma de mejorar la prestación de servicios de los ecosistemas de bosques restaurados en pastizales abandonados.

Summary

Management potential of forests restored by natural secondary succession in Guanacaste, Costa Rica: composition, diversity and timber species

This study was carried out in the Nicoya peninsula, Costa Rica, a landscape undergoing forest restoration since the 1970s when changes in market forces and the national policy environment caused the collapse of cattle ranching in the area.

Three objectives were sought with this study: firstly, to determine how the ecological characteristics of secondary forests vary across the landscape in relation to environmental and spatial factors, previous use of land, and stand age. Secondly, to preliminarily estimate, using chrono-sequence data, the stand productivity and species growth rates. Thirdly, to identify the implications on the provision of ecosystem services, livelihoods and policies for conservation and sustainable use of forests, including payment for environmental services.

To cope with the objectives, 53 temporary sample plots of 0.12 ha were established in secondary forests located over an altitudinal range of 54-828 masl in a 200,000 ha landscape. Most of the plots were located in the tropical moist forest life zone. All trees ≥ 5 cm dbh were measured and identified in each plot. Also, a soil sample was taken at 30 cm depth to determine soil characteristics; 19 bioclimatic variables with an approximate resolution of 1 km² were obtained from the Worldclim online database. Information related to age of forest, history, agricultural use intensity, and tree species of value to local people, was obtained with semi-structured interviews to farm owners.

Our results showed that these new forests house tree species adapted to agricultural landscapes, but not species from the original forest. This adaptation is the result of factors such as potential use, seed dispersal by wind or cattle, resprouting capacity and early reproduction. A very distinct secondary tree flora, similar to that in secondary dry forest, has appeared. This flora is dominated by low to medium height species as adults, which limit the potential for carbon sequestration and storage services.

Gradients of soil condition, climate and site use intensity are associated with floristically different forest types; though common species are present everywhere. These forest types are not a successional sequence but they differ in floristic diversity species composition may though vary with no evident effect on stand basal area productivity. Forest age is a strong predictor of species diversity; nonetheless, variation partitioning showed that site use intensity, climate and soil may be equally important.

A wide variety of potential uses for secondary forest tree species was reported by farmers interviewed, including 50 species for construction; 48 for bioenergy, 40 for poles and 34 for cabinetmaking. However, these forests potential for sustainable timber harvesting depends heavily on common species such as *Schizolobium parahyba*, a species associated with very acid soils, and *Cordia alliodora*, probably regenerated in pastures before abandonment. High-value timber species characteristic in the original forests, such as *Dalbergia retusa* and *Swietenia macrophylla*, are very low represented in secondary regeneration. Silvicultural interventions and payment for ecosystem services may be good ways to improve the provision of ecosystem services from restored forests on abandoned pastures.

Introducción

La recuperación de los bosques secundarios en pastizales abandonados se ha convertido en un proceso clave para múltiples servicios de los ecosistemas y los medios de vida de la población rural en los trópicos. Sin embargo, el conocimiento de los factores que interactúan en la restauración de los paisajes a través de la sucesión secundaria, a diferencia de los rodales individuales, sigue siendo deficiente. Estos factores y sus interacciones deben ser entendidos si se quiere conocer el potencial de los bosques secundarios para la prestación de servicios de los ecosistemas desde lo local a lo global.

Mediante este estudio buscamos respuesta a la siguiente pregunta principal: ¿De qué manera las características ecológicas de los bosques secundarios varían en el paisaje en cuanto a los factores de clima y de suelo, la historia de uso del sitio, las variables espaciales y la edad del rodal? Las respuestas a esta pregunta principal se relacionan con la provisión de servicios ecosistémicos, los medios de subsistencia de los agricultores y las políticas de conservación y uso sostenible de los bosques, incluyendo el pago por servicios ambientales (PSA).

El presente estudio pretende identificar los factores principales que influyen en las características ecológicas de bosques restaurados a través de la sucesión en los paisajes de la península de Nicoya en el noroeste de Costa Rica. Con base en los resultados, se considera el potencial de estos bosques para el manejo con diferentes objetivos. La península de Nicoya es un entorno ideal para la determinación de las respuestas a la pregunta planteada pues es representativa, desde el punto de vista biofísico, de gran parte de la costa del Pacífico de América Central.

El bosque húmedo tropical de la península se convirtió a la ganadería alrededor de la década de 1960; sin embargo, los cambios en las fuerzas del mercado mundial y regional, así como las políticas del gobierno condujeron al abandono de grandes áreas de pastizales a partir de la década de 1970. Rápidamente, las especies del bosque secundario empezaron a colonizar los pastizales abandonados y ahora son la cubierta predominante del suelo. Organizaciones locales han apoyado este proceso de restauración del paisaje, básicamente por interés en la regulación del suministro de agua para uso doméstico y agrícola. También existe una industria forestal local vigorosa, basada principalmente en la producción de teca (*Tectona grandis*) en plantaciones. El CATIE ha apoyado este proceso a través de proyectos forestales desde la década de 1980, y ahora está en una posición ideal para proporcionar el conocimiento necesario para promover la gestión de los bosques secundarios y dar respuesta a preguntas clave mediante la investigación y sistematización de los resultados de investigaciones anteriores.

Objetivos del estudio

1. Determinar las variaciones de las características ecológicas de los bosques secundarios a través del paisaje en relación con factores ambientales y espaciales, el uso previo del sitio y la edad desde el abandono.
2. Calcular, mediante datos en cronosecuencia, la productividad y tasas de crecimiento de las especies en estos bosques.
3. Identificar las implicaciones de los resultados para la prestación de servicios de los ecosistemas, los medios de subsistencia y las políticas de conservación y uso sostenible de los bosques, incluyendo el pago por servicios ambientales.

Regeneración de bosques secundarios tropicales

Los bosques tropicales albergan la mayoría de las comunidades de plantas ricas en especies del mundo (LaFrankie et al. 2006), pero la estructura y dinámica de la vegetación se ve fuertemente afectada por la transformación de la cobertura forestal a otros usos de la tierra. La operación de la gama actual de impulsores de cambio global causa la degradación, fragmentación y pérdida de la biodiversidad de los ecosistemas forestales, junto con los servicios ecosistémicos que ellos proveen (Reyers 2004, Díaz et al. 2015). No obstante, en algunas zonas del mundo hay una creciente expansión y recuperación de bosques secundarios en áreas agrícolas y ganaderas abandonadas (MEA 2005). Estos procesos de restauración proveen una alternativa para mitigar la extinción de especies causada por la disminución de los hábitats de los bosques primarios (Wright y Muller-Landau 2006) y para recuperar la riqueza y diversidad forestal (Barlow et al. 2007, Chazdon et al. 2009), así como los preciados productos forestales y otros servicios ecosistémicos (Finegan 1992, Smith et al. 1997, Lugo y Helmer 2004, Chazdon 2014).

Los bosques secundarios se regeneran a través de los procesos de sucesión, en los cuales se desarrollan cambios en la composición, estructura, diversidad y procesos ecológicos de la vegetación a través del tiempo (Janzen 1988, Finegan 1996, Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon 2014). En los neotrópicos la vegetación de segundo crecimiento presenta características comunes en las primeras fases sucesionales. En bosques lluviosos, los árboles dominantes de los primeros años de la sucesión son especies pioneras de vida corta pertenecientes a taxones característicos como *Cecropia*, *Vismia* y *Ochroma*. Estos son reemplazados por pioneras longevas de géneros como *Inga*, *Laetia* y *Vochysia* (Finegan 1996, Mesquita et al. 2001, OIMT 2002). En bosques secos no suele haber una etapa inicial de dominancia por especies de vida corta; las primeras especies en colonizar áreas agropecuarias abandonadas pueden ser dominantes durante décadas o hasta siglos, con una gran representación de especies de la familia Fabaceae (Janzen 1988, Powers et al. 2009).

Estudios basados en el muestreo de cronosecuencias la evaluación simultánea de bosques de diferentes edades que crecen en ambientes comparables han permitido inferir cómo los cambios en la estructura y composición de especies de los bosques secundarios se producen durante los procesos de sucesión (Guariguata y Ostertag 2001, Chazdon et al. 2007). Algunas investigaciones reportan que las tasas de recuperación de los bosques secundarios son relativamente rápidas en términos de área basal y biomasa aérea (Guariguata et al. 1997, Aide et al. 2000, Letcher y Chazdon 2009). La riqueza de especies puede también recuperarse conforme avanza el periodo de abandono; sin embargo, la composición de especies puede ser diferente por mucho tiempo, o tal vez nunca alcanzar la riqueza del bosque original (Brown y Lugo 1990, Finegan 1996, Pascarella et al. 2000, Marín-Spiotta et al. 2007). Los procesos de colonización producen cuellos de botella de diversidad genética en las poblaciones de especies dominantes, ya que la regeneración depende de pocos árboles madres cercanos al sitio (Sezen et al. 2005). Esta pérdida de diversidad genética puede, sin embargo, recuperarse con el paso del tiempo (Davies et al. 2013).

La recuperación de los atributos del bosque a través de la sucesión secundaria se ve determinada por varios factores interactuantes. Por ejemplo, la variación fenológica de las especies, así como las limitaciones espaciales para la dispersión, podrían ser causas de la alta variabilidad florística entre rodales de bosque secundario (Guariguata y Ostertag 2002). En la agricultura migratoria, los rebrotes de tocones y raíces juegan un papel importante en la regeneración del bosque (Brown y Lugo 1990, Kammesheidt 1999, Miller y Kauffman 1998, Finegan y Nasi 2004). Factores abióticos como el régimen de lluvias, la irradiación solar, el microclima, las sequías estacionales, la altitud y el déficit de nutrientes a causa del uso intensivo del suelo pueden retrasar la recuperación de la composición de especies (Hooper 2008). Otros factores, como las condiciones del sitio, los incendios, la historia y estructura del paisaje, el banco de semillas (incluidas las especies exóticas), la historia de vida de las especies (Finegan 1996) y la competencia agresiva de pastos en las áreas abandonadas (Holl 1999, Ferguson et al. 2003), son determinantes en la restauración de los bosques secundarios.

Dentro de este contexto, la caracterización florística contribuye a entender cómo influyen los factores ambientales y geográficos (espaciales) en las tasas de cambio de las comunidades de especies de un punto a otro en el espacio y en el tiempo (Matteucci y Colma 1982). Los procesos de recambio pueden ser determinados por los atributos de las especies y su adaptación al medio ambiente (ensamblaje de nichos) (Tilman 1982), o por los efectos de eventos estocásticos (ensamblaje por dispersión) (Hubbell 2001). Dentro del contexto de estos modelos de ensamblaje de comunidades –de restauración en el presente contexto es sorprendente que a pesar del desarrollo

de un diálogo mundial sobre la restauración de paisajes forestales (Lamb et al. 2005, Rodrigues et al. 2009, Holl y Aide 2011) existe poco conocimiento de cómo y por qué las características de los bosques secundarios varían a través de esos paisajes (entre las pocas excepciones figuran Powers et al. 2009 y Dupuy et al. 2012 ambos en bosques secos). La caracterización y tipificación de los bosques secundarios debiera contribuir a entender el papel que desempeñan los factores ambientales, espaciales y antrópicos en la restauración de la vegetación secundaria: este es un punto clave para la rehabilitación de los servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad (Chazdon 2014).

Metodología

El área de estudio

El estudio se desarrolló en la parte central y sur de la península de Nicoya, ubicada al noroeste de Costa Rica, entre las coordenadas 9,6-9,8° de latitud norte y 85,6-84,8° de longitud oeste (Figura 1). Sus límites naturales son el océano Pacífico al oeste y sur y el golfo de Nicoya al este. Tiene una extensión de 262.300 ha y abarca los cantones de Nicoya, Hojancha, Nandayure, Cóbano y Paquera (ITCR 2008). Este estudio se llevó a cabo en paralelo con un análisis de la política y los factores legales que condicionan la aplicación del manejo de los bosques secundarios para la producción sostenible en la misma región (Henaó et al. 2015).

El clima de la zona presenta temperaturas medias anuales de 24 a 27°C y precipitaciones medias anuales que oscilan entre 1500 mm hasta cerca de 4000 mm, con períodos de estacionalidad bien definidos. La estación seca comienza a finales de diciembre y termina en abril, mientras que la estación lluviosa abarca los meses restantes del año (IMN 2012).

La mayor parte del área de estudio abarca la zona de vida bosque húmedo tropical (bh-T) (Holdridge 1978). En algunas secciones de la zona de estudio más cercanas a las costas se encuentra bh-T con transición a seco, en tanto que en las partes montañosas del suroeste de la península se encuentra la zona de vida bosque muy húmedo premontano (bmh-P) (ITCR 2008).

La mayor parte de la península se encuentra entre 100 y 200 msnm; no obstante, en la sección central se forma una fila montañosa que va desde 300 hasta 900 msnm. Esta zona montañosa representa la separación entre la vertiente del Pacífico y las llanuras que limitan con el golfo de Nicoya (Blanco y Mata 1994). El suelo de la parte centro-sur de la península pertenece principalmente al orden alfisol, de fertilidad moderada a buena y pH

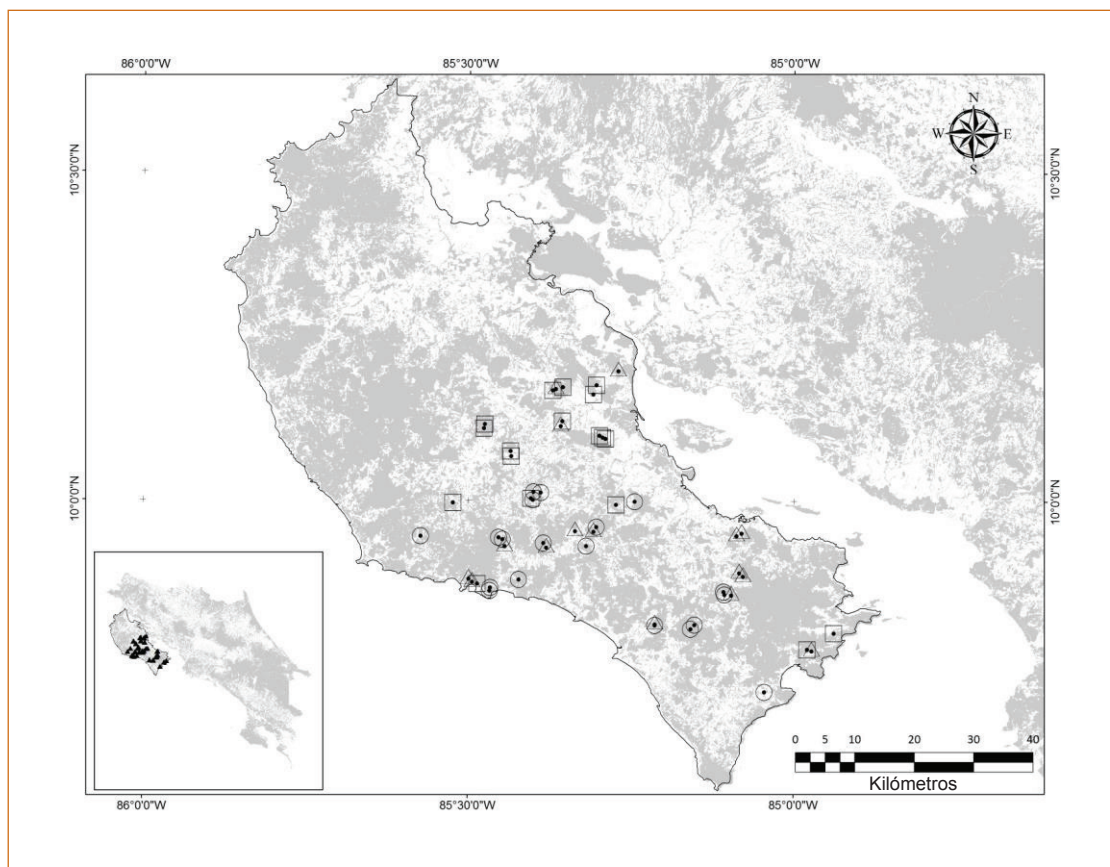


Figura 1. Mapa de la zona de estudio y ubicación de las parcelas

Los símbolos muestran los tres tipos de bosque identificados: *Schizolobium-Miconia* (círculos), *Semialarium-Lonchocarpus* (cuadrados) y *Guazuma* (triángulos). Áreas grises: cobertura forestal; áreas blancas: cobertura no forestal. La distancia mínima entre las parcelas de muestreo fue de 300 m.

cercano a la neutralidad; con alto contenido de magnesio, medio de potasio y deficiente de fósforo; la acidez es baja; el contenido de materia orgánica es alto y la densidad aparente muy baja ($0,84 \text{ g cm}^{-3}$) (Soudre 2004, Bertsch et al. 1993).

