



Solutions for environment and development  
Soluciones para el ambiente y desarrollo

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL  
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA  
ESCUELA DE POSGRADO**

**Caracterización ecológica y del potencial forestal de  
bosques secundarios en la Península de Nicoya, Costa  
Rica, y sus relaciones con factores ambientales.**

Por:

Vanessa Alexandra Granda Moser

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado  
como requisito para optar por el grado de

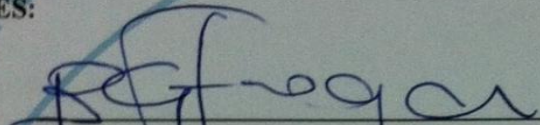
*Magister Scientiae* en Manejo y Conservación de  
Bosques Tropicales y Biodiversidad

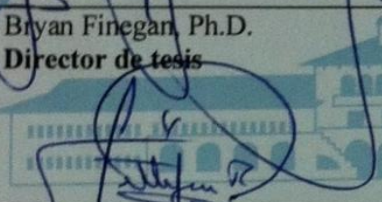
Turrialba, Costa Rica, 2015

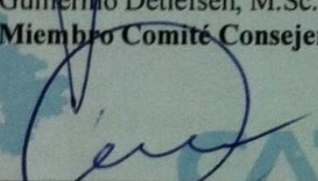
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

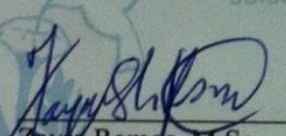
**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN  
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**


**FIRMANTES:**

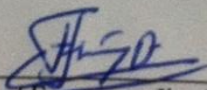
  
Bryan Finegan, Ph.D.  
Director de tesis

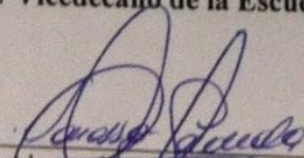
  
Guillermo Detlefsen, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero

  
Diego Delgado, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero

  
Zayra Ramos, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero

  
Emel Rodríguez, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero

  
I. Miley González, Ph.D. / Francisco Jiménez, Dr. Sc.  
Decano / Vicedecano de la Escuela de Posgrado

  
Vanessa Alexandra Granda Moser  
Candidata

# **I. ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS**

La presente investigación abarcó el análisis de la composición florística y diversidad de los bosques secundarios de la Península de Nicoya, y sus relaciones con los factores ambientales.

El documento de tesis incluye una sección inicial que contiene elementos como la dedicatoria, el agradecimiento, el índice, el resumen y un listado de abreviaturas y siglas. La segunda sección está constituida por las siguientes partes:

- 1.) Introducción general, donde se describe de manera clara y precisa los aspectos más relevantes de la investigación.
- 2.) Marco teórico, en donde se describen y analizan los estudios llevados a cabo previamente y que tienen relación con el objeto de estudio.
- 3) Artículo 1 trata la caracterización de los bosques secundarios de la Península de Nicoya a través del análisis de la composición florística y diversidad y sus relaciones con los factores ambientales y antropogénicos.

## **II. DEDICATORIA**

*Dedico este trabajo principalmente a Dios, por haberme dado la oportunidad de alcanzar este logro tan importante de mi formación profesional.*

*A mis padres Roberto y Anita, por ser los pilares fundamentales de mi vida, y por demostrarme siempre su amor, comprensión y apoyo incondicional para salir adelante en los momentos más difíciles.*

*A mi pequeña princesita de ébano Isabella, por ser la razón de mis días y por demostrarme a pesar de su corta edad la valentía para soportar el tiempo y la distancia.*

*A mi abuelita Chabelita (+), por ser una mujer de hierro con corazón de ángel, que me apoyó de manera íntegra, para lograr una más de mis metas y por ser el mejor ejemplo de sabiduría, fortaleza y amor.*

*A mis hermanos Mishu, Angi, Any, Liz, J. Miguel, J. Roberto y Andreas, porque siempre han estado junto a mí brindándome su apoyo.*

*A Rodrigo e Ilka, mis padres de corazón, por compartir buenos momentos.*

*Finalmente a mi ángel de la guarda que nunca me abandona.*

### **III. AGRADECIMIENTO**

*A la Embajada de Bélgica por otorgarme la beca para poder realizar mis estudios*

*A la licenciada Teresa Ordoñez y Dr. Noé Bravo, miembros del departamento de Cooperación Internacional de la UNL por su apoyo en el auspicio y preselección para becarios.*

*A mis Profesores consejeros Bryan Finegan y Guillermo Detlefsen por la paciencia, enseñanzas y lecciones durante el proceso de estudio y desarrollo del trabajo de tesis.*

*A los miembros del comité consejero Diego Delgado, Zayra Ramos y Emel Rodríguez, por sus valiosos aportes durante el desarrollo del documento de tesis.*

*A Sergio Vilchez, por su gran apoyo en el análisis estadístico, sin su ayuda no hubiera podido culminar este documento. A Christian Brenes por todo su apoyo en la parte cartográfica del estudio. A Nelson Zamora por la identificación del material vegetal.*

*A Leonel Coto y Ademar Molina por su colaboración y buenos aportes de conocimientos durante la fase de campo.*

*A todo el personal administrativo de CATIE, su amable atención y por brindarme su amistad. A todos los profesores por sus valiosas enseñanzas durante el desarrollo de los cursos en el primer año de maestría.*

*A mis queridos Amigos Dario, y Freddy por apoyarme en cada momento difícil durante la maestría.*

*A mis compañeros de la promoción 2012-2013, por haber compartido buenos momentos durante esta travesía.*

## IV. CONTENIDO

I. ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS .....	III
II. DEDICATORIA .....	IV
III. AGRADECIMIENTO.....	V
IV. CONTENIDO .....	VI
V. RESUMEN.....	VIII
VI. SUMMARY .....	IX
VII.ÍNDICE DE CUADROS.....	X
VIII.ÍNDICE DE FIGURAS .....	XI
IX. LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XII
1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1 Justificación .....	2
1.2 Objetivos del estudio .....	3
1.2.1 Objetivo general.....	3
1.2.2 Objetivos específicos .....	3
1.3 Hipótesis.....	4
2. MARCO CONCEPTUAL.....	4
2.1 Definiciones de bosques secundarios.....	4
2.2 Importancia de los bosques secundarios.....	4
2.3 Caracterización de los bosques secundarios .....	5
2.3.1 Riqueza y diversidad.....	7
2.3.2 Estructura.....	8
2.4 Factores que determinan la composición y diversidad de los tipos de bosques ecundarios.....	9
2.4.1 Factores ambientales.....	9
2.4.2 Otros factores .....	10
3. BIBLIOGRAFÍA.....	12
4. ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN.....	17
1. INTRODUCCIÓN .....	19
2. ÁREA DE ESTUDIO.....	20
3. METODOLOGÍA.....	22
3.1 Recopilación de información sobre el uso anterior del suelo .....	22
3.2 Muestreo de la vegetación.....	23
3.3 Variables de suelo y variables ambientales.....	23

3.4	Análisis de datos.....	24
3.4.1	Identificación de tipos de bosque.....	24
3.4.2	Riqueza y diversidad de los bosques .....	25
3.4.3	Relación entre la composición florística y los factores ambientales .....	25
3.4.4	Relación entre la composición florística y los factores antropogénicos .....	26
4.	RESULTADOS .....	27
4.1	Resultados generales .....	27
4.2	Identificación de tipos de bosque.....	27
4.3	Efecto de la edad en la riqueza y diversidad de especies por tipo de bosque.	32
4.4	Relación entre la composición florística, factores ambientales y espacio ....	35
4.4.1	Correlación entre variables ambientales.....	35
4.4.2	Descripción del gradiente ambiental.....	36
4.4.3	Composición florística y su relación con los factores ambientales y de distancia geográfica .....	38
4.5	Relación entre la composición florística y los factores antropogénicos .....	40
5.	DISCUSIÓN .....	40
5.1	Los tipos de bosque y sus especies .....	40
5.2	Tipos de bosque, riqueza y diversidad .....	43
5.3	Tipos de bosque y ambiente.....	44
5.4	Variación de la composición arbórea con las variables ambientales .....	45
5.5	Variación de la composición arbórea con las variables antropogénicas.....	45
6.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	48
7.	BIBLIOGRAFÍA.....	49
8.	ANEXOS .....	58