Buena parte de la cobertura forestal de la península corresponde a bosques secundarios resultantes del proceso de regeneración natural que se inició en la región en los años de 1980. Durante las décadas de 1960 y 1970, la región fue casi totalmente deforestada debido a la expansión de las fincas ganaderas para la producción de carne para la exportación (Arroyo-Mora et al. 2005, Calvo-Alvarado et al. 2009). Posteriormente, con la caída internacional de los precios de la carne, se abandonaron las pasturas, principalmente

en áreas agrícolas marginales, lo que originó un proceso de regeneración natural que ha llevado a la formación de bosques en diferentes estados de sucesión. Para el período 1979-1986 se reportó un incremento de la cobertura forestal del 1,63% anual y del 4,91% anual para el periodo 1986-2000 (Arroyo-Mora et al. 2005). Actualmente, alrededor de un 55% de la península de Nicoya se encuentra bajo cobertura forestal (CATIE 2010).

Además del abandono de pasturas degradadas a la regeneración natural del bosque, el establecimiento de plantaciones forestales también ha sido una alternativa viable de uso de la tierra, como respuesta a los cambios en la estructura social de la región. Después de la caída de la industria de la carne, se dio un cambio hacia una economía más urbanizada y orientada a servicios como el turismo y la industria inmobiliaria. En parte, dicho cambio tuvo que ver también con las modificaciones sufridas por las políticas de conservación, tanto nacionales como internacionales (Calvo-Alvarado et al. 2009). La mayor parte de las plantaciones forestales corresponden a dos especies exóticas: *Tectona grandis* y *Gmelina arborea*, aunque también se encuentran plantaciones de especies nativas como el pochote (*Bombacopsis quinata*) y el gallinazo (*Schizolobium parahyba*). Actualmente en la península de Nicoya existen al menos 30 viveros forestales que comercializan plantas para el establecimiento de plantaciones forestales dentro y fuera del país (CATIE 2010).

El estudio se inició con la revisión de información secundaria sobre propiedades que tuvieran al menos un parche de bosque secundario superior a dos hectáreas de extensión. Los registros fueron proporcionados por el Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG) y los centros agrícolas cantonales de la península de Nicoya. Luego se hizo un reconocimiento de las áreas de vegetación secundaria a partir de los mapas de zonas de vida, cobertura forestal y elevación de la península de Nicoya que forman parte del Atlas de Costa Rica (ITCR 2008). La estratificación para el muestro se basó en la zona de vida bh-T, por ser la predominante y de mayor cobertura vegetal. Se escogió un rango altitudinal desde el nivel del mar hasta 800 msnm y pendientes en el rango 0-45° para restringir el estudio a bosques potencialmente disponible para actividades de manejo forestal.

Muestreo de la vegetación

En un total de 25 propiedades, se establecieron 53 parcelas temporales de forma rectangular (60 m x 20 m, 0,12 ha), distanciadas al menos 300 m entre parcelas. Para la instalación se evitaron las condiciones atípicas del terreno, como áreas anegadas y áreas donde se evidencie un grado anómalo de desarrollo del bosque (Sesnie et al. 2009); también se evitaron los bosques

ribereños –de hecho, las parcelas se ubicaron a una distancia mayor a 50 m de los cursos de agua y las áreas con pendientes mayores al 100% (45°) para obviar alteraciones por derrumbes o deslizamientos.

En cada parcela se evaluó el diámetro a la altura del pecho (dap) medido a 1,30 m desde el nivel del suelo; para los análisis se consideraron todos los individuos con ≥ 5 cm dap. La identificación de especies en campo se realizó con la ayuda de Ademar Molina, baquiano de la zona. De las especies que no pudieron ser identificadas en campo, se colectaron muestras botánicas para su análisis e identificación por parte de Nelson Zamora, botánico del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica.

Variables ambientales y de uso anterior

Para conocer la historia de uso de cada sitio antes del abandono, así como la edad de los parches de bosque secundario, se aplicaron 53 encuestas georreferenciadas. En la encuesta (Anexo 1) se registró información sobre las condiciones del parche de bosque por finca (ubicación, extensión, pendiente, historia de uso, ocurrencia de incendios, aplicación de chapias y edad de abandono). Además se consultó con las/los propietarios el número de cabezas de ganado que mantenían al inicio y al final del año antes del abandono; así como también el período de pastoreo y número de rotaciones. Finalmente, se preguntó por la preferencia en cuanto a las especies del bosque secundario, razones de tal preferencia y posibles usos de las especies mencionadas.

En cada parcela se colectaron tres muestras de suelo a una profundidad de 30 cm; las muestras se mezclaron para homogeneizarlas y obtener una muestra compuesta por parcela (Henríquez y Cabalceta 2012). La profundidad del suelo se midió con una varilla metálica de 1,10 m de largo en cada uno de los sitios de muestreo de suelo (Sesnie et al. 2009) y se clasificó la profundidad en cuatro categorías: a) profundo >90 cm, b) moderadamente profundo 50-90 cm; c) superficial, 25-50 cm y d) muy superficial <25 cm (Ramos y Finegan 2006).

En el Laboratorio de Suelos del CATIE se analizó la textura de cada muestra de suelo con el método del hidrómetro de Bouyoucos. Además, se analizó el pH en agua; la acidez, Ca y Mg se obtuvieron en cmol (+) l^{-1} por medio de la extracción en cloruro de potasio 1M; el K, P, Zn, Cu, Mn y Fe se obtuvieron en mg l^{-1} por extracción de Olsen modificado en solución de pH 8,5; el porcentaje de C y N se determinó con el auto-analizador de C/N por combustión seca.

Las variables de clima, temperatura y precipitación se tomaron de capas provenientes de Worldclim ([http:// www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)), para el periodo 1950-2000, con una resolución espacial de 1 km², equivalente a 30 arcossegundos (Hijmans et al. 2005). Se utilizaron once variables de temperatura y ocho de precipitación. Cada parcela de muestreo asumió el valor de las variables climáticas correspondiente a sus coordenadas geográficas. La información de las capas de las variables bioclimáticas se manejó con el programa ArcGis 10,1.

Análisis de datos

Identificación de patrones de composición de los bosques

La composición de los bosques secundarios se exploró con la metodología aplicada y validada por Sesnie et al. (2009) y Chain-Guadarrama et al. (2012). Para caracterizar los tipos de bosque según composición florística se consideraron los individuos de árboles y palmas ≥ 5 cm dap; no se tomaron en cuenta las especies presentes en una sola parcela. El agrupamiento de las 53 parcelas según similitud florística se dio con los cálculos del índice de valor de importancia (IVI) simplificado, el cual consideró la suma de la abundancia relativa (individuos por parcela) y dominancia relativa (área basal) para cada especie en cada parcela. Con la tabla de composición florística según el IVI se realizó un análisis de conglomerados mediante el *software* InfoStat 2012 (Di Rienzo et al. 2012); como algoritmos de agrupamiento y distancia se utilizaron el de Ward y el de Bray-Curtis, respectivamente.

Mediante un análisis de especies indicadoras se validaron los tipos de bosque identificados (McCune y Grace 2002). Este análisis define las especies que más se asocian con cada tipo de bosque y permite identificar el número adecuado de grupos florísticos formados a través del agrupamiento. Cada tipo de bosque identificado con el análisis de conglomerados se nombró con las especies de mayor valor indicador (VI). Este análisis se realizó en el entorno de R (R 2008), librería "indicspecies" (Cáceres y Legendre 2009).

El análisis descriptivo se completó con un análisis de ordenación NMS (*nonmetric multidimensional scaling*), que permitió visualizar la distribución de las parcelas de muestreo en el espacio de la composición florística. Los resultados se representaron en un gráfico que evidencia la tendencia del agrupamiento de las parcelas más similares y las especies más importantes. El NMS se realizó mediante el *software* Qeco (Di Rienzo et al. 2010), con una tolerancia de 0.00001, dos dimensiones y un máximo de iteraciones de 10.

Estructura, riqueza y diversidad de los bosques

Para cada parcela de 0,12 ha se calculó el área basal, el número de individuos, la riqueza (número total de especies) y los índices de diversidad de Shannon y Simpson para los individuos >5 cm dap. Los valores de estas cinco métricas de la comunidad fueron comparados entre tipos de bosque mediante un análisis de varianza univariado (andeva), el cual permitió comprobar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas para cada una de las variables. Todos los análisis anteriores se realizaron en InfoStat versión 2012 (Di Rienzo et al. 2012). Además, para obtener el número de especies esperadas por esfuerzo de muestreo se construyeron curvas de rarefacción mediante el programa EstimateS versión 9.1 (Colwell 2013). Este programa permitió obtener también un rango de estimaciones del total de especies en el paisaje estudiado, tomando en cuenta los estimadores ACE, Chao 1 y Chao 2 y Jackknife (Colwell 2013). De esta manera, se estimó el porcentaje del total de especies detectadas por muestreo. Finalmente, se usaron regresiones para determinar las relaciones de las métricas de estructura y diversidad con la edad del rodal.

Características poblacionales de las especies principales

Para hacer descripciones de posibles patrones de desarrollo de las especies características de cada tipo de bosque, se obtuvieron y graficaron los valores medianos, mínimos y máximos del dap de todos los árboles de esas especies. Los árboles se agruparon en tres clases de edad: <20 años, 20-29 años y >30 años debido a que, por el tamaño pequeño de las parcelas de muestreo, no contenían suficientes árboles por especie para hacer este análisis a nivel de parcelas individuales.

Relación entre composición florística, diversidad y factores antrópicos y ambientales

Para la descripción de los gradientes de uso anterior de los sitios donde se encontró cada bosque, además de los gradientes ambientales de clima y suelo, se usó PCA (análisis de componentes principales CP) del *software* InfoStat 2012 (Di Rienzo et al. 2012). Los tipos de bosque delimitados por los análisis multivariados ya descritos se compararon, mediante análisis de varianza, con la altura sobre el nivel del mar y con todas las variables climáticas y de suelo medidas para el estudio.

Para determinar la importancia relativa de los factores ambientales (clima, suelo, elevación), espaciales y de historia de uso en cuanto a su influencia sobre la variación de la composición florística (*diversidad beta*; Legendre et al. 2005), así como de la riqueza de especies y de los dos índices de diversidad (*diversidad alfa*), se utilizó el análisis de la 'partición de la variación' (varpart) según Borcard y Legendre (2002) y Legendre et al. (2009). Este análisis toma en cuenta que, por una parte, los factores ambientales que

influyen en las características de la vegetación pueden presentar variación en el espacio correlacionada con la vegetación, pero sin ser el factor que la controla y, por otra parte, que la diversidad beta puede originarse en patrones de dispersión de semillas y otros factores históricos. O sea que la variación ambiental no es necesariamente la causa principal de la diversidad beta, aunque esté correlacionada con ella (Legendre et al. 2005). Por estas razones se requiere un análisis que permita determinar (Borcard et al. 1992):

- a. Qué proporción de la diversidad beta (o variación de otra variable de respuesta, como las tres métricas de diversidad alfa) presenta las mismas relaciones espaciales que la variación ambiental.
- b. Qué proporción de la diversidad beta (o variación de otra variable de respuesta) es explicada por la variación ambiental, independientemente de las variables espaciales.
- c. Qué proporción de la diversidad beta (o variación de otra variable de respuesta) es explicada por las variables espaciales.

Los valores relativos de estas proporciones permiten inferir si la variación ambiental, la dispersión y otros factores, o una combinación de ellos, es la causa de la diversidad beta (Legendre et al. 2005, 2009).

El varpart incluye los siguientes procedimientos, aplicados en la metodología de Chain-Guadarrama et al. (2012).

- La matriz de composición con los IVI de todas las especies (árboles y palmas) se sometió a una transformación de Hellinger para reducir el peso de las especies más abundantes en el análisis y así asegurar que los resultados respondieran a toda la comunidad y no solo unas pocas especies comunes (Legendre y Gallagher 2001).
- Las coordenadas geográficas de las parcelas se descompusieron en predictores espaciales a distintas escalas, mediante el análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM), para incorporarlas en el análisis como variable explicativa (Dray et al. 2006).
- Las variables categóricas ordinales que representaron la historia de uso del sitio se transformaron en variables auxiliares (*dummy*).
- El procedimiento de selección se aplicó “hacia adelante” (*forward selection*) para retener el conjunto de variables climáticas, espaciales y de suelo que tuvieron mayor peso sobre la variabilidad de la composición y la diversidad florística, con una contribución significativa ($P < 0,05$).

El varpart permitió descomponer la variación encontrada en las cuatro matrices de respuesta Y (en 53 parcelas, IVI de especies, riqueza de especies, diversidad de Shannon y de Simpson, en cuatro análisis separados) en función del conjunto de matrices de variables explicativas o *predictoras* (Borcard et al. 1992). De esta manera, para cada matriz de respuesta se pudo obtener

la varianza relativa explicada por cada uno de los componentes ambientales (clima, suelo, historia de uso y en el caso de la riqueza y la diversidad la edad del rodal), así como el efecto de las variables espaciales. Este análisis permitió conocer, además, en qué medida la variación explicada por los factores ambientales está espacialmente estructurada y cuánta permanece inexplicada (Legendre et al 2005). Los análisis de PCNM, *forward selection* y *varpart* se realizaron mediante el *software* QEco (Di Rienzo et al. 2010).

Caracterización de los bosques secundarios en la península de Nicoya

Resultados generales

El rango de edades de los bosques en las 53 parcelas evaluadas fue de 5 a 35 años y se ubicaron en un gradiente altitudinal de 53 a 828 msnm. Se registraron 3851 individuos con dap ≥ 5 cm en las 53 parcelas de 0,12 ha, correspondientes a 3813 árboles, 10 palmas y 28 lianas. En esta población estuvieron representadas 49 familias, 126 géneros y 174 especies; no fue posible identificar el 0,49% del total de individuos censados (17 individuos) por encontrarse defoliados. Del total de especies, una se identificó a nivel de familia (un individuo), ocho a nivel de género (24 individuos) y 166 a nivel de especie (3809 individuos); dos especies correspondieron a palmas y cuatro a lianas. Este valor de riqueza total de especies con >5 cm dap en un área total muestreada de 6,36 ha, desde muchas perspectivas no es despreciable, pero es probablemente inferior a la riqueza de los bosques originales del paisaje.

Las familias botánicas mejor representadas, según el criterio del número de individuos, fueron Fabaceae (1042 individuos), Sterculiaceae (649 individuos), Boraginaceae (384 individuos), Verbenaceae (235 individuos) y Myrtaceae (182 individuos). Las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae (44), Lauraceae (10), Rubiaceae (9), Bignoniaceae (7), Sapindaceae (7) y Meliaceae (6). La familia Cochlospermaceae estuvo representada por una sola especie: *Cochlospermum vitifolium*.

Las diez especies más abundantes fueron, empezando con la de mayor abundancia, *Guazuma ulmifolia*, *Cordia alliodora*, la exótica *Gmelina arborea*, dos especies de *Lonchocarpus*, *Schizolobium parahyba*, *Lysiloma divaricata*, *Semialarium mexicanum*, *Eugenia hiraeifolia* y *Cassia grandis*. Estas diez especies representaron el 52% de todos los tallos enumerados en las parcelas; o sea que las 165 especies restantes representaron el 48% de los individuos.

Identificación de tipos de bosque

Se identificaron y caracterizaron tres tipos de bosque según las especies dominantes: (1) *Schizolobium parahyba* y *Miconia argentea*, (2) *Semialarium mexicanum* y *Lonchocarpus* spp. y (3) *Guazuma ulmifolia* (ver el dendrograma del análisis de conglomerados en la Figura 2 y el análisis de especies indicadoras en el Cuadro 1). Estas especies dominantes representan una gama restringida de tipos funcionales. De ellas, solo *S. parahyba* es una especie de dosel superior del bosque como adulto, ya que alcanza alturas de 30 m o más. Las demás especies son árboles pequeños o de tamaño medio. La presencia de *S. parahyba* es, tal vez, el factor principal que distingue entre los bosques húmedos secundarios de la zona de estudio y los bosques secos secundarios del norte de la provincia de Guanacaste, donde esta especie está ausente (Janzen 1988, Powers et al. 2009). Según www.tropicos.org, *S. parahyba* se distribuye desde la cuenca del Amazonas hasta el sur de México; su distribución en el noreste de Costa Rica responde, posiblemente, al régimen de precipitación. En cuanto a la forma de dispersión de semillas, *S. parahyba*, *S. mexicanum* y *Lonchocarpus* spp. son dispersadas por el viento, en tanto que las semillas de *G. ulmifolia* son dispersadas por el ganado.

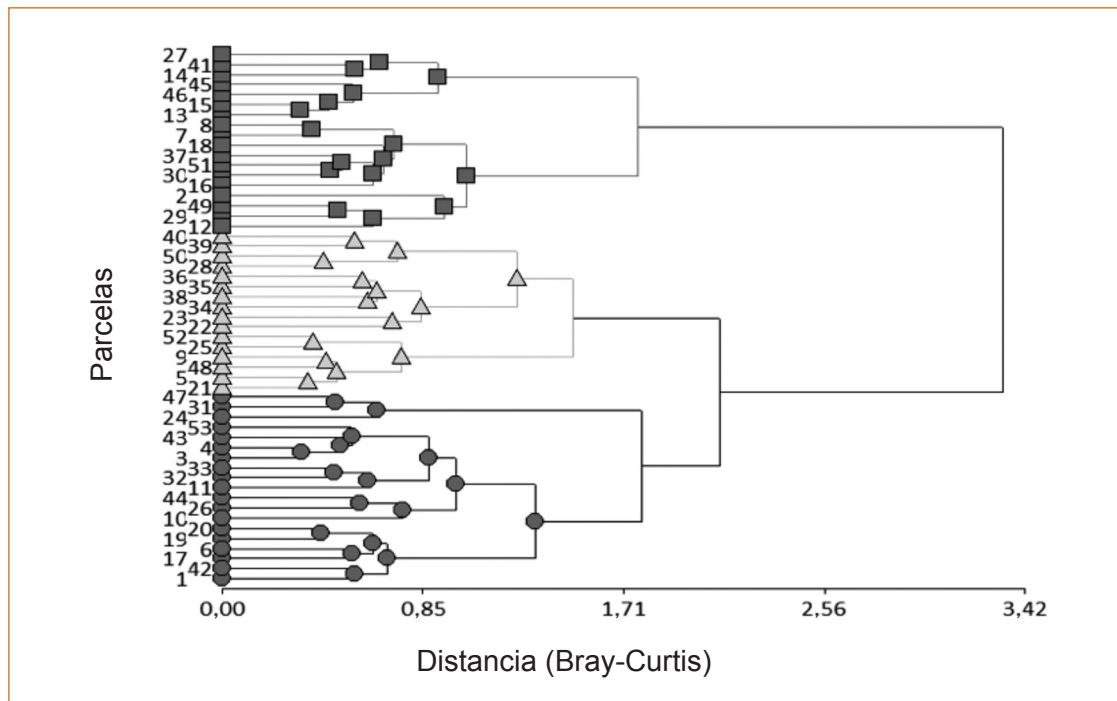


Figura 2. Dendrograma generado por el análisis de conglomerados
Círculos: bosque de *Schizolobium-Miconia*; cuadrados: bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*;
triángulos: bosque de *Guazuma*.

Cuadro 1. Especies indicadoras que mostraron los valores indicadores (VI) más altos en cada tipo de bosque

Especie	Bosque	VI	Valor p
<i>Schizolobium parahyba</i>	Schizolobium-Miconia	0,785	0,005
<i>Miconia argentea</i>	Schizolobium-Miconia	0,709	0,005
<i>Anacardium excelsum</i>	Schizolobium-Miconia	0,657	0,005
<i>Gmelina arborea</i>	Schizolobium-Miconia	0,647	0,005
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Schizolobium-Miconia	0,625	0,005
<i>Semialarium mexicanum</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,778	0,005
<i>Tabebuia ochracea</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,777	0,005
<i>Lonchocarpus acuminatus</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,753	0,005
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,728	0,005
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,722	0,005
<i>Bauhinia pauletia</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,708	0,005
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,703	0,005
<i>Lysiloma divaricatum</i>	Semialarium-Lonchocarpus	0,682	0,005
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Guazuma	0,805	0,005
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Guazuma	0,508	0,03

Los tres tipos de bosques identificados tuvieron la composición que a continuación se detalla:

Bosque de *Schizolobium parahyba* (Fabaceae/Cae) y *Miconia argentea* (Melastomataceae) asociadas con otras especies indicadoras como *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae/Mim) y la exótica *Gmelina arborea* (Verbenaceae).

Bosque de *Semialarium mexicanum* (Celastraceae) y *Lonchocarpus* spp. (Fabaceae). Se encontraron tres especies del género *Lonchocarpus* identificadas como especies indicadoras: *L. acuminatus*, *L. costaricensis* y *L. minimiflorus*. Otras especies asociadas fueron *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae), *Eugenia hiraifolia* (Myrtaceae), *Lysiloma divaricatum* (Fabaceae/Mim) y *Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae).

Bosque de *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) se destaca por la abundancia y dominancia de especies pioneras típicas en la zona que se regeneran en pastizales, tales como *Cordia alliodora* (Boraginaceae) y la especie que da el nombre al grupo.

El análisis de ordenación NMS con una solución bidimensional reportó un estrés final de 23,3 y una estabilidad de 0,00001 con diez iteraciones, a partir de las cuales el estrés se estabilizó (Figura 3). Estos resultados están dentro de los rangos de inestabilidad aceptables (McCune y Grace 2002). El resultado de la ordenación muestra que la suma de los ejes 1 y 2 explica el 72% de la variación (eje 1, 42% y eje 2, 30%). Los resultados obtenidos con este método se consideran satisfactorios cuando se puede explicar más del 50% de la varianza en estos ejes (McCune y Grace 2002).

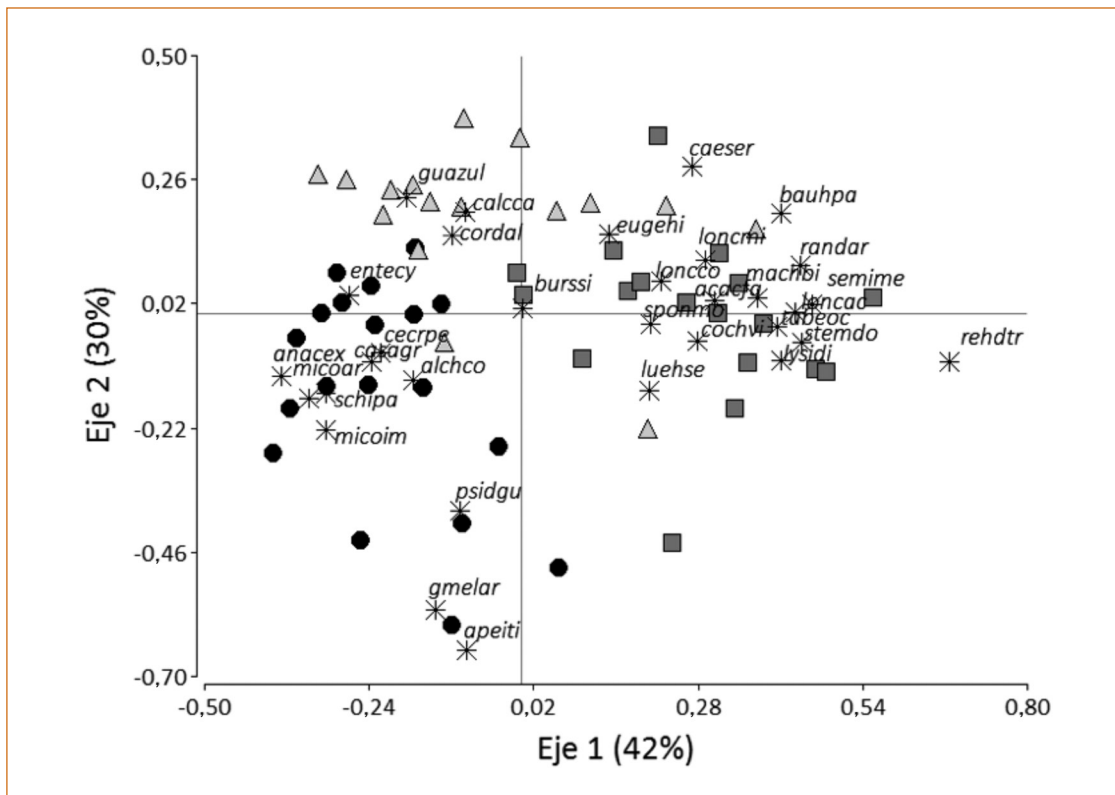


Figura 3. Ordenación NMS de las parcelas de muestreo en el espacio de la composición de especies
 Círculos: bosque de *Schizolobium-Miconia*; cuadrados: bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*;
 triángulos: bosque de *Guazuma*.

Los asteriscos corresponden a las 32 especies que obtuvieron los IVI y VI más altos por tipo de bosque: *Guazuma ulmifolia* (guazul), *Schizolobium parahyba* (schipa), *Gmelina arborea* (gmelar), *Cordia alliodora* (cordal), *Cochlospermum vitifolium* (cochvi), *Enterolobium cyclocarpum* (entecy), *Cassia grandis* (casagr), *Cecropia peltata* (cecrpe), *Miconia argentea* (micoar), *Caesalpinia eriostachys* (caeser), *Lonchocarpus minimiflorus* (loncni), *Spondias mombin* (sponmo), *Lonchocarpus costaricensis* (loncco), *Lysiloma divaricatum* (lysidi), *Eugenia hiraifolia* (eugehi), *Tabebuia ochracea* (tabeoc), *Lonchocarpus acuminatus* (loncac), *Semialarium mexicanum* (semime), *Luehea seemannii* (luehse), *Apeiba tibourbou* (apeiti), *Bursera simaruba* (burssi), *Psidium guajava* (psidgu), *Acacia farnesiana* (acacfa), *Alchomea costaricensis* (alchco), *Anacardium excelsum* (anacex), *Bauhinia pauletia* (bauhpa), *Calycophyllum candidissimum* (calcca), *Machaerium biovulatum* (machbi), *Miconia impetiolaris* (MICOIM), *Randia armata* (randar), *Rehdera trinervis* (rehdtr), *Stemmadenia donnell-smithii* (stemdo).

La ordenación muestra que la variación de la composición de los bosques es continua, sin grupos de parcelas claramente separadas del resto. Sin embargo, la ordenación permite visualizar las diferencias de composición entre los bosques de *Schizolobium-Miconia* y *Semialarium-Lonchocarpus* sobre el eje 1. En cambio el eje 2 separa al bosque de *Guazuma* del bosque de *Schizolobium-Miconia*, aunque se visualizan parcelas de *Guazuma* cercanas al bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* (Figura 3). Por otra parte, las parcelas del bosque de *Guazuma* presentan una mayor dispersión en la gráfica de la ordenación. Esto podría explicarse por el asocio de la dominante *Guazuma* con una amplia gama de especies características de estos bosques. Una mayoría de las especies ecológicamente más importantes están presentes en todos los tipos de bosque, pero con un valor del IVI grande solo en uno de ellos (Figura 4, Cuadro 2). Esta es la característica que genera la distribución continua de parcelas en la ordenación.

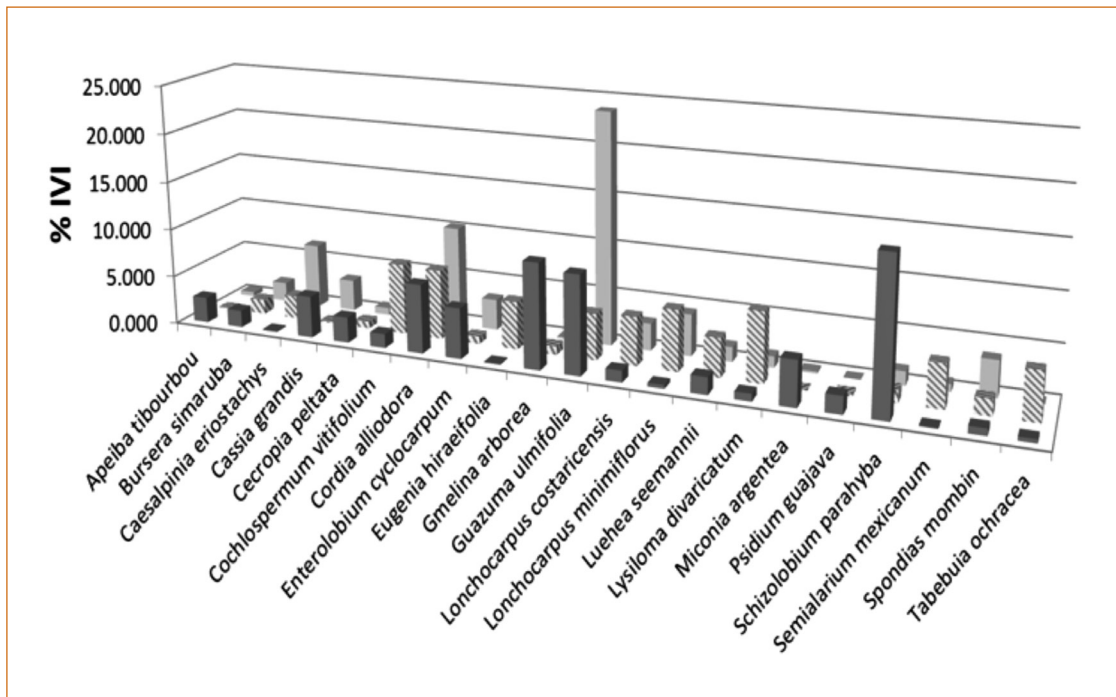


Figura 4. Las diez especies con mayor valor de importancia ecológica por tipo de bosque: *Schizolobium-Miconia* (gris oscuro); *Semialarium* y *Lonchocarpus* (franjas diagonales), *Guazuma* (gris claro)