## V. RESUMEN

La recuperación de bosques secundarios en pastizales abandonados se ha convertido en un proceso clave para la conservación y manejo de agro paisajes, ya que están estrechamente ligados al mantenimiento de la biodiversidad forestal a través del tiempo. No obstante a pesar de la importancia que tienen estos ecosistemas para establecerse en áreas perturbadas, son deficientes los conocimientos sobre los factores que interactúan en el establecimiento de las comunidades vegetales de segundo crecimiento. En 53 parcelas temporales de muestreo de 0,12 ha, ubicadas en un rango altitudinal entre 54 a 828 m.s.n.m. se estudiaron todos los árboles  $\geq 10$  cm dap con el objetivo de contribuir al conocimiento sobre la distribución, composición florística, estructura y diversidad de los bosques secundarios, para conocer su potencial forestal y establecer lineamientos de manejo. Se identificó más de 150 especies de árboles, agrupados en tres tipos de bosques a través de análisis multivariados. A partir de esta clasificación, los bosques fueron comparados en relación a su composición, estructura, riqueza, diversidad y edad de abandono. El análisis de variación de composición florística en función de variables de clima, suelo, distancia geográfica y altitud, evaluado por medio de partición de la varianza indica que el espacio es el principal mecanismo de recambio de especies en el gradiente altitudinal, seguido por el clima. Esto sugiere que la dispersión es el principal mecanismo para el recambio de especies y el mantenimiento de la diversidad beta en la explicación de composición florística de los bosques secundarios en el gradiente, señalando además que con respecto al uso anterior del suelo, la carga animal y ocurrencia de incendios tienen influencia sobre la composición de la vegetación.

**Palabras claves:** *Composición florística, riqueza de especies, estructura, factores ambientales.*



## VI. SUMMARY

The recovery of secondary forests on abandoned pastures has become a key process to conservation and management of agricultural landscapes, as they are closely linked to the maintenance of forest biodiversity through time. However, despite of the importance of these ecosystems to settle down in disturbed areas, the knowledge of factors that interact in the establishment of plant communities of second growth still remains deficient. In 53 temporary sample plots of 0.12 ha, located at an altitude range between 54-828 m a.s.l, we studied all trees  $\geq 10$  cm dbh in order to contribute to the knowledge on the distribution, species composition, structure and diversity of secondary forests for their forestry potential and introducing management guidelines. Over 150 species of trees were identified grouped into three types of forests through multivariate analyzes. Based on this classification, the forests were compared in relation to the variables of composition, structure, richness, diversity and age of abandonment. The analysis of variation in species composition in terms of climate, soil variables, altitude and geographic distance, evaluated by variation partitioning indicates that space is the main mechanism of species turnover in the altitudinal gradient, followed by climate. This suggests that dispersion is the main mechanism for species turnover and maintenance of beta diversity in explaining floristic composition of secondary forests in the gradient, further noting that the previous land use, stocking rate and fire occurrence have influence on vegetation composition.

*Keywords: Floristic composition, species richness, structure, environmental factors.*

## VII. ÍNDICE DE CUADROS

### ARTÍCULO 1. COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE BOSQUES SECUNDARIOS DE LA PENÍNSULA DE NICOYA, COSTA RICA Y SUS RELACIONES CON LOS FACTORES AMBIENTALES.

<i>Cuadro 1. Áreas de conservación de la Península De Nicoya .....</i>	<i>22</i>
<i>Cuadro 2. Abundancia relativa (Arel), Dominancia Relativa (Drel), e Índice de Valor de Importancia (IVI) de diez especies con el mayor peso ecológico por tipo de bosque de la Península de Nicoya: a) bosque 1, b) bosque2 y c) bosque 3.....</i>	<i>29</i>
<i>Cuadro 3. Especies indicadoras por tipo de bosque con mayor valor indicador (Vi). .....</i>	<i>30</i>
<i>Cuadro 4. Medias (<math>\pm</math>error estándar de la edad de abandono, riqueza e índices de diversidad para los tres tipos de bosques y prueba de comparación LSD de Fisher (<math>\alpha=0,05</math>) con datos de vegetación de 53 parcelas de 0,12 ha cada parcela de árboles, palmas y <math>\geq 10</math> cm de dap.....</i>	<i>33</i>
<i>Cuadro 5. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas (obtenidas de WorldClim) y de elevación obtenidas de 53 parcelas de muestreo (0,12 ha por parcela). .....</i>	<i>35</i>
<i>Cuadro 6. Estadística descriptiva de las propiedades físicas del suelo de 53 parcelas (de 0,12 ha por parcela) muestreadas. ....</i>	<i>36</i>
<i>Cuadro 7. Partición de la varianza para la comunidad de árboles y palmas muestreados en 53 parcelas temporales de 0,12 ha cada parcela en la Península de Nicoya. Estadísticos <math>R^2</math> ajustado, F y p valor para las matrices predictoras de espacio, clima, suelo y altitud. Los efectos de los factores de control en combinación con los otros factores están representados por el símbolo}. .....</i>	<i>40</i>

## VIII. ÍNDICE DE FIGURAS

### ARTÍCULO 1. COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE BOSQUES SECUNDARIOS DE LA PENÍNSULA DE NICOYA, COSTA RICA Y SUS RELACIONES CON LOS FACTORES AMBIENTALES.

- Figura 1. Mapa de ubicación de 53 parcelas de muestreo (0,12 ha cada una), en la Península de Nicoya, Costa Rica..... 21*
- Ilustración 2. Dendrograma basado en la composición florística de 53 parcelas de 0,12 ha para individuos con  $dap \geq 10$  cm en bosques secundarios de la península de Nicoya, costa rica (método Ward y distancia Bray - Curtis). ..... 28*
- Figura 3. Diagrama de ordenación (NMS), que muestra la relación entre las 53 parcelas de muestreo y las especies más importantes en ellas. .... 32*
- Figura 4. Curvas de rango-abundancia para los tres tipos de bosque identificados en la Península de Nicoya. .... 33*
- Cuadro 5. Curvas de acumulación de especies para los tres tipos de bosque: a) número de especies por número de parcelas muestreadas (0,12ha cada parcela) y b) riqueza de especies por número de individuos..... 34*
- Figura 6. Gráfico Biplot de las parcelas de los tipos de bosque en el espacio de las variables de temperatura y precipitación, resultado del análisis de componentes principales.. ..... 37*
- Figura 7. Gráfico Biplot de las parcelas de los tipos de bosque en el espacio de las variables de suelo, resultado del análisis de componentes principales. Las figuras y colores diferentes representan las parcelas de los tres tipos de bosque..... 38*
- Figura 8. Variación total explicada por todos y cada uno de los factores ambientales (clima, suelo, altitud y espacio), para árboles y palmas, muestreados en 53 parcelas temporales 0.12 ha en la Península de Nicoya. El sombreado de color negro hace referencia a los efectos puros de cada factor ambiental. .... 39*

## **IX. LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS**

**ANOSIM:** Análisis de Similitud

**ANOVA:** Análisis de Varianza Univariado

**CATIE:** Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

**dap:** Diámetro a la altura del pecho

**FONAFIFO:** Fondo Nacional de Financiamiento Forestal

**GLM:** Modelos Lineales Generalizados

**IMN:** Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica

**ITCR:** Instituto Tecnológico de Costa Rica

**IVI:** Índice de Valor de Importancia

**m<sup>2</sup> ha-1:** Metros cuadrados por hectárea

**m<sup>3</sup>ha-1:** Metros cúbicos por hectárea

**NMS:** Nometric Multidimensional Scaling

**m.s.n.m:** Metros sobre el nivel del mar

**PCA:** Análisis de Componentes Principales

**PCNM:** Principal Coordinates of Neighbour Matrices

**Qeco:** Quantitative ecology software

**RDA:** Análisis de Redundancia Canónica

**SIG:** Sistema de Información Geográfica

**SINAC:** Sistema Nacional de Áreas de Conservación

**USDA:** United States Department of Agriculture

**VARPART:** Variation Partitioning

**VI:** Valor Indicador

# 1. INTRODUCCIÓN

Actualmente se estima que los bosques primarios abarcan un 31% de la superficie terrestre, que corresponde aproximadamente a 4000 millones de hectáreas; de las cuales la mitad de los bosques se encuentran localizados en los trópicos (FAO 2010). Sin embargo, en los últimos años la deforestación para implementar áreas de pasturas y cultivos agrícolas ha tenido una tendencia creciente especialmente en los países en vía de desarrollo. El abandono posterior de las áreas degradadas por la ganadería y agricultura migratoria (Finegan y Nasi 2004), ha originado la expansión de barbechos y bosques secundarios en muchas regiones tropicales y subtropicales (Brown y Lugo 1990; Hughes *et al.* 1999; Guggenberg y Zech 1999; Emrich *et al.* 2000).

FAO (2010), reporta que la superficie ocupada por bosques secundarios en Centroamérica es alrededor de 6 millones de hectáreas. Esta extensión tiende a aumentar, ya que se calcula que un poco más de la mitad de la superficie (58%) de estos ecosistemas proviene de la conversión de bosques primarios en otros usos de la tierra (Brown y Lugo 1990).

Costa Rica, especialmente la Península de Nicoya, sufrió una gran transformación del paisaje en las décadas de 1960 y 1970 al perder la mayor parte de la cobertura de bosque, el cual fue remplazado por pasturas para ganadería (Salazar *et al.* 2007); lo que puso en amenaza la biodiversidad de los bosques secos y húmedos de esta región (Ewel 1999). No obstante a finales de los 80 se inició un proceso de abandono de las tierras destinadas para la ganadería, debido a la caída de los precios de la carne, sobreexplotación de los recursos naturales, invasión de malezas y el poco acceso del uso de estas tierras para otras actividades agrícolas (Leopold *et al.* 2001). Esto desencadenó en serios problemas ambientales y sociales, y desde entonces el paisaje de la zona se ha visto dominado por bosques secundarios, resultado de la recuperación de tierras agrícolas y pastizales abandonados, convirtiéndose en el recurso forestal más abundante de la zona (Salazar *et al.* 2007)

En términos generales los bosques secundarios son el resultado de procesos ecológicos de sucesión, los cuales determinan los cambios en la estructura, composición riqueza y diversidad de las comunidades vegetales a través del tiempo (Gomez-Pompa y Vásquez-Yanez 1974). En los trópicos algunos estudios documentan que los bosques secundarios comparten características comunes, por ejemplo la variabilidad florística y dominancia de rodales coetáneos conformados por especies heliófitas, durante las fases tempranas de sucesión (Finegan 1992; Guariguata *et al.* 1997). Otras investigaciones señalan que los bosques secundarios pueden aumentar en la riqueza de especies hasta los valores que muestran los bosques maduros en menos de 80 años (Brown y Lugo 1990; Finegan 1996). Por el contrario estos atributos pueden ser diferentes considerablemente, por lo menos durante el primer siglo de sucesión secundaria, del bosque original (Finegan 1996; Ferreira y Prance 1999; Guariguata y Ostertag 2001; De Walt *et al.* 2003).

Estas diferencias en la recuperación de la diversidad y productividad de los bosques secundarios, sean estos húmedos o estacionalmente secos, se deben a una gama amplia

de factores. Por ejemplo, a las variaciones fenológicas de especies colonizadoras al momento del abandono de las tierras, al de regeneración, así como a las diferentes especies de árboles remanentes y a los parches de vegetación natural que se encuentran aislados en las zonas de disturbio, los cuales pueden influir en la composición del sitio (Smith *et al.* 1997; OIMT 2002). Por otro lado, a nivel local, los factores geográficos -climáticos (precipitación y altitud) y suelo, son determinantes en la variabilidad composicional dentro de una misma zona de vida (OIMT 2002). De igual manera otros factores como la incidencia estacional del fuego y las sequías (Ewel 1980); uso anterior del suelo, fertilidad y proximidad a fuentes de propágulos interactúan para ejercer un papel crítico en la recuperación y restauración de estos ecosistemas, ya sea en términos estructurales, funcionales y florísticos (Guariguata y Ostertag 2001).

Debido al rápido crecimiento de la vegetación secundaria, sumado a la presión constante que sufren los bosques primarios, hoy en día se reconoce la importancia de los bosques secundarios como proveedores de bienes y servicios ecosistémicos (ES). Entre los ES de los bosques secundarios se pueden mencionar la producción de madera, leña y carbón, protección de la fauna y flora, control de la erosión, regulación del recurso hídrico y captura de carbono, entre otros (Finegan 1992; Guariguata y Ostertag 2001; OIMT 2002; Clark 2007).

En este sentido y por las razones antes descritas se hace indispensable caracterizar los tipos de bosque secundarios para comprender como los factores ambientales y antropogénicos, interactúan en la recuperación de la composición florística, estructura y riqueza de las especies heliófilas durables. Sobre la base de tal conocimiento, se puede tomar decisiones sobre la gestión de los procesos de restauración y conservación, así como también de manejo forestal sostenible de estos ecosistemas (Finegan y Delgado 2000).

## **1.1 Justificación**

Diversas investigaciones han documentado los procesos de deforestación en Costa Rica desde la década de 1960 hasta 1980, cuando el desarrollo económico del país impulsó la agricultura y ganadería extensiva, lo cual resultó en la reducción de la cobertura forestal de 53% a 21% del territorio Nacional; a mediados de los mediados de 1980, el país deja la deforestación, para dar paso a la recuperación de la cobertura forestal, la cual se estima en 52,4% en el año 2010 (MINAET y FONAFIFO 2012) Esta cobertura forestal incluye aproximadamente 900.000 hectáreas de bosques secundarios en diferentes etapas de sucesión (charrales, barbechos, bosques secundarios y bosques residuales) (MINAET y FONAFIFO 2012). De acuerdo a los informes de la FAO (2010), los bosques secundarios, constituyen tres veces más de la superficie ocupada por los bosques primarios disponibles en el país, para la producción de madera y casi siete veces el área de plantaciones forestales.

Los bosques secundarios se han convertido en el recurso forestal potencialmente productivo más abundante del país, lo que constituye una buena alternativa para el

desarrollo forestal costarricense. Una creciente evidencia indica que los bosques secundarios tienen un gran potencial de manejo, debido a la dominancia del grupo ecológico de especies heliófilas durables, conformado en su mayoría por árboles comerciales de rápido crecimiento, lo cual los hace altamente productivos y facilita su silvicultura (Wadsworth 1987; Finegan 1992). Además, la vegetación de segundo crecimiento provee bienes y servicios ecosistémicos, resaltando dentro de los más importantes la regulación del régimen hidrológico, el ciclaje de nutrientes (OIMT 2002), la conservación de la biodiversidad (Chazdon 2003), así como también la captura de carbono (OIMT 2002; Zarin *et al.* 2001; Grace 2004, Feldpausch *et al.* 2004). Así mismo por ser parte del paisaje agropecuario y por encontrarse generalmente cerca de las comunidades rurales, estos ecosistemas brindan productos forestales maderables y no maderables (alimentos, medicina, textiles, leña, carbón, madera para postes, etc.), lo que contribuye a satisfacer las necesidades inmediatas de las poblaciones rurales (OIMT 2002).

Sin embargo, la productividad y recuperación de los procesos ecológicos y funcionales de los bosques secundarios pueden variar frente a factores ambientales, ecológicos y antropogénicos (Guariguata y Ostertag 2001; Chazdon 2003; Finegan y Nasi 2004). Por lo tanto, conocer la composición florística y distribución de los tipos de bosque secundario y la influencia que tienen los factores ambientales y antropogénicos, ayuda a entender el comportamiento de la diversidad taxonómica de especies vegetales y el estado de conservación del bosque a través del tiempo.

Bajo este contexto, la presente investigación tiene como finalidad contribuir con el conocimiento de la vegetación secundaria, a través de la caracterización de los tipos de bosque a partir de su composición, estructura y diversidad de especies arbóreas, así como de la relación que existe entre las variables ambientales y antropogénicas como indicadores de su distribución a lo largo de la Península de Nicoya, Costa Rica.

## **1.2 Objetivos del estudio**

### **1.2.1 Objetivo general**

Contribuir al conocimiento de la distribución, composición florística, estructura y diversidad de los bosques secundarios en la Península de Nicoya, con el fin de cuantificar el potencial forestal, para establecer lineamientos de manejo forestal sostenible.

### **1.2.2 Objetivos específicos**

O.E 1. Identificar y caracterizar la composición florística, diversidad y riqueza de los bosques secundarios.

O.E 2 Evaluar la relación entre los factores ambientales y antropogénicos, con la composición florística y diversidad de los bosques secundarios.

### **1.3 Hipótesis**

- Los cambios de los factores ambientales (clima, suelo, topografía y distancia geográfica), asociados con la gradiente altitudinal, determinan la composición florística, riqueza y estructura de los tipos de bosques secundarios en la península de Nicoya.
- La edad de abandono y el uso anterior del suelo afectan la composición florística, riqueza y estructura de los tipos de bosques secundarios.