Cuadro 2. Especies con el mayor peso ecológico por tipo de bosque

Especie	AR	DR	FR	Suma IVI	% IVI
Bosque de <i>Schizolobium-Miconia</i>					
<i>Schizolobium parahyba</i>	8,80	31,91	5,97	46,69	15,56
<i>Gmelina arborea</i>	13,88	14,26	4,23	32,36	10,79
<i>Guazuma ulmifolia</i>	14,67	6,82	8,96	30,44	10,15
<i>Cordia alliodora</i>	8,80	5,00	7,46	21,27	7,09
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	3,97	7,40	4,23	15,59	5,20
<i>Miconia argentea</i>	6,58	1,84	5,47	13,90	4,63
<i>Cassia grandis</i>	5,23	4,93	2,74	12,90	4,30
<i>Cecropia peltata</i>	2,22	2,23	3,48	7,93	2,64
<i>Apeiba tibourbou</i>	2,46	4,67	0,75	7,87	2,62
<i>Psidium guajava</i>	2,54	0,69	2,24	5,46	1,82
Primeras 10 especies	69,15	79,74	45,52	194,42	64,81
Otras especies (72)	30,85	20,26	54,48	105,58	35,19
Bosque de <i>Semialarium-Lonchocarpus</i>					
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	5,25	11,89	4,74	21,88	7,29
<i>Lysiloma divaricatum</i>	7,29	10,30	3,92	21,50	7,17
<i>Cordia alliodora</i>	8,38	7,76	5,36	21,50	7,17
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	6,78	5,96	5,98	18,72	6,24
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	5,47	3,74	5,77	14,98	4,99
<i>Tabebuia ochracea</i>	6,05	3,87	4,95	14,87	4,96
<i>Eugenia hiraefolia</i>	6,49	4,19	4,12	14,80	4,93
<i>Guazuma ulmifolia</i>	4,88	3,87	5,57	14,32	4,77
<i>Semialarium mexicanum</i>	7,14	1,85	4,33	13,32	4,44
<i>Luehea seemannii</i>	4,30	4,21	3,51	12,01	4,00
Primeras 10 especies	62,03	57,63	48,25	167,90	55,97
Otras especies (73)	37,97	42,37	51,75	132,10	44,03
Bosque de <i>Guazuma</i>					
<i>Guazuma ulmifolia</i>	35,95	23,10	12,29	71,34	23,78
<i>Cordia alliodora</i>	11,95	11,03	7,82	30,80	10,27
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	4,38	13,17	2,23	19,78	6,59
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	4,65	3,49	4,75	12,90	4,30
<i>Spondias mombin</i>	2,46	6,11	2,51	11,09	3,70
<i>Cassia grandis</i>	2,83	4,36	2,51	9,70	3,23
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	2,10	3,78	3,63	9,51	3,17
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	3,10	1,97	3,35	8,42	2,81
<i>Eugenia hiraefolia</i>	1,82	2,25	2,79	6,87	2,29
<i>Bursera simaruba</i>	1,55	1,60	2,79	5,94	1,98
Primeras 10 especies	70,80	70,86	44,69	186,36	62,12
Otras especies (72)	29,20	29,14	55,31	113,64	37,88

AR. abundancia relativa; DR: dominancia relativa; FR: frecuencia relativa (FR); IVI: índice de valor de importancia

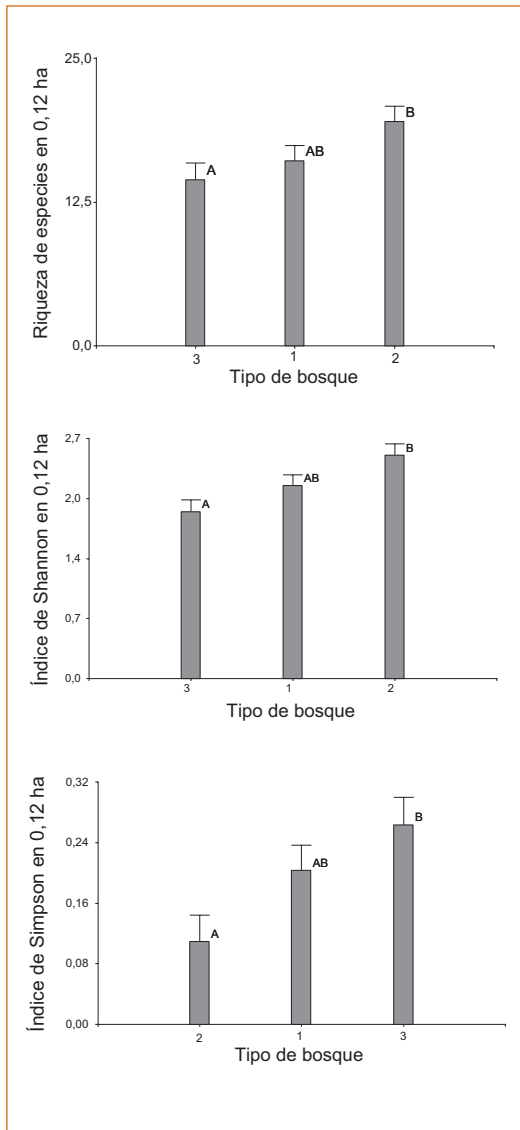


Figura 5. Comparación entre tipos de bosque según la riqueza de especies (arriba), índice de diversidad de Shannon (centro) e índice de diversidad de Simpson (abajo)

1. *Schizolobium-Miconia*, 2. *Semialarium-Lonchocarpus*, 3. *Guazuma*

Las barras representan medias y las líneas verticales, el error estándar. Letras diferentes representan medias significativamente diferentes (andeva con prueba a posteriori de LSD de Fisher, alfa =0,05).

No hubo diferencias entre los tipos de bosques (andeva, $F=2,4$; $P=0,1$, $n=53$) según la edad de abandono; las edades promedio fueron $18,5 + 1,8$ años para el bosque de *Schizolobium-Miconia*, $23,9 + 1,8$ años para el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* y $20,6 + 1,9$ años para el bosque de *Guazuma*. Este resultado indica que los tipos de bosques no representan una secuencia de etapas de sucesión. Tampoco hubo diferencias entre tipos de bosque según las variables estructurales densidad y área basal.

Riqueza y diversidad de los bosques secundarios

Comparación entre los tipos de bosque

Respecto a la riqueza y la diversidad de especies, nótese primero que los valores del índice de Simpson disminuyen conforme aumenta la diversidad del rodal debido a que este índice representa la probabilidad de que dos individuos de una muestra, elegidos al azar, sean de la misma especie. Esta probabilidad disminuye, por supuesto, conforme aumenta la diversidad. La riqueza de especies y la diversidad según los índices de Shannon y de Simpson fueron mayores en el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* que en el bosque de *Guazuma*, aunque el bosque de *Schizolobium-Miconia* no difirió de ninguno de los otros dos tipos de bosque (Figura 5). Este resultado sugiere que además de que en el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* hay un mayor número medio de especies en parcelas de 0,12 ha, la equidad de las abundancias es también mayor y, por ende, el grado de dominancia de una o pocas especies es menor.

Junto con la riqueza mayor en el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* que muestran las

curvas de rarefacción (Figura 6), estos resultados indican que los bosques secundarios caracterizados por estas dos especies son los más diversos del paisaje estudiado. Las curvas de rarefacción brindan una perspectiva complementaria sobre la riqueza de especies. Para el conjunto de 53 parcelas (área total 6,36 ha), la curva de rarefacción muestra que no se ha alcanzado el número máximo de especies que puede ser esperado en los bosques estudiados. Los estimadores del total de especies que provee EstimateS arrojaron valores medios entre 208 y 286, de manera que las 174 especies registradas representan entre un 61% y un 84% del total potencial. Por otra parte, la curva de rarefacción por tipo de bosque muestra que el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* tiene una mayor capacidad de registrar nuevas especies que el bosque de *Schizolobium-Miconia*, mientras que el bosque de *Guazuma* no mostró diferencia con los demás bosques.

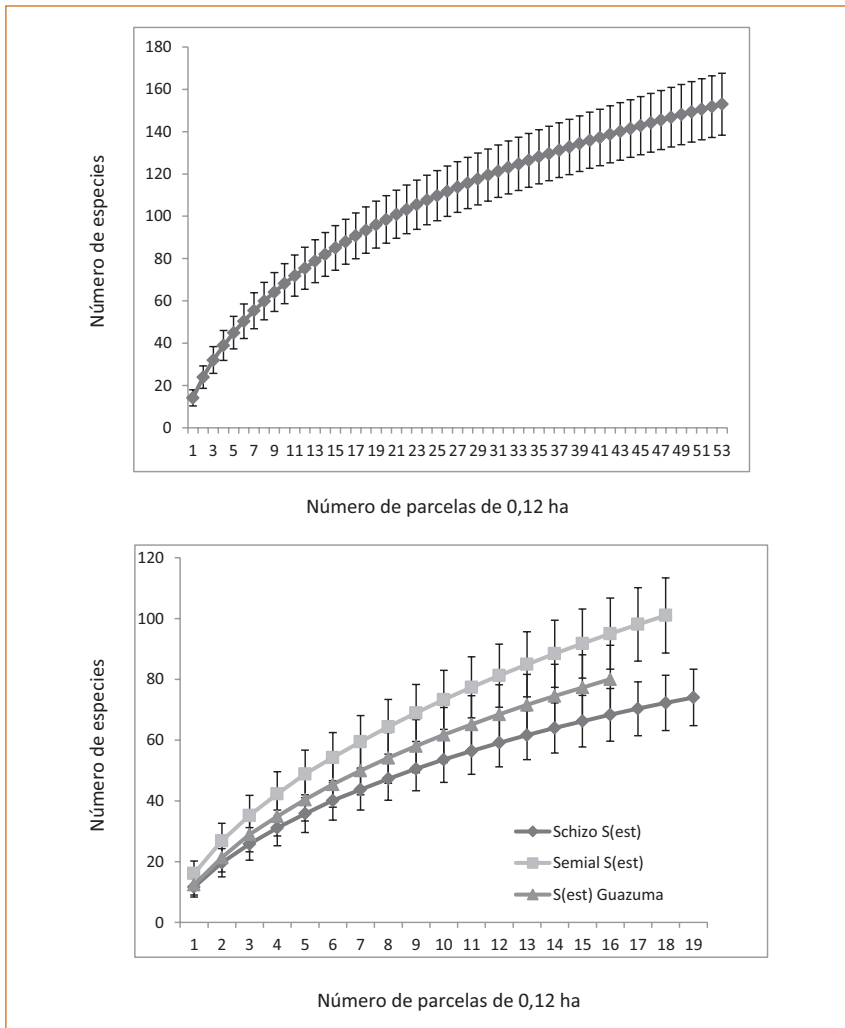


Figura 6. Curvas de rarefacción que muestran la riqueza de especies esperada en diferentes números de parcelas de 0,12 ha, para especies >5 cm dap. Arriba, el conjunto de parcelas (n=53); abajo, comparación por tipos de bosque.

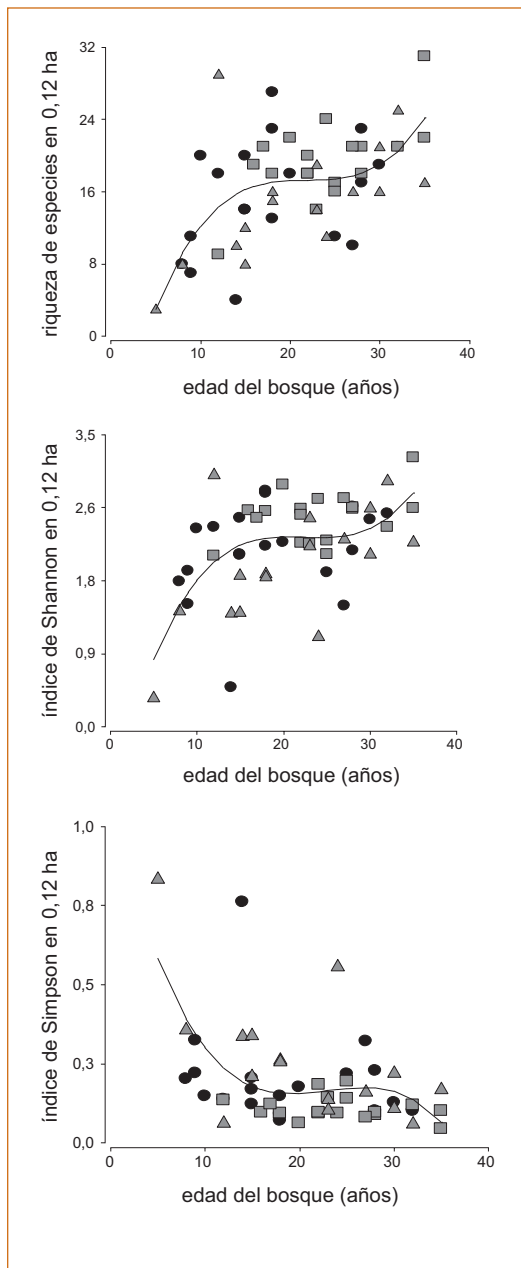


Figura 7. Relación de la riqueza de especies del rodal (arriba), el índice de diversidad de Shannon (centro) y el índice de diversidad de Simpson (abajo) con la edad del rodal. Círculos: bosque de *Schizolobium-Miconia*; cuadrados: bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*; triángulos: bosque de *Guazuma*.

Relación entre la riqueza y diversidad con la edad de los bosques

Por medio de las regresiones cúbicas que dieron el mejor ajuste, se encontraron efectos positivos de la edad del rodal con la riqueza (R^2 ajustado 0,31, $P=0,0001$), el índice de diversidad de Shannon (R^2 ajustado 0,28, $P=0,0003$) y el índice de Simpson (R^2 ajustado 0,26, $P=0,0005$) (Figura 7). Los resultados sugieren que, en el paisaje estudiado, los valores de la diversidad de especies expresada en términos de la riqueza y los índices de Shannon y de Simpson en 0,12 ha tienden a aumentar hasta los 15 años después del abandono y que, a partir de esa edad, la tasa de aumento de diversidad disminuye marcadamente. Sin embargo, la diversidad aumenta ligeramente en las parcelas de mayor edad, debido aparentemente, a una parcela con diversidad excepcional (*outlier*). Las varianzas relativamente bajas explicadas por los modelos de regresión, sin embargo, indican que otros factores, además de la edad, influyen en la riqueza y diversidad de estos bosques, como se verá más adelante.

Estructura de los bosques e implicaciones en la dinámica de sucesión

El rango de edades de las parcelas estudiadas (5-40 años) permite hacer inferencias sobre cambios en el tiempo dentro de los bosques secundarios. Este enfoque, denominado crono-secuencia, suele ofrecer inferencias mejor fundamentadas para algunas características de la comunidad —el área basal, por ejemplo— que para otras —la riqueza de especies (Chazdon et al. 2007). Además, en la interpretación de la relación entre la estructura del bosque y la edad se debe tener presente que es poco probable encontrar un simple

aumento de la densidad o del área basal hacia un valor máximo. Esto se debe al auge y el declive sucesivos de especies de diferentes longevidades y a procesos de auto-raleo en el rodal (Peet y Christensen 1987, Finegan 1996, Chazdon et al. 2007).

En el paisaje de estudio, la relación de la densidad del rodal con la edad mostró su mejor ajuste con un modelo cuadrático y con la exclusión del análisis de una parcela con una densidad muy superior a las del resto (Cuadro 3, Figura 8). Este resultado sugiere que dentro del rango de edades estudiado, la densidad de árboles >5 cm dap alcanza un valor máximo que empieza a disminuir conforme la biomasa se va concentrando en un número menor de individuos más grandes. Por otra parte, el área basal mostró el mejor ajuste con un modelo lineal ($R^2=0,33$, $P=0,0095$; Figura 8) y alcanzó valores mayores a los 25 m² ha⁻¹ en algunas parcelas. Si se divide el área basal >5 cm dap entre la edad del rodal estimada por los productores, se obtiene un incremento medio anual periódico (IMAP) como una aproximación de la productividad de cada bosque. Esta aproximación supone que, durante el desarrollo del rodal, el aumento del área basal con la edad ha sido lineal. Este supuesto es probablemente válido en algunas situaciones y representa un punto de partida para la discusión de la productividad de estos bosques, aunque parte de la realidad durante periodos de declive de poblaciones de especies dominantes (Finegan 1996, Chazdon et al. 2007). La media del IMAP del área basal fue de 0,72 m² ha⁻¹ año⁻¹, con un rango entre 0,27 y 1,71 m² ha⁻¹ año⁻¹. Si se supone también una área basal en los bosques maduros originales de 30 m² ha⁻¹ para individuos >5 cm dap, los datos sugieren que ese valor podría alcanzarse en 18 a 110 años, con una media de 42 años.

Características poblacionales de las especies principales

Los valores medianos, mínimos y máximos del dap de todos los árboles de las especies características de cada tipo de bosque se muestran para tres clases de edad del rodal (Figura 9, Cuadro A5). Para cada especie analizada, es posible que los valores máximos del dap correspondan a árboles que estaban presentes en los potreros antes del abandono; por ejemplo, un

Cuadro 3. Resultados de regresión de la densidad del rodal N contra la edad del bosque (n=53)

Coefficiente	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor
Constante	102,19	122,39	-143,75	348,14	0,83	0,4078
Edad del bosque	42,88	12,52	17,73	68,03	3,43	0,0012
Edad del bosque ²	-0,81	0,3	-1,41	-0,22	-2,75	0,0082

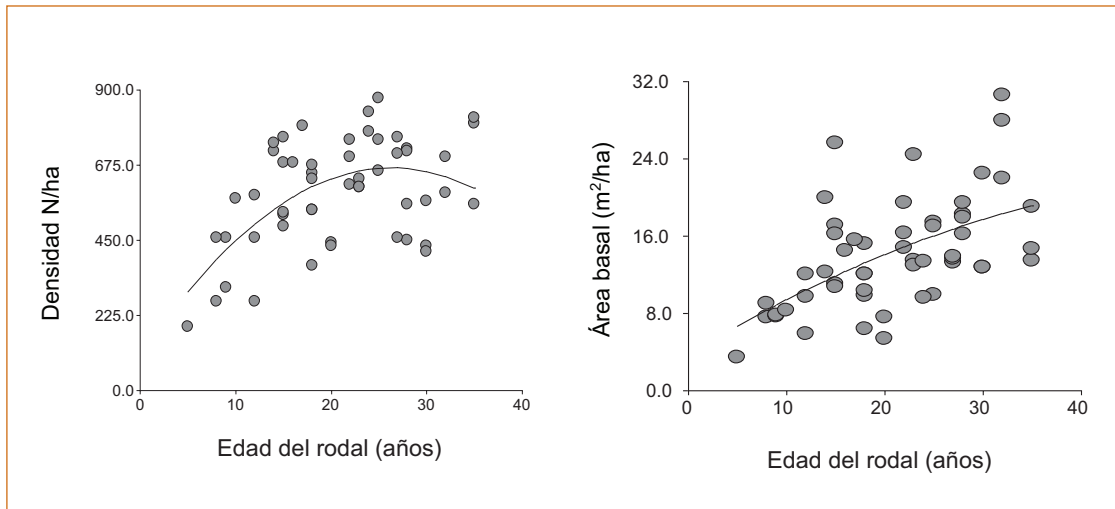


Figura 8. Relación de la densidad del rodal (izquierda) y el área basal (derecha) con la edad del rodal.

árbol de *Schizolobium* con dap >80 cm y uno de *Guazuma* con 60 cm dap. *G. ulmifolia* es un caso especial por su abundancia en potreros activos y probablemente juega un papel importante en la facilitación de los procesos de sucesión. Esta especie sí está presente en los pocos bosques estacionales maduros de la región centroamericana (Janzen 1982) y es bien conocido por las/los productores ganaderos, quienes los mantienen en sus potreros por una serie de características como la alta capacidad de rebrote de los tocones, fructificación a edad temprana (entre 6 y 10 años), capacidad de regeneración a partir de semilla en sitios hostiles como los potreros degradados, consumo del follaje y los frutos por el ganado, lo cual contribuye a la dispersión de las semillas en los potreros.

No obstante, los valores mínimos y medianos pueden representar tendencias generales del crecimiento de estas especies. El dap mediano de >40 cm que muestra *Schizolobium* en parcelas de >20 años refleja las tasas rápidas de crecimiento que es capaz de alcanzar esta especie. Al mismo tiempo, en esta misma categoría de edad no se encontraron individuos con dap <20 cm, lo que indica que la regeneración de la especie bajo el dosel cerrado del bosque secundario no es un proceso continuo y que en cada parcela se tiene una población aproximadamente coetánea. Tal proceso de desarrollo rápido de la población de una especie es consistente con resultados de estudios de sucesión secundaria en bosques lluviosos (Finegan 1992, 1996, Chazdon et al. 2007). Por otra parte, la dominancia de estos bosques por especies de porte bajo es evidenciada por los datos para *Miconia*, *Semialarium* y *Lonchocarpus minimiflorus*. En las dos primeras, el dap máximo no pasa de 20 cm aun en bosques mayores de 30 años. En el caso de

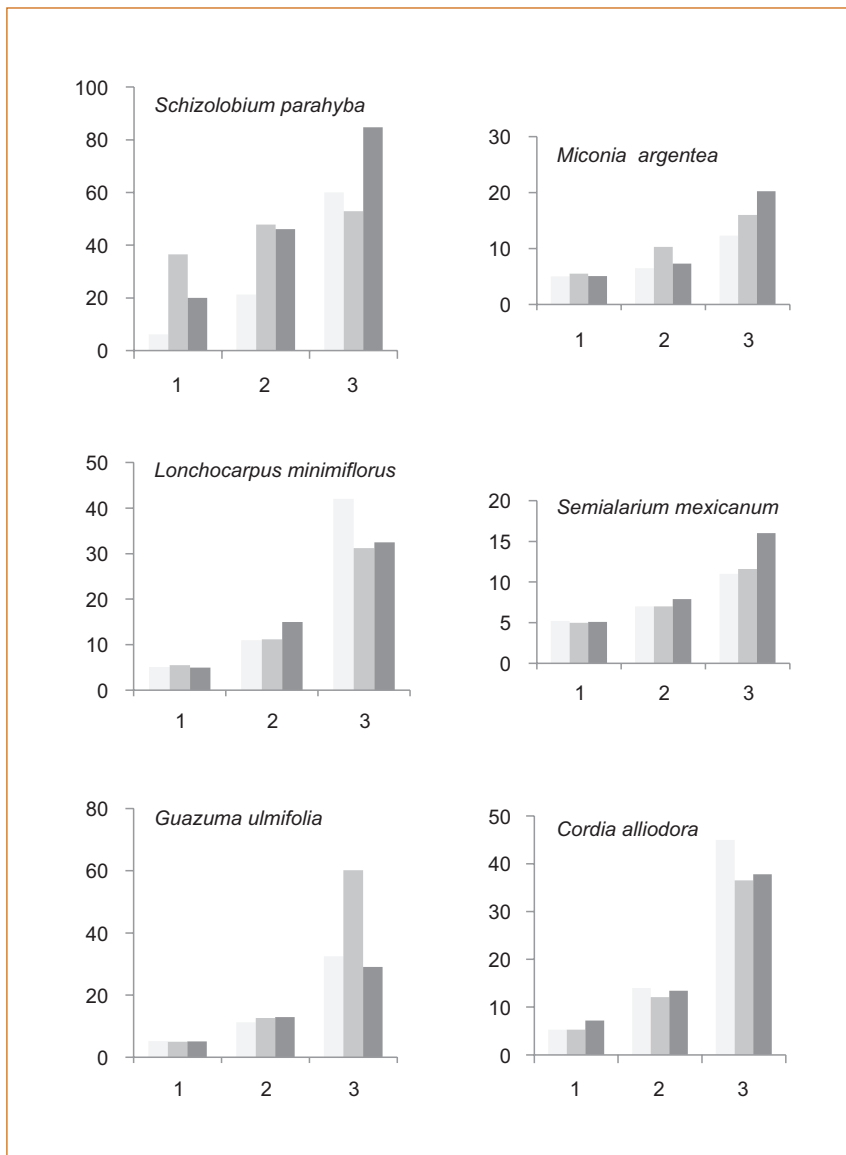


Figura 9. Diámetro de poblaciones de las especies principales de los bosques secundarios

Los datos han sido divididos en tres clases de edad de los bosques muestreados: 1. <20 años (24 parcelas); 2. 20-29 años (20 parcelas); 3. >30 años (9 parcelas).

Las columnas muestran el dap mínimo (columna izquierda), mediano (columna central) y máximo (columna derecha) de cada especie por clase de edad del rodal.

L. minimiflorus, se alcanzan valores de dap máximo entre los 30 cm y los 40 cm, pero las medianas oscilan entre 10-15 cm y los valores mínimos están cerca del diámetro mínimo de medición (5 cm). La tendencia para *Guazuma* es parecida. De estas especies dominantes solo *S. parahyba* es un árbol del dosel superior como adulto; las otras especies son árboles pequeños o medianos. *G. ulmifolia* es la que alcanza mayor altura, con hasta 20 m (Parker 2008; observaciones personales).

En cuanto a otras especies con suficientes individuos en la muestra, para *Eugenia hiraefolia* y *Lysiloma divaricata* predominan individuos con dap pequeño (rango de 8 cm – 15 cm). Solo *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora* y *Spondias mombin* pueden considerarse especies potenciales del dosel superior, por las alturas máximas superiores a 20 m registradas en literatura (p.e. Parker 2008). En términos generales, debido a que la altura de un árbol es un factor clave en la determinación de su biomasa y el carbono que almacena (Chave et al. 2014), la altura máxima baja o intermedia de muchas de las especies abundantes en estos bosques secundarios representa una limitación importante para su potencial de secuestro y almacenamiento de carbono y su contribución al servicio ecosistémico de regulación del clima.

Especies de importancia para las personas entrevistadas

Las personas encuestadas informaron sobre una amplia variedad de especies de árboles con diferentes usos, incluyendo 50 especies para la construcción; 48 para bioenergía (leña y carbón), 40 para postes y 34 para ebanistería. Además, se identificaron otras especies para usos como madera, artesanías, mangos de herramientas y carpintería.

Algunas especies de valor maderable figuran entre las más características de estos bosques secundarios; entre ellas están *Cordia alliodora*, una de las especies maderables más conocidas y utilizadas en toda Centroamérica; *Enterolobium cyclocarpum*, *Schizolobium parahyba* y *Anacardium excelsum* son consideradas por el sector maderero nacional como maderas finas y decorativas, dura la primera y semiduras las otras dos (Paniagua Vega y Salazar Chaves 2011). Parece probable que la abundancia de *C. alliodora*, la segunda especie más abundante en las parcelas muestreadas, se debe a que, al igual que *Guazuma ulmifolia* (la primera especie en orden de abundancia), ya se encontraba en los potreros antes del abandono (Finegan y Delgado 2000, Esquivel et al. 2004). Además, hay una serie de especies de alto o muy alto valor: *Anacardium excelsum*, *Bombacopsis quinata*, *Cedrela odorata*, *Dalbergia retusa*, *Platymiscium curuense*, *Sideroxylon capiri* y *Swietenia macrophylla*. A excepción de las dos primeras, todas alcanzaron

abundancias $<1 \text{ ha}^{-1}$, $>5 \text{ cm dap}$ en los bosques secundarios muestreados. La poca abundancia y regeneración de estas especies ha hecho que su aprovechamiento sea vedado por las autoridades nacionales (Jiménez 1993). La abundancia moderada de *B. quinata* se debe probablemente a su uso en cercas vivas en la zona de estudio (observaciones personales), que significan una fuente abundante de semillas para la regeneración en pastizales abandonados. Algunos árboles muy grandes de *A. excelsum* y *S. capiri* son probablemente remanentes del bosque original.

La abundancia de *Cordia alliodora* en estos bosques secundarios denota un buen potencial para el aprovechamiento maderero sostenible que, sin embargo, ha sido vedado por la ley forestal actual (Henaó et al. 2015). Nuestros resultados confirman lo encontrado por Finegan (1992) en bosques secundarios de zonas lluviosas: el potencial de manejo para la producción de madera a partir de la regeneración natural se encuentra en especies de crecimiento rápido y de valor mediano o bajo. La producción de especies de alto valor nativas de los bosques originales de la península dependerá del potencial para la implementación de plantaciones de enriquecimiento (p.e. Ramos y del Amo 1992) que, a la vez, pueden contribuir con la capacidad de secuestro de carbono en estos bosques.

Relación entre el espacio y la composición florística y factores antrópicos y ambientales

Gradientes ambientales del uso anterior, clima y suelo

Las 53 parcelas muestreadas se distribuyeron en 25 propiedades o fincas, con un rango altitudinal entre 54 y 828 msnm y ocuparon 51 píxeles de las capas de variables bioclimáticas del WorldClim. Las fincas tienen una extensión promedio de 475 ha, con un máximo de 2300 ha (Cuadro A1). El tiempo promedio de posesión de la finca es de más de cuatro décadas, con un promedio de uso ganadero de 22 años en los sitios en donde se ubicaron las parcelas. El uso del fuego como herramienta de manejo de los pastizales fue variable: un productor asegura que nunca quemó sus potreros, en tanto que otro lo hizo todos los años (promedio de diez años) (Cuadro A1). La práctica de manejo más común fue la chapía de los potreros, una vez al año durante el periodo de uso ganadero. En promedio, se manejaron hasta 130 cabezas de ganado durante el tiempo de mayor actividad. La extensión de los parches de bosque secundario oscila entre 2 ha y casi 90 ha, ubicados en laderas y cimas de los cerros.

El análisis de componentes principales (CP) muestra el rango de contextos de uso anterior de los sitios donde se ubicaron los bosques secundarios muestreados (Figura 10). El análisis explicó casi un 40% de la varianza de

los datos en los primeros dos ejes. El eje 1 separa las parcelas en un gradiente de extensión de la finca, extensión del bosque secundario y número máximo de cabezas de ganado, todos con valores positivos en el eje. En cambio, el total de años de uso agrícola del sitio actualmente bajo bosque secundario se asocia negativamente con el primer eje. Este resultado sugiere que a menor extensión de la finca, mayor fue la duración de la actividad agropecuaria. El eje 2 de la gráfica muestra el gradiente secundario en la caracterización de los sitios: los años de posesión de la finca, el número de años de uso ganadero y el número de años en los cuales se utilizaron quemas en el sitio tienen todas asociaciones positivas con este eje, al igual que la posición del bosque muestreado en la topografía.

Estos espectros de uso ganadero y agrícola de los sitios donde se ubicaron las parcelas de muestreo se presentan dentro de un clima relativamente uniforme, según los datos de WorldClim. El rango de valores de la temperatura media anual a través del gradiente muestreado fue de solo 4°C, consistente con el rango altitudinal de unos 800 m (Cuadro A2). La precipitación anual tampoco mostró un rango amplio de valores, pues osciló entre 1700 y 2500 mm anuales (Cuadro A3). Las diferencias importantes entre la precipitación del mes más seco y la del más húmedo reflejan la fuerte estacionalidad del clima de la zona de estudio por ejemplo, el coeficiente de variación de la precipitación mensual (Cuadro A3). Asimismo, los valores y los rangos de datos ofrecidos por WorldClim se corresponden con el marco establecido por los mapas de zonas de vida de Holdridge, antes descrito.