## **2. MARCO CONCEPTUAL**

### **2.1 Definiciones de bosques secundarios**

Existen diversas investigaciones realizadas sobre los bosques secundarios. Sin embargo, todavía en la literatura existen ambigüedades para definir con claridad estos ecosistemas. No obstante, para efectos de la presente investigación se empleará el término secundario para hacer referencia al crecimiento del recurso forestal, donde el bosque original fue transformado drásticamente por las actividades humanas (agricultura, ganadería y aprovechamiento forestal).

Brown y Lugo (1990) definen el bosque secundario como la vegetación que se forma por efecto de las actividades humanas sobre la tierra con cobertura forestal, eliminando de la definición al bosque que se origina por disturbios naturales. Finegan (1992), indica que un bosque secundario es la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras que son abandonadas después de que su vegetación original es destruida por la actividad humana. Smith *et al.* (1997) comparten la misma definición, excluyendo la palabra abandonadas por el juicio de valor que implica; por lo tanto indica que los bosques secundarios constituyen la vegetación leñosa de carácter sucesional que se desarrolla sobre tierras cuya vegetación original fue destruida por actividades humanas. Por ser una definición ampliamente reconocida y citada en los textos de ecología de bosques secundarios, para el presente estudio se utilizará el concepto expuesto por Finegan (1992).

### **2.2 Importancia de los bosques secundarios**

La importancia de los bosques secundarios se ha ido incrementando a través del tiempo, debido a la preocupación de los procesos acelerados de deforestación de los bosques primarios y el papel que estos desempeñan para la conservación del medio ambiente; el aumento en la importancia de estos ecosistemas, es analizado desde el punto de vista económico, ecológico y social (Smith *et al.* 1997). En lo económico se puede señalar, que los bosques secundarios se caracterizan por la abundancia y el rápido crecimiento de especies heliófilas durables altamente productivas (Finegan 1992). Fedlmeier (1996), documenta en su estudio realizado en la Zona Norte de Costa Rica, que los bosques secundarios pueden alcanzar rendimientos similares a los obtenidos en las plantaciones forestales (10 a 20 m<sup>3</sup>/ha/año). Otros estudios realizados en bosques



secundarios secos, reportan que en un bosque de 25 años en la Estación Experimental Fortaleza Horizonte, ubicada en la región Chorotega al noroeste de Costa Rica, puede alcanzar volúmenes comerciales de  $22 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}/\text{año}$  (Spittler *et al.* 1999). Estos datos evidencian la presencia de rodales coetáneos, dominados por especies de rápido crecimiento con alto valor comercial que poseen características apropiadas para el manejo forestal (Finegan 1992). Los bosques secundarios también constituyen una fuente importante de leña y carbón, y productos forestales no maderables, que permiten mejorar las condiciones económicas y satisfacer las necesidades inmediatas de las poblaciones rurales (OIMT 2002). Además el uso y manejo adecuado de estos ecosistemas para diferentes fines, pueden reducir la presión ejercida sobre los bosques primarios (Kammesheidt 2002).

Con respecto a los beneficios ecológicos, los bosques secundarios desempeñan un papel fundamental en la recuperación de áreas degradadas y restauración de la cobertura forestal (Veira *et al.* 1996; Parrota *et al.* 1997; Guggenberger y Zech 1999), regulan el régimen hídrico reduciendo la pérdida de agua por escorrentía (Picado 1992), reducen el riesgo de incendios y ayudan a conservar los recursos genéticos y la biodiversidad (OIMT 2002). Por otra parte, debido al rápido crecimiento y acumulación de biomasa que presentan las especies de los bosques secundarios durante los primeros 20 años, estos son capaces de convertirse en grandes sumideros de carbono, lo cual ayuda a mitigar los procesos de cambio climático a diferentes escalas (Smith *et al.* 1997; OIMT 2002).

### **2.3 Caracterización de los bosques secundarios**

La composición florística, estructura, diversidad y riqueza de los bosques secundarios, están determinados por los cambios en la cobertura por los procesos de sucesión a través del tiempo; así como por los factores ambientales y antropogénicos que puedan influir en la recuperación de los atributos de estos ecosistemas.

Finegan (1992), manifiesta que la sucesión secundaria en condiciones favorables es un proceso continuo en el tiempo, donde existen transiciones graduales entre las fases, mismas que se detallan a continuación:

#### **I Fase**

En los primeros meses después del abandono de las pasturas, comienza la colonización de especies herbáceas y arbustivas (Finegan y Sabogal 1988; Finegan 1992). La colonización en áreas descubiertas se inicia con la llegada de semillas correspondientes a especies del gremio heliófita efímera (Guariguata *et al.* 1997). La sobrevivencia de estas semillas, se debe a que la mayoría son pequeñas de bajo contenido de humedad y son resistentes a su depredación (Gómez-Pompa y Vasquez-Yanes 1974). El establecimiento de la vegetación en las primeras etapas de sucesión, es propiciado por las especies pioneras del gremio heliófitas efímera por la abundante lluvia de semillas en el sustrato (Vieira 1998). En los estadios tempranos de sucesión (2 y 10 años), sobresalen especies de las familias Piperaceae, Malvaceae, Melastomataceae. Particularmente, una de las especies

encontradas en estadíos tempranos, es *Piper auritum* que presenta una alta abundancia (Gómez-Pompa y Vasquéz-Yanes 1974, Budowski 1965).

En Costa Rica, las especies más abundantes y dominantes en áreas abandonadas entre 5 a 10 años de la bajura tropical, corresponden a las familias Melastomataceae y Rubiaceae (Finegan 1996). De igual manera, investigaciones realizadas en los bosques estacionalmente secos ubicados en la región Chorotega al noreste, documentan en los estadíos tempranos especies como *Cordia alliodora*, *Cochlospermum vitifolium* y *Cecropia peltata* (Kalacska *et al.* 2004)

## **II Fase**

En esta fase las especies heliófitas efímeras y durables conforman una comunidad todavía de muy baja riqueza florística y comprenden pocas especies dominantes del género *Ochroma* spp., *Cecropia* ssp., *Inga* spp. y *Trema* spp. (Finegan y Sabogal 1988). En esta etapa, se presenta un número mayor de especies de rápido crecimiento e inicio de su declive para dar lugar a las especies heliófitas de lento crecimiento; esta fase puede darse de 10 a 20 años (Finegan y Sabogal 1988). En las zonas húmedas del norte de Costa Rica se han registrado especies de lento crecimiento como: *Vochysia guatemalensis*, *Dendropanax arboreus* y *Simarouba amara* (Redondo *et al.* 2001). En bosques secundarios de bajura de 10 años de abandono se han registrado especies heliófitas durables correspondientes a los géneros: Alchornea, *Cordia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Vochysia* y *Vismia*; algunas veces se presentaron especies esciófitas de mayor estatura y longevas de los géneros: *Ceiba*, *Ficus* y *Swietenia* (Finegan 1996; Saldarriaga *et al.* 1988). Otras especies registradas entre la edad de 16 a 18 años y  $dap \geq 10$  cm, son: *Casearia arborea* (Flacourtiaceae), *Cordia bicolor* (Boraginaceae), *Laetia procera* (Flacourtiaceae), *Goethalsia meiantha* (Tiliaceae) y *Vochysia ferruginea* (Vochysiaceae). Todas las especies mencionadas, se encuentran formando parte del dosel de los bosques primarios.

En los bosques estacionalmente secos del noreste del país se registran en esta fase especies como: *Lonchocarpus parviflorus*, *Guasuma ulmifolia* y *Enterolobium cyclocarpum* (Soudre 2004; Kalacska *et al.* 2004).

## **III Fase:**

A lo largo de esta fase la mayoría de las especies heliófitas durables son dominantes en el dosel superior del bosque. Estas especies se mantienen hasta la declinación de sus poblaciones, siendo reemplazadas por las poblaciones de las especies esciófitas (Guillén 1993). Por ejemplo, en un bosque secundario de 75 años de edad se encontró entre las especies dominantes de las heliófitas durables, a la especie *Goethalsia meiantha* (Finegan y Sabogal 1988). No obstante, pueden existir especies comunes presentes en las tres etapas, tales como *Pentacletra macroloba*, *Vochysia ferruginea*, *Vochysia guatemalensis* y *Simarouba amara*. Así mismo, en los bosques secundarios de 40 años de edad en Hojancha, se registraron especies como *Tabebuia rosea*, *Lonchocarpus parviflorus*, *Cordia alliodora* y *Dalbergia retusa* (Soudre 2004). El ciclo de vida de estas especies dentro del proceso de sucesión puede comprender hasta los 100 años (Finegan, 1996; Finegan y Delgado 2000).