Los gradientes de topografía y suelos cubiertos por las parcelas de muestreo fueron más amplios que los de temperatura. Con respecto a la topografía, las parcelas estudiadas presentaron terrenos planos a ondulados, con pendientes promedio de casi un 30% (Cuadro A4). Esta característica se debe a la decisión de muestrear solamente bosques en sitios con condiciones topográficas apropiadas para actividades de manejo forestal. En toda el área muestreada se identificaron suelos moderadamente profundos con pocas representaciones de suelos superficiales (Cuadro A4). En cuanto a las propiedades físicas, se observó que a lo largo del gradiente predominan los suelos francos limosos, aunque en algunas parcelas los suelos fueron arcillosos. El pH del suelo osciló entre ácido (<5,5) hasta un valor máximo de casi 8.

El análisis de componentes principales con las variables climáticas de los píxeles de WorldClim en los cuales se ubica cada parcela (Figura 10) señala que los dos primeros ejes explican más del 70% de la variación total. El componente 1 representa la ubicación de las parcelas a lo largo de un gradiente de temperatura positivamente asociado con el eje, y de precipitación del mes y del trimestre más seco, ambos negativamente asociados. El componente

2 muestra cómo se ubican las parcelas en un gradiente secundario de precipitación. Las variables de cantidad de precipitación, incluyendo la precipitación promedio anual, se asocian positivamente con el componente 2 y negativamente con la estacionalidad de la precipitación.

El análisis de componentes principales con las variables fisiográficas y de suelo (Cuadro A5) explica menos varianza que las variables climáticas. El primer componente, con casi un 30% de la varianza explicada, representa un gradiente del pH con valores negativos en las parcelas de pH alto y valores positivos en las parcelas con pH ácido. Asociado con este gradiente del pH, se encontró el gradiente de Ca, más alto en las parcelas de mayor pH, y los gradientes de Cu, Zn, Mn y Fe, más altos en las parcelas de pH más ácido (Cuadro A5). El componente 2 explica un 16% adicional de la varianza y representa un gradiente de carbono mayor en parcelas con valores positivos en el CP 2; un gradiente de textura, donde el mayor contenido de arena está asociado con C alto y los valores negativos en el CP representan suelos arcillosos, y un gradiente de acidez extraíble, asociado con los suelos arcillosos.

Relación entre la composición florística y la diversidad, y los factores antrópicos, ambientales y espaciales

Una manera sencilla de enfocar las relaciones vegetación-ambiente en estos datos es comparando los tipos de bosque a partir de las variables de suelo y fisiografía. No hubo diferencias entre las parcelas de los diferentes tipos de bosque respecto a las variables de clima, ni con la altitud sobre el nivel del mar. Tampoco se evidenciaron relaciones del suelo con la edad del bosque; por eso, para los análisis de la presente sección no se considera este factor.

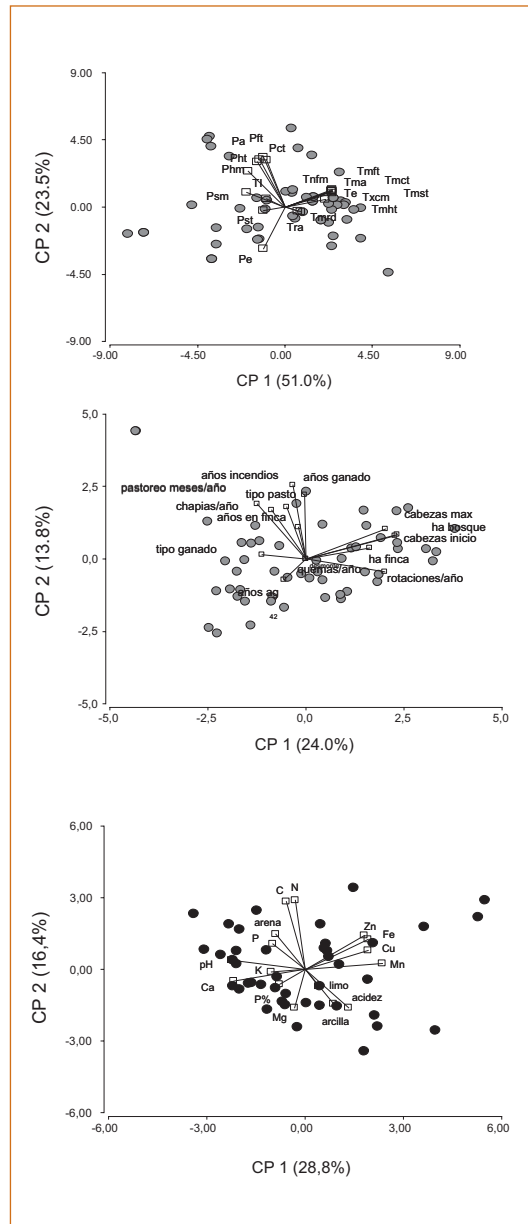


Figura 10. Análisis de componentes principales que muestran los gradientes de uso anterior del sitio (arriba), del clima (centro) y del suelo (abajo)

Los círculos negros representan las parcelas de muestreo.

Explicaciones de las abreviaturas en cuadros del Anexo 2.

El bosque de *Schizolobium-Miconia* mostró un pH y contenido de Ca significativamente menores y una acidez extraíble tres veces mayor que los otros dos tipos de bosque (todas las diferencias, andeva con prueba a posteriori de LSD de Fisher, $p < 0.05$). En este tipo de bosque, el Mn y el Cu extraíble fueron mayores que en el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*, aunque ninguno de los dos difirió del bosque de *Guazuma* para estas variables (Figura 11). Estos resultados claramente indican que el bosque de *Schizolobium-Miconia* está asociado con los suelos más ácidos de los sitios muestreados, mientras que los otros dos tipos de bosque están asociados con suelos cuyo pH se acerca a la neutralidad. Debido a la importancia de *S. parahyba* para el potencial de manejo forestal de estos bosques secundarios (Henaó et al. 2015), el grado en que las condiciones de suelo limitan su distribución y abundancia en la península exige investigaciones adicionales. El fósforo extraíble fue mayor en el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* que en los otros dos.

El procedimiento de *forward selection*, utilizado para identificar las variables para el análisis de partición de la variación (*varpart*) de la composición florística, seleccionó las siguientes: seis PCNM para la matriz de variables espaciales; dos variables (precipitación del mes más seco y estacionalidad de la precipitación) para la matriz de precipitación y una variable para la matriz de historia de uso del sitio (número de años durante los cuales se quemó el potrero), la cual se convirtió en seis variables auxiliares. Finalmente, para la matriz de suelos y variables fisiográficas se seleccionaron como variables predictoras, el pH, la profundidad del suelo, el contenido de arcilla, la acidez extraíble, el contenido de calcio y la pendiente.

El análisis explicó un 19% de la variación total de composición (R^2 ajustado, Cuadro 4). Todas las matrices predictoras fueron significativas en el modelo. La matriz de variables espaciales fue la que mayor influencia tuvo en la variación de la composición, seguida por las de uso anterior y suelo. No obstante, solo las matrices de uso anterior y de precipitación siguieron siendo significativas después de controlar el efecto de las demás matrices (el efecto "puro", Cuadro 4). Este resultado sugiere que el efecto del suelo es fuertemente espacial –correlacionado con las variables espaciales y que los efectos de las dos matrices no pueden separarse. Por otra parte, el uso anterior –número de años durante los cuales se quemó el potrero tiene un efecto independiente del espacio y de las variables ambientales. La matriz de precipitación tuvo poco efecto en la variación florística.

El R^2 ajustado total bajo el modelo de *varpart* sugiere que los gradientes ambientales de la zona de estudio no abarcan suficiente variación como para tener una influencia marcada en la composición de los bosques secundarios. Con la excepción del uso anterior, las variables ambientales resultaron

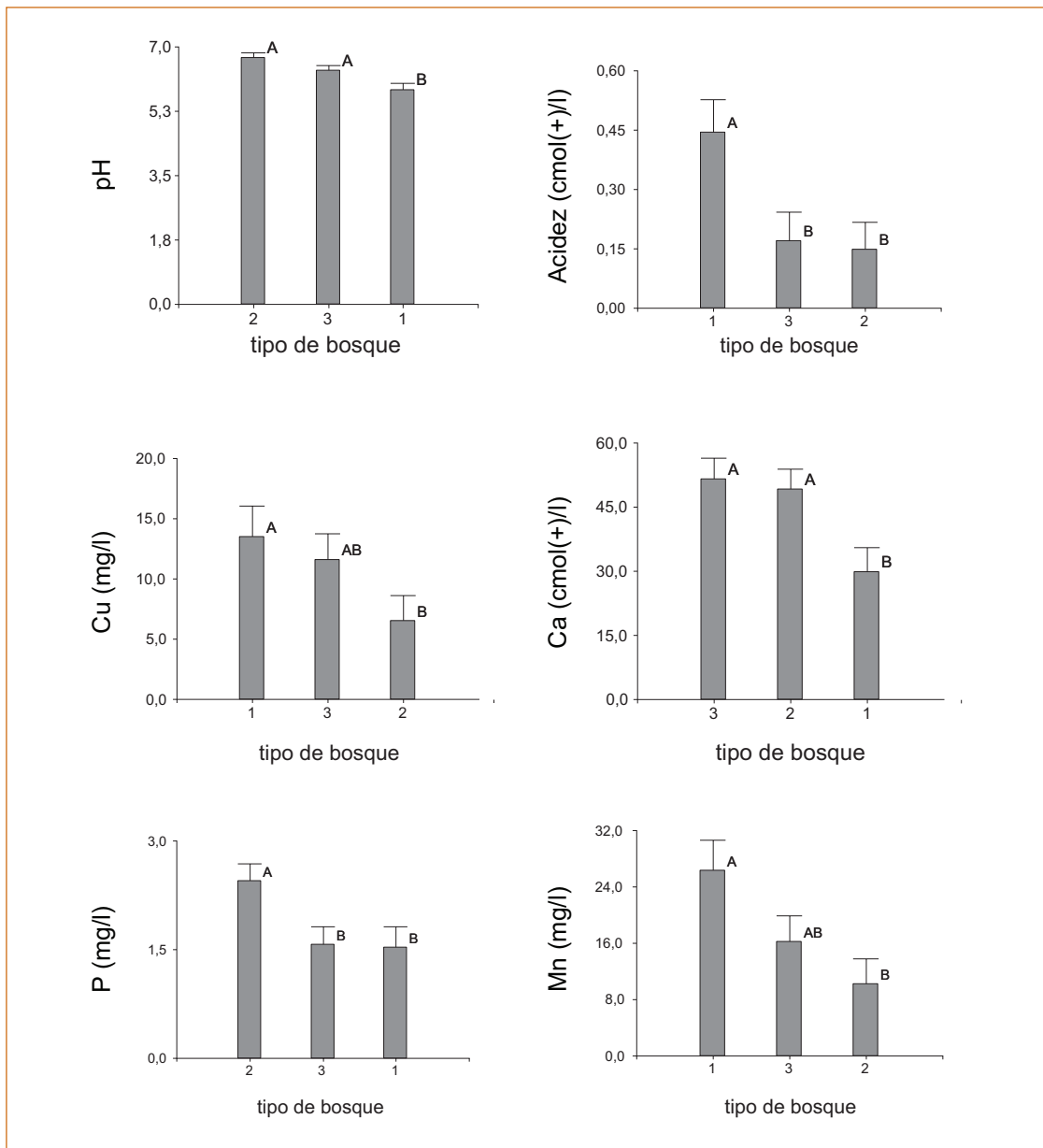


Figura 11. Comparaciones de los tipos de bosque con base en las condiciones de suelo de las parcelas 1. Bosque de *Schizolobium-Miconia*, 2. Bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*, 3. Bosque de *Guazuma*. Las barras representan valores medios y las líneas verticales, el error estándar. Medias con letras diferentes presentan diferencias significativas (andeva con prueba a *posteriori* LSD de Fisher, $\alpha=0,05$).

fuertemente correlacionadas con las espaciales. Esto es de esperar ya que, por ejemplo, tanto la precipitación como el suelo varían en relación con la topografía. Por otra parte, aunque el papel clave de la dispersión en la regeneración de los bosques secundarios sugiere que habría un fuerte efecto “puro” de las variables espaciales en la composición, dicho efecto resultó más bien débil. Este resultado sugiere que los bosques se han regenerado en el paisaje con fuentes uniformes de semillas: al favorecerse la regeneración de especies como *C. alliodora*, *G. ulmifolia* y *L. divaricata* a lo largo y ancho del paisaje por medio de la actividad humana, las fuentes de semilla tienden a homogenizarse y se reduce la probabilidad de que los factores espaciales induzcan la variación en la composición de los bosques secundarios.

En los análisis varpart para riqueza y diversidad se consideró la edad del bosque como variable predictora, ya que su influencia en ambas características es uno de los aspectos más evidentes de los bosques secundarios en general (Chazdon 2014). Debido a que este método estadístico permite un máximo de cuatro matrices predictoras (Di Rienzo et al. 2010), los análisis para cada una de las tres métricas de diversidad se repitieron dos veces: primero, con las tres matrices ambientales y la de variables espaciales y segundo, la matriz que tuvo el efecto menor en el primer análisis se substituyó por las edades de los bosques. Este procedimiento permite conocer cuán importante es la edad como influencia en la diversidad del bosque, en relación con las matrices de variables espaciales y ambientales.

Con un rango de valores del R^2 ajustado del modelo entre 0,46 y 0,56 sin tomar en cuenta la edad, los varpart explicaron una mayor proporción de la varianza de la riqueza y la diversidad de los bosques, y no tanto de la composición (Cuadros 5-7). Para la determinación de la riqueza, el *forward*

Cuadro 4. Resultados del análisis de partición de la varianza (varpar) que relaciona cuatro matrices de variables ambientales predictoras con la variación de la composición de las parcelas expresada en términos del índice de valor de importancia de cada especie

	Matriz predictora	g.l.	R^2 ajustado	F	Pr(>F)
Efecto general	Variables espaciales	6	0,13	2,26	0,010
	Precipitación	2	0,05	2,48	0,010
	Suelo	3	0,09	2,71	0,010
	Uso anterior	6	0,11	2,02	0,010
Modelo	Todas	17	0,19	1,72	0,010
Efecto puro	Variables espaciales	6	0,02	1,16	0,082
	Precipitación	2	0,02	1,37	0,035
	Suelo	3	0,002	1,04	0,290
	Uso anterior	6	0,04	1,35	0,010

Cuadro 5. Resultados del análisis de partición de la varianza (varpar) que relaciona cuatro matrices de variables predictoras con la variación de la riqueza de especies en 0,12 ha

Variables de precipitación	Matriz predictorora	g.l.	R ² ajustado	F	Pr(>F)
Efecto general	Variables espaciales	1	0,12	7,85	0,0167
	Clima	1	0,09	6,07	0,015
	Suelo	2	0,13	4,81	0,015
	Uso anterior	10	0,48	5,78	0,005
Modelo	Todas	14	0,56	5,81	0,005
Efecto puro	Variables espaciales	1	0,0004	1,04	0,26
	Clima	1	0,12	11,32	0,005
	Suelo	2	-0,01	0,67	0,49
	Uso anterior	10	0,2	3,26	0,005
Edad del bosque					
Efecto general	Variables espaciales	1	0,12	7,85	0,02
	Clima	1	0,09	6,07	0,01
	Uso anterior	10	0,48	5,78	0,005
	Edad	1	0,32	25,83	0,005
Modelo	Todas	13	0,61	7,23	0,005
Efecto puro	Variables espaciales	1	0,0027	1,28	0,21
	Clima	1	0,12	12,8	0,005
	Uso anterior	10	0,12	2,55	0,0225
	Edad	1	0,04	4,83	0,0343

selection seleccionó una variable espacial para las matrices espaciales de clima, suelo e historia de uso: la precipitación del mes más húmedo, el contenido de cobre y limo y los años durante los cuales hubo incendios y pastoreo, respectivamente. Los resultados sugieren efectos interdependientes de las cuatro matrices, con un efecto principal del clima y el uso anterior ya que tanto el espacio como el suelo perdieron significancia al controlar mediante los efectos de las demás matrices (Cuadro 5). Para la diversidad de Shannon se seleccionó una variable espacial para cada una de las matrices: la estacionalidad, la isothermalidad de la temperatura, cobre y limo y los años sin incendios, respectivamente. De nuevo, el espacio y el suelo perdieron significancia al controlar mediante las demás matrices, aunque el análisis sugiere una influencia principal de la historia de uso y el clima (Cuadro 6).