### 2.3.1 Riqueza y diversidad

La riqueza de especies es uno de los parámetros que se utiliza frecuentemente para caracterizar la biodiversidad (Gaston 1996). Se define como *riqueza* al número de especies existentes en una determinada área y *diversidad* como el número de especies en relación con el tamaño (abundancia) de la población de cada especie (Louman *et al.* 2001). La riqueza es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, puesto que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas (Moreno 2001).

La medición de la biodiversidad se ha centrado en la búsqueda de parámetros en función de caracterizarla como una propiedad de cada comunidad ecológica, teniendo en cuenta que no están aisladas en un entorno neutro (Moreno 2001). Existen tres distintos niveles de diversidad, los cuales se pueden dividir en tres grupos: i) diversidad alfa, entendida como el número de especies de una comunidad presentes en un lugar determinado, ii) diversidad beta, como el grado de recambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y iii) diversidad gama, como el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Wittaker 1972).

Finegan y Delgado (2000) manifiestan que una forma apropiada de definir diversidad de ecosistemas boscosos es el número, variedad y arreglo espacial de los tipos de bosques a una escala dada, pudiéndose expresar la diversidad  $\beta$  como el grado en el cual las comunidades difieren unas de otras a lo largo de gradientes ambientales.

Una de las características más típicas de los bosques secundarios es la alta heterogeneidad florística y estructural entre masas forestales que se encuentran a poca distancia unas de otras, tanto a nivel del dosel superior, como de la cubierta inferior del bosque (Guriguata *et al.* 1997). La acumulación de especies en los bosques secundarios se da a través del tiempo por los procesos de sucesión (Lamprech 1990; Finegan 1992). Algunos autores documentan que los valores de riqueza y diversidad aumentan conforme aumenta la edad del bosque (Peña-Claros 2001; Ferreira *et al.* 2002).

Un estudio en la Amazonía boliviana reportó 23 especies en el bosque secundario menor a 20 años de edad y 53 especies en el bosque de 40 años edad; los índices de diversidad de Shannon alcanzaron un rango entre 2,3 y 3,8 aproximadamente, lo cual indica una diversidad baja; también se registró una alta dominancia y abundancia de especies pioneras, tales como *Cecropia sciadophylla*, *Ochroma pyramidale*, *Dytiloma peruviana* y *Trema micrantha*, y otras especies en menor número tales como: *Senna sylvestris*, *Geonoma* sp. y *Jacaranda copaia*. En los bosques de 4 a 6 años de edad, se registraron las especies más abundantes, tales como *Schizolobium amozonicum*, *Cecropia ficifolia* y *Dyctiloma peruviana*. No obstante, en los bosques de 8 a 12 años de edad, las mismas especies se encontraron ocupando el dosel del bosque. Entre estas, existen especies pioneras tolerante a la sombra, como *Jacaranda copaia*, que permanecen en una etapa más avanzada de sucesión secundaria por un largo tiempo al igual que las especies de palmeras

de lento crecimiento (grupo de las especies esciófitas), como *Euterpe precatoria* (Peña-Claros 2001).

En la zona norte de Costa Rica se reportó bosques secundarios húmedos de entre 16 y 18 años de edad, con una baja riqueza comparado con un bosque intervenido en la misma zona (Guariguata *et al.* 1997). En un bosque secundario de 20 años se registró mayor diversidad, donde la mayor abundancia (individuos dap  $\geq$  5 cm) correspondía a las especies esciófitas parciales y totales, entre las que se encontraron *Minquartia guianensis*, *Brosimum lactescens*, *Guarea guidonia*, *Maranthes panamensis* y *Vitex cooperi* (Redondo *et al.* 2001). En Santa Rosa, Región Chorotega, Kalacska *et al.* (2004), registró en un bosque estacionalmente seco, que la mayor diversidad de especies se encuentran en las etapas intermedias (H0 = 2,88 - 0,36) y tardías (H0 = 2,75 - 0,42) de sucesión, las cuales difieren significativamente del estadio temprano ( $x^2 = 15,6$ ,  $P < 0,001$ ).

En referencia a la abundancia de los bosques secundarios, algunos autores como (Hutchinson 1993), documentan que estos ecosistemas en los primeros estadios sucesionales se caracterizan por estar conformados por rodales coetáneos con un número menor de especies; sin embargo en la edad de 40 años los rodales entran en una fase disetánea. Por otra parte otros autores registran un aumento en la abundancia de especies durante la fase avanzada de sucesión, donde se destacan especies con valor comercial como: *Pentaclethra maculosa* (N = 57 ha<sup>-1</sup>); *Laetia procera* (N = 177 ha<sup>-1</sup>), *Vochysia ferruginea* (N = 133 ha<sup>-1</sup>), *Rollinia microcephala* (N = 90 ha<sup>-1</sup>) y *Jacaranda copaia* (N = 34 ha<sup>-1</sup>) (Hartshorn 1983).

En Costa Rica se registraron en los bosques estacionalmente secos de Santa Rosa 62 especies en los estadios tempranos, en la etapa intermedia se registraron 106 y en la tardía 92. Las especies más dominantes en la etapa tardía son *Callycophyllum candidissimum* y *Hymenaea courbaril*; mientras que en las etapas iniciales e intermedias se destaca *Semialarium mexicanum* (Kalacska *et al.* 2004). En las zonas húmedas del país se registró en bosques secundarios con diferentes edades (12, 15, 20 y 25 años), que la abundancia de especies comerciales con individuos dap = 5 cm, aumenta conforme avanza la edad del bosque (Redondo *et al.* 2001).

### 2.3.2 Estructura

La estructura de un bosque revela el estado en que se encuentra la población a partir de la organización física de un ecosistema; utiliza en un plano horizontal variables cuantitativas como diámetro a la altura del pecho y área basal (Delgado *et al.* 1997) y se puede describir mediante la distribución del número de árboles por clase diamétrica (Louman *et al.* 2001). Por otra parte, la estructura vertical está determinada por la distribución de los individuos a lo alto de su perfil, y responde a las características de la especie y las condiciones microambientales en las diferentes alturas del perfil (Louman *et al.* 2001).

La estructura de los bosques secundarios en las primeras etapas de sucesión se caracteriza por presentar un mayor número de individuos de diámetros pequeños, mismos

que van aumentando de tamaño en diámetro, cuando avanza la edad de la sucesión. Algunos estudios realizados en México revelan que los valores en área basal en bosques entre 11 y 17 años alcanzan  $13,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  y  $18,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , mientras que en bosques secundarios > a 40 años el área basal puede alcanzar valores entre  $25,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  y  $25,7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  (Centeno 1989). Los últimos valores reportados de área basal son similares a los obtenidos de bosques secundarios jóvenes situados en la selva sub-perennifolia de México (Espinosa 1987). Otros estudios similares realizados en Antioquia Colombia, reportan valores de  $5,7$  y  $29,7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en bosques de 7 a 11 años,  $25,2$  y  $35,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  para los bosques de 25 a 40 años y, entre  $24,3$  y  $85,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  para los bosques primarios. La recuperación de esta característica alcanzó 47% del valor encontrado en los bosques primarios (Yepes *et al.* 2010).

Guariguata *et al.* (1997) registró en bosques secundarios húmedos de Costa Rica valores de área basal (G) de  $25$  a  $31 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en bosques en estadíos sucesionales intermedios (18-19 años), obtenidos de las mediciones de individuos con  $\text{dap} \geq 10 \text{ cm}$ . En las zonas secas como Santa Rosa se han registrado valores entre  $5,4$  -  $11,7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en los estadíos tempranos;  $6,8$  -  $21,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en los estadíos intermedios y  $6,5$  -  $30,1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  en los estadíos más viejos (Kalacska *et al.* 2004). Otro estudio realizado en la zona norte, registra para un bosque de 18 años un área basal de  $11,56 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  (Feldmeier 1996; Solís 1999).