Para la diversidad de Simpson, ninguna variable climática fue seleccionada por el proceso de *forward selection*, de manera que se hizo un solo análisis incorporando la edad del bosque (Cuadro 7). Los efectos del suelo y de la historia de uso fueron más fuertes que el de la edad; el efecto del suelo se mantuvo aun después de controlar mediante las demás matrices. El efecto de la edad, por otra parte, perdió significancia al controlar por las demás

Cuadro 6. Resultados del análisis de partición de la varianza (varpar) que relaciona cuatro matrices de variables predictoras con la variación del índice de diversidad de Shannon en 0,12 ha

Variables de temperatura	Matriz predictora	g.l.	R ² ajustado	F	Pr(>F)
Efecto general	Variables espaciales	1	0,1	6,73	0,005
	Clima	2	0,13	4,73	0,02
	Suelo	2	0,17	6,36	0,015
	Uso	6	0,34	5,44	0,005
Modelo	Todas	11	0,46	5,05	0,005
Efecto puro	Variables espaciales	1	0,02	2,39	0,19
	Clima	2	0,12	5,77	0,02
	Suelo	2	0,004	0,84	0,52
	Uso	6	0,13	2,82	0,02
Edad del bosque					
Efecto general	Variables espaciales	1	0,1	6,73	0,02
	Clima	2	0,13	4,73	0,015
	Uso	6	0,34	5,44	0,005
	Edad	1	0,22	16,07	0,005
Modelo	Todas	10	0,47	5,62	0,005
Efecto puro	Variables espaciales	1	0,01	1,87	0,25
	Clima	2	0,13	6,44	0,005
	Uso	6	0,1	2,44	0,0433
	Edad	1	0,0047	1,38	0,23

Cuadro 7. Resultados del análisis de partición de la varianza (varpar) que relaciona cuatro matrices de variables predictoras con la variación del índice de diversidad de Simpson en 0,12 ha

	Matriz predictora	g.l.	R ² ajustado	F	Pr(>F)
Efecto general	Variables espaciales	1	0,1	6,56	0,005
	Suelo	2	0,35	15,18	0,005
	Uso	6	0,34	5,45	0,005
	Edad	1	0,15	9,86	0,005
Modelo	Todas	10	0,49	5,91	0,005
Efecto puro	Variables espaciales	1	0,01	1,53	0,29
	Suelo	2	0,17	8,06	0,005
	Uso	6	0,05	1,83	0,16
	Edad	1	-0,01	0,12	0,78

matrices, lo que sugiere que la relación entre los efectos del espacio y de las variables ambientales es inseparable (Figura 7). Asimismo, la incorporación de la edad a los modelos para riqueza y diversidad de Shannon no mejoró los R^2 ajustados totales; en ninguno de los dos, la edad funcionó como predictora de mayor R^2 (Cuadros 5 y 6). Aún más, para la diversidad de Shannon, el efecto de la edad después de controlar por los efectos de las demás matrices perdió significancia (Cuadro 6).

Según se vio, existe una relación entre la edad de un bosque secundario y su edad; sin embargo, al tomar en cuenta un conjunto de variables espaciales, ambientales y de historia de uso del sitio en un análisis varpart se explican proporciones mayores de la varianza y se ve que el efecto individual de la edad no es necesariamente el más fuerte.

Conclusiones

Los bosques que se regeneran después del abandono de los pastizales en paisajes como el de la península de Nicoya son caracterizados por especies arbóreas adaptadas a paisajes agropecuarios, y no por las especies que, probablemente, formaron parte del bosque original. Esta adaptación impulsada por factores como el potencial para diferentes usos en finca, la dispersión de semillas por el viento o el ganado mismo, la capacidad de rebrote y de reproducción precoz genera una flora arbórea secundaria muy distinta. En la península de Nicoya, esta flora arbórea es muy parecida a la documentada en estudios anteriores en bosques secos secundarios, donde dominan especies de porte bajo o mediano como adultos. Sin embargo, el clima puede influir en la diferenciación de la composición de la regeneración secundaria entre zonas secas y zonas húmedas, lo cual se comprobó con la presencia del árbol grande *Schizolobium parahyba*, aparentemente ausente de los bosques secos.

Nuestro estudio muestra que, en los bosques de paisajes restaurados, la variación ambiental principalmente el pH del suelo puede asociarse con diferentes tipos de bosques de composición florística particular. La existencia de estos tipos de bosques no representan ni etapas de sucesión ni franjas altitudinales, sino una respuesta a factores ambientales y espaciales como lo demuestra la homogeneidad en cuanto a edad promedio y altitud promedio de las parcelas sobre el nivel del mar. A la vez, los resultados sugieren que en paisajes restaurados hay un grupo de especies que son comunes a través de todos los gradientes ambientales y de factores antrópicos. Los diferentes tipos florísticos de bosques pueden contar con diferentes grados de diversidad florística, aunque nuestro estudio sugiere que la composición de especies puede variar sin tener un efecto marcado en la productividad medida por el área basal del rodal.

La relación entre las características del bosque secundario y la edad después del abandono del sitio ha sido caracterizada en muchos estudios. Las relaciones entre edad y densidad de árboles por hectárea y área basal por hectárea sugieren que durante las primeras décadas de la sucesión, la densidad alcanza un pico para luego disminuir, mientras el área basal sigue aumentando, pero se va concentrando en un número menor de individuos dominantes. Esta interpretación es consistente con conocimientos generales sobre procesos dinámicos en bosques coetáneos. Por otra parte, los resultados sugieren que en un paisaje muy intervenido, la tasa de colonización de los bosques secundarios por especies nuevas empieza a mermar en menos de 30 años de sucesión.

Las características de las poblaciones de especies dominantes de estos bosques son consistentes con la interpretación de la dinámica de la densidad de individuos y el área basal de los bosques, lo que indica que representan rodales coetáneos. Las pocas especies de árbol grande, como

S. parahyba, son capaces de alcanzar altas tasas de crecimiento en potreros abandonados.

La partición de la variación es una herramienta valiosa para la comprensión de las importancias relativas de los diferentes factores que pueden influir en las características de los ecosistemas. La variación de la composición explicada en nuestro estudio fue baja y los valores de los factores ambientales fueron fuertemente espaciales. Esto permite concluir que el ambiente o el espacio por ejemplo, las distancias de dispersión desde árboles madres han tenido la mayor influencia en la composición de los bosques. Los resultados sugieren, sin embargo, que el manejo de los pastizales, especialmente la quema de potreros, puede tener una influencia marcada en la vegetación, la cual es independiente de las influencias de los demás factores. No obstante, el R^2 global bajo del modelo demuestra que, para explicar la variación en la composición de los bosques secundarios, se deben tomar en cuenta factores adicionales a los medidos para este estudio.

El análisis de partición de la varianza para la riqueza y diversidad de especies permitió evaluar la importancia relativa de la edad y de los factores ambientales usados en su determinación. Al tomar en cuenta, además de la edad, un conjunto de variables espaciales, ambientales y de historia de uso del sitio se explica una mayor proporción de la varianza de la riqueza y la diversidad y se evidencia que el efecto individual de la edad no es necesariamente el más fuerte. Al igual que en el caso de la composición, se concluye que la riqueza y la diversidad son afectadas, más que por la edad, por una compleja serie de factores interdependientes, espaciales, ambientales y de uso anterior del sitio.

Una conclusión clave en relación con los servicios ecosistémicos ofrecidos por los bosques restaurados es que el porte bajo o intermedio de muchas de las especies dominantes limita su potencial para el secuestro de carbono. El potencial de los bosques secundarios para el aprovechamiento sostenible de madera en contextos paisajísticos como el estudiado puede depender, en gran medida, de especies probablemente regeneradas después del abandono, como *S. parahyba*, y otras que probablemente se regeneraban en los potreros antes de su abandono, como *Cordia alliodora*. Por otra parte, las especies maderables de muy alto valor que caracterizaban los bosques originales de las zonas estacionales del pacífico centroamericano, como *Dalbergia retusa* y *Swietenia macrophylla*, son de abundancia muy baja en la regeneración secundaria. Los procesos naturales de sucesión no repondrán poblaciones de estas especies. Estas limitaciones en cuanto a la provisión de servicios ambientales y madera sostenible de los bosques de potreros abandonados solo podrán ser superadas por intervenciones silviculturales. Tales intervenciones tendrían probablemente que ser incentivadas por un marco nuevo de pago por servicios ambientales.

Recomendaciones

- Los bosques secundarios de la península de Nicoya están conformados por árboles de especies de crecimiento rápido y edades parecidas que pueden ser manejados para producir madera a través de cortas intensivas que recrean las condiciones de pleno sol de los potreros en donde se inició su desarrollo. Por ello, para asegurar una adecuada regeneración de las especies de interés se deben conservar árboles semilleros en las áreas aprovechadas. Debido a la poca experiencia con este enfoque de manejo en la región es conveniente monitorear la ejecución del aprovechamiento y la respuesta de los bosques.
- Los productores de la zona identifican una amplia gama de usos potenciales para las especies de estos bosques. Un marco político y legal flexible y ágil permitiría el aprovechamiento de este recurso dentro de un contexto de fomento de la forestería multipropósito de tipo social.
- Las limitaciones inherentes que presentan los bosques secundarios de la península en cuanto a secuestro de carbono y conservación de especies arbóreas de alguna manera amenazadas, solo pueden ser superadas a corto y mediano plazo por medio de intervenciones silvícolas. Es deseable dar prioridad a ciertas especies e implementar ensayos de plantaciones de enriquecimiento para aumentar el secuestro de carbono y asegurar una contribución a los objetivos de conservación.
- Se pudiera fomentar la producción de las maderas preciosas tradicionales de los bosques primarios de la península por medio de plantaciones de enriquecimiento en franjas abiertas en los bosques secundarios.
- Mediante el pago por servicios ambientales se pudieran alentar las intervenciones necesarias en los bosques secundarios para optimizar su contribución a la provisión sostenible de productos de madera, secuestro de carbono y conservación de la biodiversidad.

Bibliografía

- Aide, T.M.; Zimmerman, J.; Pascarella, B.K.; Rivera, J.L.; Marcanovega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328–338.
- Arroyo-Mora, J.P.; Sánchez-Azofeifa, G.A.; Rivard, B.; Calvo, J.C.; Janzen, D.H. 2005. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106:27–39.
- Barlow, J.; Gardner, T.A.; Araujo, I.S.; Ávila-Pires, T.C.; Bonaldo, J.E.; Costa, M.C.; Esposito, L.V.; Ferreira, J.; Hawes, M.I.; Hernández, M.; Hoogmoed, M.; Lo-Man-Hung, J.R.; Malcolm, M.B.; Martins, L.A.; Mestre, R.; Miranda-Santos, A.L.; Nunes-Gutjahr, W.L.; Overal, L.; Parry, S.L.; Peters, M.A.; Ribeiro-Junior, M.; da Silva, C.; da Silva Motta, Peres, C.A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *National Academy of Sciences of the United States of America (Proceedings)* 104(47): 18555–18560.
- Bertsch, F.; Mata, R.; Henríquez, C. 1993. Características de los principales órdenes de suelos presentes en Costa Rica. IX Congreso Nacional Agropecuario y de Recursos Naturales. (9. San José, Costa Rica, Colegio de Ingenieros Agrónomos).
- Blanco, O.; Mata A. 1994. La cuenca del Golfo de Nicoya: un reto al desarrollo sostenible. San José, Costa Rica, Universidad de Costa Rica. 235 p.
- Borcard, D.; Legendre, P.; Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045-1055.
- Borcard, D.; Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-58.
- Brown, S.; Lugo, A.E. 1990: Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-31.
- Cáceres, M.; Legendre, P. 2009. Associations between species and groups of sites: and statistical inference. *Ecology*. <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres>
- Calvo-Alvarado, J.; McLennan, B.; Sánchez-Azofeifa, A.; Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management* 258:931–940.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 2010. Propuesta Bosque Modelo Chorotega. Turrialba, Costa Rica. 71 p.
- Chain-Guadarrama, M.; Finegan, B.; Vilchez, S.; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain-forest variation on altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28:1-19.
- Chave, J.; Réjou-Méchain, M.; Búrquez, A.; Chidumayo, E.; Colgan, M.S.; Delitti, W.; Duque, A.; Eid, T.; Fearnside, P.M.; Goodman, R.C.; Henry, M.; Martínez-Yrizar, A.; Mugasha, W.A.; Muller-Landau, H.C.; Mencuccini, M.; Nelson, B.W.; Ngomanda, A.; Nogueira, E.M.; Ortiz-Malavassi, E.; Péliissier, R.; Ploton, P.; Ryan, C.M.; Saldarriaga, J.G.; Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20: 3177–3190.
- Chazdon, R.L. 2014. Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. University of Chicago Press. 472 p.
- Chazdon, R.L.; Letcher, S.G.; Van Breughel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F.; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 362: 273-289.