## **2.4 Factores que determinan la composición y diversidad de los tipos de bosques secundarios**

La tipología de los bosques secundarios está determinada por la influencia de factores de tipo ecológico, relacionados con los factores bióticos y abióticos resultantes del régimen de disturbios naturales y antropogénicos los cuales influyen en los diferentes mecanismos de regeneración y colonización de las especies. Es decir, los procesos necesarios para que ocurra la dispersión de propágulos, el establecimiento de las plántulas y la persistencia de los individuos y las poblaciones (Finegan *et al.* 2001). El estudio de estos mecanismos es importante para conocer el potencial de recuperación del ecosistema, lo cual implica la identificación de las interacciones bióticas, el ensamblaje de las especies en la comunidad y el impacto de las especies invasoras (Vargas *et al.* 2007). Las barreras socioeconómicas son todos los factores políticos, económicos y sociales que pueden llegar a limitar los procesos de recuperación de los ecosistemas (Vargas *et al.* 2007).

### **2.4.1 Factores ambientales**

El clima es uno de los factores principales que afecta la distribución natural de la vegetación (Holdridge 2000). El clima de los neo trópicos, se caracteriza por presentar temperaturas poco variables de una estación a otra, sin embargo los regímenes de lluvia son mucho menos predecibles (Hartshorn 2002).

Una forma efectiva para determinar los tipos de vegetación es a través de las zonas de vida de Holdridge, ya que esta se encuentra estrechamente relacionada con las variables ambientales de precipitación y temperatura promedio, por la cual el crecimiento vegetativo

en relación con el período anual, denominada biotemperatura y la relación entre evapotranspiración potencial y precipitación, denominada provincias de humedad. En este sentido, la precipitación varía a lo largo de los pisos altitudinales y esto influye en la composición de la vegetación (Holdridge 2000).

La precipitación también tiene efectos sobre el número de especies encontradas en el bosque, siendo que a mayor precipitación, mayor número de especies encontradas. Delgado *et al.* (1997) describe un resumen de resultados de varios autores para especies con  $dap \geq 2,5$  cm en 13 sitios y cuatro zonas de vida, teniéndose hasta 100 especies en 0,1 ha en el bosque tropical seco (748 - 1533 mm año<sup>-1</sup>); entre 90 y 167 especies en bosques tropicales húmedos y muy húmedos (1830 - 3800 mm año<sup>-1</sup>) y 258 especies en sitios de bosque pluvial (9000 mm año<sup>-1</sup>). Guariguata y Kattan (2002), afirman que en el Neotrópico la precipitación y la duración de la estación seca muestran una correlación muy marcada, poniendo como ejemplo la Amazonía, donde la riqueza de especies de árboles es mayor en sitios donde no solo llueve mucho, sino todo el año. Sin embargo, estos mismos autores (Guariguata y Kattan 2002) mencionan que la relación entre diversidad y precipitación parece ser asintótica en sus límites superiores (cerca de los 4000 mm de precipitación anual).

Budowski (1965), menciona que la humedad es el factor ambiental más importante que determina la distribución, composición de especies y el crecimiento de los bosques. La productividad del bosque está estrechamente correlacionada con la disponibilidad de humedad; así, la altura del bosque disminuye de 50 a 10 m o menos al pasar de ambientes húmedos a secos.

Sobre las características del suelo, Guariguata y Kattan (2002), mencionan que el suelo parece ser menos importante que la precipitación, o que los factores biogeográficos en la determinación de la riqueza de especies vegetales neotropicales, salvo cuando los suelos son poco fértiles. Por lo tanto no hay duda que los nutrientes del suelo favorecen la diversidad, pues contribuyen a formar un mosaico de sustratos de fertilidad en donde se asientan diferentes tipos de bosque.

El tipo de suelo influye fuertemente en la composición florística de los bosques. Ciertos tipos de suelos presentan condiciones más favorables para unas especies que para otras, de tal forma que la composición de un bosque en una misma zona climática puede variar dependiendo de las características del suelo (Louman *et al.* 2001).

## **2.4.2 Otros factores**

La proximidad de las fuentes y la disponibilidad de semillas en el momento oportuno son otros de los factores que influyen en la composición de especies en un sitio de bosque secundario determinado (Wadsworth 2000; Louman *et al.* 2002). Según Smith *et al.* (1997), la dispersión de semillas es el factor más importante para las especies de crecimiento secundario, pues de ella depende la rapidez con que puedan colonizar y sobrevivir en claros del bosque maduro. La importancia de la distribución de las fuentes semilleras y de las

poblaciones de animales diseminadores de las mismas, juega un papel fundamental en la restauración de la vegetación de segundo crecimiento (Finegan 1992).

Es trascendental mencionar que en las regiones secas donde la sucesión natural está limitada por el recurso hídrico, especialmente en la estación seca y ventosa (Janzen 1987; Finegan 1992), coinciden en que la diseminación por el viento es importante en la sucesión secundaria de las zonas secas. Janzen (1987), señala que primero hay una colonización rápida solo en aquellos potreros abandonados contiguos a parches de bosques que contengan árboles reproductivos y que la colonización más efectiva se da en sitios donde el viento es prevaleciente. Además señala que para la región seca, durante la primera etapa de sucesión no se presenta dominio de especies arbóreas heliófitas efímeras, como si lo hay en las zonas húmedas de tierras bajas; este hecho compatibiliza con el muy bajo número de especies de este grupo en las zonas secas y posiblemente esté ligado a la baja capacidad que poseen las especies de controlar la pérdida de agua a través de sus tejidos.

Otro de los factores que afecta el proceso continuo de sucesión secundaria del bosque tropical es el uso del suelo para desarrollar actividades agropecuarias realizadas antes del inicio del proceso sucesional (Gómez 1993). Esto es confirmado por Finegan (1992), quien asevera que otro de los factores de gran relevancia que influye en la regeneración natural después del abandono, es la relación de la fertilidad del suelo con el tipo e intensidad de la actividad que se haya desarrollado. Ferreira (2001), adiciona que las prácticas de manejo, presencia de ganado y uso del fuego pueden tener impactos positivos o negativos en el crecimiento de ciertas especies, alterando la diversidad natural y el tipo de sucesión. Si la intensidad de uso ha sido leve, la recuperación de la riqueza de especies es relativamente rápida, aunque puede no ser así en el caso de la composición de especies (Uhl *et al.* 1988). Sin embargo, las diferencias tan marcadas de distribución espacial como las mostradas por Finegan (1996) y las diferentes condiciones de suelo, topografía, concentraciones de sustrato y los requerimientos diferentes de las especies colonizadoras, pueden hacer una contribución importante a la variación de la composición de los bosques secundarios.

Las variaciones sobre la estructura, fertilidad y uso de los suelos influyen directamente en la productividad de estos bosques a nivel de paisajes. Es decir, tienen una relación directa en las tasas de crecimiento en altura, notándose claramente que la fertilidad del suelo es uno de los factores que afecta la velocidad de crecimiento en las diferentes etapas de sucesión secundaria (Moran *et al.* 1996).

### 3. BIBLIOGRAFÍA

- Brow, S; Lugo, AE. 1990. Tropical secondary forest. *Jurnal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba, Costa Rica* 15 (1): 40- 42.
- Clark, DA. 2007. Detecting tropical forests responses to global climatic and atmospheric change: current challenges and a way forward. *Biotropica* (39): 4-19.
- Chazdon, RL. 2003 Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 51–71.
- De Walt, SJ; Maliakal, SK; Denslow, JS. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequences: implications for wildlife. *Forest. Ecol. Manag.* 6227: 1-13.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: Cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Turrialba, CR, CATIE. 55 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 298).
- Emrich, A; Pokorny, B; Sepp, C. 2000. The significance of Secondary forest management for development policy. TOB Series N. FTWF-18e. Eschborn, Germany, GTZ. 180 p.
- Espinosa, BA. 1987. Dinámica sin ecología de cuatro etapas sucesionales de una selva subperennifolia. En Escárcega, Campeche. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas. NL., Monterrey, México. 115 p.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica* 12: 2-7
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, It). 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe principal. Roma p. 381.
- Fedlmeier, C. 1996. Desarrollo de bosques secundarios en zonas de pastoreo abandonadas en la Zona Norte de Costa Rica. Ph. D. Thesis. Göttingen, DE, Geor-August Universität. 177 p.
- Feldpausch, T. R; Rondon, M. A; Fernandes, E. C. M; Riha, S. J; Wandelli, E. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecol. Appl.* 14: S164–S176.
- Ferreira, LV; Prance, GT. 1999. Ecosystem recovery in terra firme forest after cutting and burning: a comparison on species richness, floristic composition and forest structure in the Jaú National Park, Amazonia. *Bot. J. Linn. Soc.* 130: 97-110.



- Ferreira, M.Ch; Finegan, B; Kanninen, M; Delgado, LD; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el Municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana* 38: 44 – 50.
- Finegan, B. 1992. El potencial del manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Trad. R. Lujan. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE). 29 p. (Serie Técnica N° 5).
- \_\_\_\_\_. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: The first 100 year of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119- 124.
- \_\_\_\_\_; Sabogal, C. 1998. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura; un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui* (17): 3-24.
- \_\_\_\_\_; 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.
- \_\_\_\_\_; Palacios, W; Zamora, N; Delgado, D. 2001. Ecosystem-level forest biodiversity and sustainability assessments for forest management. *In* Raison, R; Brown, A; Flinn, D. eds. *Criteria and indicators for sustainable forest management*. Viena, AT, IUFRO. 341-378 p.
- \_\_\_\_\_; Nasi, R. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. *In* Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes (eds G. Schroth, G. A. B. da Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos & A. N. Isaac). Washington, DC. Island Press. 153–197 p.
- Gaston, KJ. (ed). 1996. Species richness: measure and measurement. *Biodiversity biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford. p. 77-133.
- Gomez-Pompa, A; Vásquez-Yanez, C. 1974. Studies on the secondary secession of tropical Lowland: The cycle of secondary species. *In*: *Proceedings of the First International Congress of Ecology*. The Hague, The Netherlands. 579-591 p.
- Gómez, O. 1993. Estudio semidetallado de suelos del asentamiento San Isidro, Hojancha, Guanacaste. San José, Costa Rica, MAG-DPUT. 58 p.
- Grace, J. 2004. Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology* 92:189-2002.
- Guggenberger, G; Zech, W. 1999. Soil organic matter composition under primary forest, pasture, and secondary forest succession, Región Huetar Norte, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 124: 93-104.

- Guariguata, MR; Chazdon, RL; Denslow, JS; Dupuy, JM; Anderson, L. 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland. Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- \_\_\_\_\_; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest successions: changes in structural and functional characteristics. *Forest. Ecol. Manag* 148:185-206.
- \_\_\_\_\_; Kattan, G. 2002. *Ecología y conservación de bosques tropicales*. Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional. 691 p.
- Guillen, JAL. 1993. *Inventario comercial y análisis silvicultural de bosques húmedos secundarios en la Región Huetar Norte de Costa Rica*. Tesis M.Sc. Turrialba, CR, CATIE. 75 p.
- Hartshorn, GS. 1980. Neotropical forest dynamics. *Tropical Succession*. *Biotropica* 12. 23-30 p.
- \_\_\_\_\_. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. *In* Guariguata, M; Kattan, G. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR, LUR. 59-81 p.
- Holdridge, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica, IICA. 216 p (Quinta Impresión).
- Hughes, RF; Kauffman, JB; Jaramillo, VJ. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forest in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80(60): 1892-1907.
- Hutchinson, I. 1993. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: Caso Pérez Zeledón, CR. *Revista Forestal Centroamericana* 2: 13 - 18.
- Janzen, D. 1987. *El crecimiento y la regeneración del bosque seco natural en el Parque Nacional Santa Rosa*. Department of Biology, University of Pennsylvania. Philadelphia, Pennsylvania. 15 p.
- Kammesheidt, L. 2002. Perspectives on secondary forest management in tropical humid lowland America. *Ambio* 31: 243–250 p.
- Kalacskaa, M; Sanchez-Azofeifa, GA; Calvo-Alvarado, JC; Quesada, M; Rivarda, B; Janzen, DH. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227–247.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos*. Trad. Por Antonio Carrillo. Eschborn, Alemania, GTZ. 335 p.
- Leopold, AC; Andrus, R; Finkeldey, A; Knowles, D. 2001. Attempting restoration of wet tropical forests in Costa Rica. *Forest and Ecology Management* 142: 243-249.

- Louman, B; Quirós, D; Nilson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. 265 p. (Serie Técnica, Manual Técnico N° 46)
- Louman, B; Mejía, A; Núñez, L. 2002. Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central; Inventarios especiales: Inventarios en bosques secundarios. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 173- 179 p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 50).
- MINAET y FONAFIFO (Ministerio de Ambiente de Energía y Telecomunicaciones de Costa Rica, y Fondo Nacional de Financiamiento Forestal). 2012. Costa Rica: Bosques tropicales un motor del crecimiento verde. Río + 20 el futuro que queremos. San José, Costa Rica. 40 p.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis. Zaragoza, ES, SEA. 84 p.
- Moran; EF; Packer, A; Brondizzio, E; Tucker, J. 1996. Restoration of vegetation cover in the Eastern Amazon. *Ecological Economics* 18: 41-54.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales). 2002. Directrices de la OIMT para la restauración, ordenación y rehabilitación de los bosques tropicales secundarios y degradados. Organización Internacional de Maderas Tropicales (OIMT). 86 p. (Serie de políticas Forestales no.13).
- Parrota, JA; Turnbull, JW; Jone, N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 9: 1-7.
- Peña-Claros, M. 2001. Secondary forest succession: Processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Ph.D. Thesis, Utrecht University. PROMAB, Cientif Serie 3. Riberalta, Bolivia. 170 p.
- Picado, W. 1992. Bosque natural secundario, un recurso con potencial para una producción sostenible. In Congreso Forestal Nacional (2, 1992, San José, Costa Rica). Memoria, San José, CR. p. 137-139.
- Redondo, BA; Vilchéz, AB; Chazdon, RL. 2001. Estudio de la dinámica y composición de cuatro bosques secundarios en la región Huetar Norte, Sarapiquí-Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 36:20-26.
- Saldarriaga, JG; West, DC; Tharp, ML.; Uhl, C. 1988. Long- term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Salazar, M; Campos, J; Prins, C; Villalobos, R. 2007. Restauración del paisaje en Hojancha, Costa Rica. Gestión integrada de recursos naturales a escala de paisaje. Turrialba, CR, CATIE. 52 p. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 357).
- Smith, J; Sabogal, C; De Jong, W; Kaimowitz, D. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América

- Latina. Center for international Forestry Research (CIFOR). 31 p. (Ocasional Paper no. 13).
- Spittler, P. 2002. Alternativas de manejo forestal de los bosques secundarios secos de la Región Chorotega y su análisis financiero. Ecosistemas forestales de bosque seco tropical, investigaciones y resultados de Mesoamérica. Instituto de investigaciones y servicios forestales Costa Rica, UNA. 217-231 p.
- 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.
- Solís, M. 1999. Resumen del plan de manejo en bosque secundario. Pago por servicios ambientales. San Carlos, CR. s.p.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75: 377-407.
- Vargas, O; Díaz, A; Trujillo L.; Velasco, P; Díaz, R.; León, O.; Montenegro, A. Barreras para la restauración ecológica. En: Vargas O. (ed). Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. Universidad Nacional de Colombia -Colciencias. 2007. p. 46-66.
- Veira, ICG; Solano, R de P; Rosa, N de A; DC; Roma, JC. 1996. O renascimento da floresta no rastro da agricultura. *Ciencia Hoje* 20 (119): 38-44.
- Wadsworth, FH. 1987. A time for secondary forestry in tropical America. *In*: J. Figueroa, FH. Wadsworth and S. Branham (eds.). Management of the Forests of Tropical America: Prospects and Technologies. Rio Piedras, Puerto Rico, Institute of Tropical Forestry. 189-198 p.
- \_\_\_\_\_. 2000. Los bosques secundarios y su manejo. In Producción Forestal para América Tropical. Washington, DC, EEUU, Departamento de Agricultura, Servicio Forestal. 113 –172 p. (Manual de Agricultura 710S).
- Wittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3):213-251.
- Yepes, A; del Valle, J; Jaramillo, S; Orrego, S. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Rev. Biol. Trop.* 58 (1): 427-445.
- Zarin, D. J; Ducey, M. J; Tucker, J. M; Salas, W. A. 2001 Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forests. *Ecosystems* 4: 658–668.