- Chazdon, R.L.; Peres, C.; Dent, D.; Sheil, D.; Lugo, A.; Lamb, D.; Stork, N.; Miller S. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23(6): 1406-1417.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Persistent URL: <purl.oclc.org/EstimateS>
- Davies, S.J.; Cavers, S.; Finegan, B.; White, A.; Breed, M.F.; Lowe, A.J. 2013. Pollen flow in fragmented landscapes maintains genetic diversity following stand-replacing disturbance in a neotropical pioneer tree, *Vochysia ferruginea* Mart. *Heredity*; published online: doi:10.1038/hdy.2013.95
- Díaz, S.; Demissew, S.; Carabias, J.; Joly, C.; Lonsdale, M.; Ash, N.; Larigauderie, A.; Adhikari, J.R.; Arico, S.; André, B.; Bartuska, A.; Baste, I.A.; Bilgin, A.; Brondizio, E.; Chan, K.; Figueroa, V.E.; Duraiappah, A.; Fischer, M.; Hill, R.; Koetz, T.; Leadley, P.; Lyver, P.; Mace, G.M.; Martin-López, B.; Okumura, M.; Pacheco, D.; Pascual, U.; Pérez, E.S.; Reyers, B.; Roth, E.; Saito, O.; Scholes, R.J.; Sharma, N.; Tallis, H.; Thaman, R.; Watson, R.; Yahara, T.; Hamid, Z.A.; Akosim, C.; Al-hafedh, Y.; Allahverdiyev, R.; Amankwah, E.; Asah, T.S.; Asfaw, Z.; Bartus, G.; Brooks, A.L.; Caillaux, J.; Dalle, G.; Darnaedi, D.; Driver, A.; Erpul, G.; Escobar-Eyzaguirre, P.; Failler, P.; Mokhtar Fouda, A.M.; Fu, B.; Gundimeda, H.; Hashimoto, S.; Homer, F.; Lavorel, S.; Lichtenstein, G.; Mala, W.A.; Mandivenyi, W.; Matczak, P.; Mbizvo, C.; Mehrdadi, M.; Metzger, J.P.; Mikissa, J.B.; Moller, H.; Mooney, H.A.; Mumby, P.; Nagendra, H.; Nesshover, C.; Oteng-Yeboah, A.A.; Pataki, G.; Roué, M.; Rubis, J.; Schultz, M.; Smith, P.; Sumaila, R.; Takeuchi, K.; Thomas, S.; Verma, M.; Yeo-Chang, Y.; Zlatanova, D. 2015. The IPBES Conceptual Framework — connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14: 1–16; published online doi:10.1016/j.cosust.2014.11.002
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Pla, L.; Vilchez, S.; Di Rienzo, M.J. 2010. Qeco-Quantitative ecology *software*: A collaborative approach. *Latin America Journal of conservation* 1: 73-75.
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.; González, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2012. InfoStat version 2012. Grupo InfoStat, FCA. Córdoba, Argentina, Universidad Nacional de Córdoba.
- Dray, S.; Legendre, P.; Peres-Neto, P. 2006. Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- Dupuy, J.M.; Hernández-Stefanoni, J.L.; Hernández-Juárez, R.A.; Tetela-Rangel, E.; López-Martínez, J.O.; Leyequién-Abarca, E.; Tun-Dzul, F.J.; May-Pat, F. 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44(2): 151–162.
- Esquivel, H.; Ibrahim, M.; Harvey, C.A.; Villanueva, C.; Benjamín, T.; Sinclair, F. 2004. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 10: 24-29.
- Ferguson, B.G.; Vandermeer, J.; Morales, H.; Griffith, D.M. 2003. Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17: 818–828.
- Finegan, B. 1992. El potencial del manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Trad. R Luján. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 29 p. (Serie Técnica N° 5).
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 119-124.
- Finegan, B.; Delgado, D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8(4):380-393.

- Finegan, B.; Nasi, R. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. *In* Schroth, G; da Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos HL; Isaac, AN. (Eds.). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Washington, Island Press. p. 153-197.
- Guariguata, M.R.; Chazdon, R.L.; Denslow, J.S.; Dupuy, J.M.; Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- Guariguata, M.R.; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest successions: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Guariguata, M.R.; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. *In* Guariguata, M.R.; Kattan, G.H. (Eds.) *Ecología de bosques neotropicales*. Cartago, Costa Rica, Editorial Tecnológica. p. 591-694.
- Henao, E.; Ordoñez, Y.; de Camino, R.; Villalobos, R.; Carrera, F. 2015. El bosque secundario en Centroamérica: un recurso potencial de uso limitado por procedimientos y normativas inadecuadas. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 44 p. (Serie Técnica. Boletín Técnico no. 77).
- Henríquez, C.; Cabalceta, G. 2012. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. 2 ed., San José, Costa Rica, UCR/CIA-ACCS. 112 p.
- Hijmans, R.; Cameron, S.; Parra, J.; Jones, P.; Jarvis, A.; Richardson, K. 2005. Worldclim: Global climate data. <http://www.worldclim.org>.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. 5 reimpresión. San José, Costa Rica, IICA.
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31(2): 229-242.
- Holl, K.D.; Aide, T.M. 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management* 261: 1558-1563.
- Hooper, E. 2008. Factors affecting the species richness and composition of neotropical secondary succession: a case study of abandoned agricultural land in Panama. *In* Myster, RW. (Ed.). *Post-agricultural succession in the Neotropics*. New York, Springer. p. 141-163.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified natural theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- IMN (Instituto Meteorológico Nacional, CR). 2012. Clima de Costa Rica. Consultado el 22 set. 2013. <http://www.imn.ac.cr/educacion/CLIMA%20DE%20COSTA%20RICA.html>
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2008. *Atlas digital de Costa Rica*. Cartago, Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica.
- Janzen, D.H. 1982. Natural history of guacimo fruits (Sterculiaceae: *Guazuma ulmifolia*) with respect to consumption by large mammals. *American Journal of Botany* 69(8): 1240-1250.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105–116.
- Jiménez, Q. 1993. *Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica*. San José, Costa Rica, INCAFO. 121 p.
- Kammesheidt, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Tropical Ecology* 15: 143-157.

- LaFrankie, J.V.; Ashton, P.S.; Chuyong, G.B.; Co, L.; Condit, R.; Davies, S.J.; Foster, R.; Hubbell, S.P.; Kenfack, D.; Lagunza, D.D.; Losos, E.C.; Nor Nsm; Tan, S.; Thomas, D.W.; Valencia, R.; Villa, G. 2006. Contrasting structure and composition of the understory in species-rich tropical rainforests. *Ecology* 87: 2298–2305.
- Lamb, D.; Erskine, P.D.; Parrotta, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- Legendre, P.; Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129(2): 271-280.
- Legendre, P.; Borcard, D.; Peres-Neto, P. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4): 435-450.
- Legendre, P.; Xiangcheng, M.; Haibao, R.; Keping, M.; Mingjian, Y.; Fang Sun, I.; Fangliang, H. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology* 90(3): 663-674.
- Letcher, S.G.; Chazdon, R.L. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41(5): 608-617.
- Lugo, A.E.; Helmer, E. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management* 190:145–161.
- Marín-Spiotta, E.W.; Silver, L.; Ostertag, R. 2007. Long-term patterns tropical reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecological Applications* 17(3): 828–839.
- Matteucci, S.; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de vegetación. Washington, DC, OEA. 168 p.
- McCune, B.; Grace, J.B. 2002. Analysis of ecological communities. Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 300 p.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2005. Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. Washington, DC., World Resources Institute. 100 p.
- Mesquita, R.; Ickes, C.G.; Ganade, G.; Williamson, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon basin. *Journal of Ecology* 89: 528–537.
- Miller, P.M.; Kauffman, J.B. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales). 2002. Directrices de la OIMT para la restauración, ordenación y rehabilitación de los bosques tropicales secundarios y degradados.
- Paniagua Vega, R.; Salazar Chaves, G. 2011. Precios de la madera en Costa Rica 2011 y tendencias de las principales especies comercializadas. San José, Costa Rica, Oficina Nacional Forestal.
- Parker, T. 2008. Trees of Guatemala. Texas, US, The Tree Press. 1033 p.
- Pascarella, J.B.; Aide, T.; Serrano, M.I.; Zimmerman J.K. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217–228.
- Peet, R.K.; Christensen, N.L. 1987. Competition and tree death. *BioScience* 37:586-594.
- Powers, J.S.; Becknell, J.M.; Irving, J.; Pérez-Aviles, D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258: 959–970.
- Ramos, J.M.; del Amo, S. 1992. Enrichment planting in a tropical secondary forest in Veracruz, Mexico. *Forest Ecology and Management* 54:289-304.
- Ramos, Z.; Finegan, B. 2006. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el corredor biológico San Juan-La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* 49:125-136.

- Reyers, B. 2004. Incorporating anthropogenic threats into evaluations of regional biodiversity and prioritisation of conservation areas in the Limpopo Province, South Africa. *Biological Conservation* 118(4): 521-531.
- Rodrigues, R.R.; Lima, R.A.F.; Gandolfi, S.; Nave, A.G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1242-1251.
- Sesnie, S.; Finegan, B.; Gessler, P.; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1): 16-26.
- Sezen, U.U.; Chazdon, R.L.; Holsinger, K.E. 2005. Genetic consequences of tropical second-growth forest regeneration. *Science* 307: 891-891.
- 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. Bogor, Indonesia, CIFOR. 31 p. (Occasional Paper # 13).
- Soudre, M. 2004. Factores que influyen sobre las características del suelo y la vegetación secundaria regenerada en pasturas abandonadas de Hojanca, Guanacaste, Costa Rica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 110 p.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press.
- Wright, S.J.; Muller-Landau, H. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38: 287-301.

Anexos

Anexo 1. Encuesta georreferenciada para propietarios de bosques secundarios en la península de Nicoya, Costa Rica

Nombre del encuestado.....Edad.....Fecha...../...../...../

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

GRACIAS por su colaboración

1.1 Ubicación

Localidad..... Otra referencia de acceso.....

1.2 Historia

Es propietario de la finca.....años que radica en lugar.....Observaciones.....

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 más su historia de uso.

1.3 Recuerda la secuencia de actividades en el pasado, antes de abandonar el potrero:

A) Periodo de uso.....actividades

B) Periodo de uso.....actividades

C) Periodo de uso.....actividades.....

D) Periodo de uso.....actividades.....

Con qué método de desmonte se hicieron (explique).....

1.4 Elija al menos uno de los sitios con bosque secundario (tacotal)

¿Cómo es la topografía? plana.....ondulada.....quebrada.....otros.....

Posición del bosque en la pendiente.....

¿Qué tipos de suelos predominan? (color, textura, fertilidad, otros)

¿Cuáles son las especies más abundantes en este tacotal?

¿Qué especies del bosque secundario son importantes para usted y por qué?

Señale en cuál de las categorías de uso se encuentran las especies utilizadas por usted

¿Cuántas veces se incendió el bosque desde que usted recuerda? años

1.5 Hablemos de los usos en ese mismo lugar (si hubo ganadería/agricultura)

Número de cabezas de ganado en potrero.....(inicio/año).....(final/año).....

¿Con cuántos animales empezó su actividad? ¿Cuántos animales tuvo como máximo?

¿Cuántos animales tenía al abandonar el potrero? ¿Cuántas rotaciones por año?

¿Usaba apartos o divisiones dentro de la finca?.....¿Cuántas?.....(aproximado)

Especies	Usos							
	Madera	Construcción	Ebanistería	Carpintería	Postes	Leña y carbón	Artesanías	Mangos de herramientas

Número de veces de pastoreo en el año.....

Finalidad de ganado: carne.....leche.....doble.....reproducción.....otros.....

Frecuencia de chapias

Frecuencia de quemas

Tipos de pastos

Año de abandonomotivos.....

Otras características del uso que recuerde.....

1.6 Actualmente:

¿Cuál es la principal actividad que realiza?

¿Tiene pasturas activas?.....características de uso:

años de uso:.....frecuencia de chapias.....

Frecuencia de quema/año.....tipo de pasto.....carga animal.....

Número de animales /potrero.....superficie del potrero.....permanencia el potrero meses.....

¿Trabaja de forma permanente en su finca?.....(explique).....

¿Tiene otras fincas? ¿Cuáles vecinos son pioneros de este sector?

¿Cuáles de ellos tiene bosques secundarios en sus fincas?

Anexo 2. Estadísticos descriptivos

Cuadro A1. Estadística descriptiva de las características de las fincas donde se realizó el estudio (n= 53)

	media	de	mínima	máxima
Área (ha)	475	530,6	15	2300
Permanencia (años)	44	12,5	18	70
Actividad agrícola (años)	2,4	2,7	0	13
Actividad ganadera (años)	22	6,4	6	31
Uso de incendios (años)	9	8	0	31
Área de bosque (ha)	32	23,2	2	86
Topografía área boscosa	2	0,9	1	4
Incendios (años)	2	1,6	0	6
Cabezas de ganado (n máximo)	130	109,8	20	450

Cuadro A2. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas de temperatura para los píxeles de Worldclim cubiertos por las 53 parcelas de muestreo

Variable	Abreviatura	Media	DE	Mínima	Máxima
Temperatura promedio anual (°C)	Tma	25,38	0,98	22,6	26,6
Media del rango diario (media del máximo mensual-media de la mínima mensual)	Tmrd	11,27	0,2	10,9	11,6
Isotermalidad (Tmrd/Tra)*100	Tl	7,62	0,04	7,6	7,7
Estacionalidad (desviación estándar * 100)	Te	76,42	3,13	68,5	82,5
Temperatura máxima del mes más cálido	Txcm	33,36	1,03	30,4	34,7
Temperatura mínima del mes más frío	Tnfm	18,67	0,96	16,1	20
Rango anual (Txcm-Tnfm) (°C)	Tra	14,69	0,28	14,2	15,2
Temperatura media del cuatrimestre más húmedo (°C)	Tmht	24,96	0,94	22,3	26,1
Temperatura media del cuatrimestre más seco (°C)	Tmst	25,52	1,01	22,7	26,8
Temperatura media del cuatrimestre más cálido (°C)	Tmct	26,5	1,02	23,6	27,7
Temperatura media del cuatrimestre más frío (°C)	Tmft	24,49	0,95	21,8	25,6

Cuadro A3. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas de precipitación para los pixeles de Worldclim cubiertos por las 53 parcelas de muestreo

Variable	Abreviatura	Media	DE	Mínima	Máxima
Precipitación anual (mm)	Pa	2092	137,2	1710	2458
Precipitación del mes más húmedo (mm)	Phm	406	21,6	343	465
Precipitación del mes más seco (mm)	Psm	3	1,0	1	6
Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	Pe	85	1,6	82	89
Precipitación del cuatrimestre más húmedo (mm)	Pht	1075	62,2	903	1245
Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)	Pst	18	3,7	11	29
Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)	Pct	335	22,5	260	398
Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)	Pft	547	42,7	433	654

Cuadro A4. Estadística descriptiva de las variables de suelo medidas en las 53 parcelas de muestreo. D.e. = desviación estándar.

Variable	Media	DE	Mínima	Máxima
Arena (%)	40,9	12,3	13,3	66,0
Limo (%)	32,0	5,8	17,9	46,2
Arcilla (%)	27,1	9,7	8,5	61,2
pH	6,2	0,6	5,3	7,8
Acidez (cmol (+) l ⁻¹)	0,2	0,3	0,1	1,7
Ca (cmol (+) l ⁻¹)	39,7	21,7	5,2	82,1
Mg (cmol (+) l ⁻¹)	9,5	5,4	2,0	25,6
K (cmol (+) l ⁻¹)	0,2	0,1	0,0	0,7
P (mg l ⁻¹)	1,7	1,0	0,5	5,4
Cu (mg l ⁻¹)	11,0	8,8	2,0	50,6
Zn (mg l ⁻¹)	2,4	1,9	0,7	9,8
Mn (mg l ⁻¹)	25,7	26,3	1,8	102,0
Fe (mg l ⁻¹)	44,6	32,4	1,2	155,0
N	0,23	0,07	0,12	0,4
C orgánico (%)	2,4	1,0	1,2	5,1
UBP	2,5	1,0	1,0	4,0
P%	26,1	11,6	5,0	55,0
PS	50,6	17,7	15,0	90,0

Cuadro A5. Autovectores del análisis de componentes principales de las variables fisiográficas y de suelo

Variable	CP1	CP 2
Arena	-0,16	0,26
Limo	0,07	-0,12
Arcilla	0,15	-0,25
pH	-0,39	0,07
acidez	0,23	-0,28
Ca	-0,38	-0,09
Mg	-0,06	-0,28
K	-0,18	-0,02
P	-0,17	0,18
Cu	0,34	0,14
Zn	0,32	0,25
Mn	0,41	0,04
Fe	0,34	0,22
N	-0,05	0,51
C	-0,1	0,5
P%	-0,14	-0,11

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) es un centro regional dedicado a la investigación y la enseñanza de posgrado en agricultura, manejo, conservación y uso sostenible de los recursos naturales. Sus miembros son Belice, Bolivia, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, República Dominicana, Venezuela, el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA) y el Estado de Acre en Brasil.