## 4. ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

### **ARTÍCULO: COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE BOSQUES SECUNDARIOS DE LA PENÍNSULA DE NICOYA, COSTA RICA Y SUS RELACIONES CON LOS FACTORES AMBIENTALES.**

#### **RESUMEN**

Se estudiaron bosques secundarios regenerados sobre áreas de extensas pasturas con edades entre 5 a 40 años de abandono en la Península de Nicoya. El objetivo del trabajo fue determinar y evaluar parámetros de la comunidad como composición, riqueza y diversidad, así como también establecer las relaciones, entre los factores ambientales y antropogénicos con estas características del bosque. Se establecieron 53 parcelas temporales de 0,12 hectáreas cada una, distribuidas en un rango altitudinal entre 54 a 828 m.s.n.m. En cada unidad de muestreo se midió el diámetro y se determinó la especie para todos los individuos con  $dap \geq 10$  cm (árboles, palmas y lianas). Las parcelas muestreadas se agruparon en tres tipos de bosque por medio de análisis multivariado. Estos bosques fueron nombrados según sus especies indicadoras de mayor valor del Índice de Valor de Importancia (IVI): 1) Bosque de *Schizolobium parahyba*, 2) bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora*, y 3) bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium*. Los tipos de bosque fueron comparados en relación a las variables de composición, riqueza, diversidad y edad de abandono. El bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* presentó una mayor edad de abandono (25 años), el cual registró una riqueza y diversidad de especies significativa, en contraste con los otros dos tipos de bosque que registraron una cronosecuencia menor. El análisis de la partición de la varianza reveló que el clima, suelo, espacio y altitud explican el 16% de la variación de la composición de especies de árboles y palmas. En cuanto a los efectos de las predictoras, el espacio es el que mejor explica la variación de la composición de las especies (0,12%), seguido del clima (0,07%), indicando que la variabilidad de la composición florística está determinada por patrones espaciales de dispersión de semillas y ambientales. El análisis de uso anterior del suelo estableció que la carga animal y la ocurrencia de incendios influyen en los cambios de la composición de especies en los tipos de bosques secundarios.

Palabras claves: Potreros abandonados; regeneración; especies; clima; uso anterior del suelo.

## ABSTRACT

Regenerated secondary forest areas were studied on extensive pastures aged 5-40 years of abandonment in the Nicoya Peninsula. The aim of this work was to identify and assess community parameters such as composition, richness and diversity, as well as relationships between environmental and anthropogenic factors in this type of forest. 53 temporary plots of 0.12 ha each, spread over an altitudinal range between 54-828 m.a.s.l. were established. In each sample plot was measured the diameter for all individuals  $\geq 10$  cm dbh (trees, palms and lianas) and determined the specie of each individual. The sample plots were grouped into three forest types by multivariate analysis. These forests were named according to their highest valuable indicator species of Importance Value Index (IVI): 1) Forest of *Schizolobium parahyba*, 2) Forest of *Guazuma ulmifolia* and *Cordia alliodora*, and 3) Forest of *Lonchocarpus acuminatus* and *Cochlospermum vitifolium*. Forest types were compared in relation to the variables of composition, richness, diversity and age of abandonment. The forest of *Lonchocarpus acuminatus* and *Cochlospermum vitifolium* had a higher abandonment age (25 years), showing a significant richness and diversity of species in contrast to the other two forest types which recorded less chronosequence. Analysis of variace partitioning revealed that climate, soil, altitude and space explained 16% of the variation in species composition of trees and palms. According with the effect of the predictors, the space is that better explains the variation in species composition (0.12 %), followed by climate (0.07 %), indicating that the variability of the floristic composition is determined by spatial patterns of seed dispersal and environment. The analysis of previous land use established that stocking rate and wildfire occurrence influence changes in species composition of secondary forest types.

Keywords: Abandoned pastures; regeneration; species; climate; previous land use.

# 1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales albergan la mayoría de comunidades de plantas ricas en especies del mundo (LaFrankie *et al.* 2006). Sin embargo, la estructura y dinámica de la vegetación se ve fuertemente afectada por la transformación de la cobertura forestal a otros usos de la tierra, siendo esta una de las principales causas de la degradación, fragmentación y pérdida de la biodiversidad de los ecosistemas forestales (Reyers 2004). No obstante, datos recientes revelan una creciente expansión y recuperación de bosques secundarios en áreas agrícolas y ganaderas abandonadas, lo que se ha convertido en 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 recuperar parte de la riqueza y diversidad forestal (Barlow *et al.* 2007, Chazdon *et al.* 2009).

Los bosques secundarios se regeneran a través de los procesos de sucesión, en los cuáles se desarrollan cambios en la composición, estructura y riqueza de la vegetación a través del tiempo (Horn 1974, Finegan 1992; Finegan 1997). En los Neotrópicos la vegetación de segundo crecimiento presenta características comunes por lo menos durante las primeras fases sucesionales, donde los árboles dominantes de taxones característicos como *Cecropia*, *Vismia* y *Ochroma* se desarrollan de la etapa colonizadora por rápidos cambios en la comunidad (Finegan 1997, Mesquita *et al.* 2001; OIMT 2002).

Estudios basados en cronosecuencia han permitido conocer cómo las tasas de cambio en la estructura y composición de especies de los bosques secundarios pueden producirse de manera diferente durante los procesos de sucesión (Guariguata y Ostertag 2001; Chazdon 2008). 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). Otros estudios documentan que la riqueza de especies puede recuperarse rápidamente con el aumento de la edad de abandono y alcanzar el nivel de los bosques primarios; mientras la composición de especies puede ser diferente por mucho más tiempo, o tal vez nunca pueda recuperarse como el bosque original (Brown y Lugo 1990; Finegan 1996; Pascarella *et al.* 2000; Marín - Spiotta *et al.* 2007).

Aunque la trayectoria de los bosques secundarios describe los patrones generales de cambio en las comunidades vegetales a través de la sucesión (Guariguata y Ostertag 2001), la recuperación de los atributos del bosque se ve determinada por varios factores que interactúan entre sí. Por ejemplo, las variaciones fenológicas que poseen las especies, así como también las limitaciones espaciales que supone la dispersión, podría ser la causante de la alta variabilidad florística, que muestran los rodales de los bosques secundarios (Guariguata y Kattan 2000). La vegetación remanente (rebrotos), juega un papel importante en la regeneración del bosque; principalmente en la agricultura migratoria, donde la intervención es de baja intensidad (cultivos de subsistencia y corta duración) (Kammesheidt 1998; Finegan y Nasi 2004); casi todos los árboles, arbustos, y grandes plantas herbáceas perennes son capaces de reproducirse en los troncos como en las raíces (Brown y Lugo 1990; Kammesheidt 1999; Miller y Kauffman 1998 Finegan y Nazi 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 (Chazdon 2007) y la competencia agresiva de pastos (Holl 1999), son determinantes en la restauración de los bosques secundarios.

En la Península de Nicoya, Costa Rica, los pastos permanecieron productivos durante décadas (Murphy y Lugo, 1986); no obstante los procesos de recuperación de la vegetación se dio luego del abandono de las tierras, debido a la caída de los precios internacionales de la carne (Arroyo Mora *et al.* 2005), sumado a los cambios en los incentivos socioeconómicos y a las políticas de conservación (Arroyo-Mora *et al.* 2005.; Calvo-Alvarado *et al.*, 2009). Estas iniciativas contribuyeron a la restauración de las áreas degradadas, evidenciándose un incremento en la cobertura de bosques secundarios, que actualmente forman parte de un mosaico de vegetación en diferentes etapas de sucesión (Arroyo-Mora, 2002).

En este sentido la caracterización florística permite entender cómo influyen los factores ambientales y geográficos en las tasas de cambio de las comunidades de especies a nivel espacial y temporal (Matteucci y Colma 1982). Los procesos de recambio pueden estar determinados por los atributos de las especies a la adaptación al medio ambiente (ensamblaje de nichos) (Tilman 1982), o a los efectos de eventos estocásticos (ensamblaje por dispersión) (Hubbell 2001). Por lo tanto, la caracterización y tipificación de los bosques secundarios contribuirá al conocimiento del papel que desempeñan los factores ambientales y antropogénicos sobre la restauración de la vegetación secundaria, convirtiéndose en un punto clave para la rehabilitación de los servicios ecosistémicos y conservación de la biodiversidad (Chazdon 2008).

En este sentido, los objetivos de este estudio son: i) Identificar y caracterizar la composición florística, diversidad y riqueza de los bosques secundarios de la Península de Nicoya, ii) Evaluar la relación entre los factores ambientales y antropogénicos, con la composición florística y diversidad de los bosques secundarios.

## **2. ÁREA DE ESTUDIO**

El presente 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. Sus límites naturales son: por el oeste y el sur con el Océano Pacífico y por el este el golfo de Nicoya. Tiene una extensión de 262.300 ha, abarcando los cantones de Nicoya, Hojancha, Nandayure, Cóbano y Paquera (ITCR 2008).



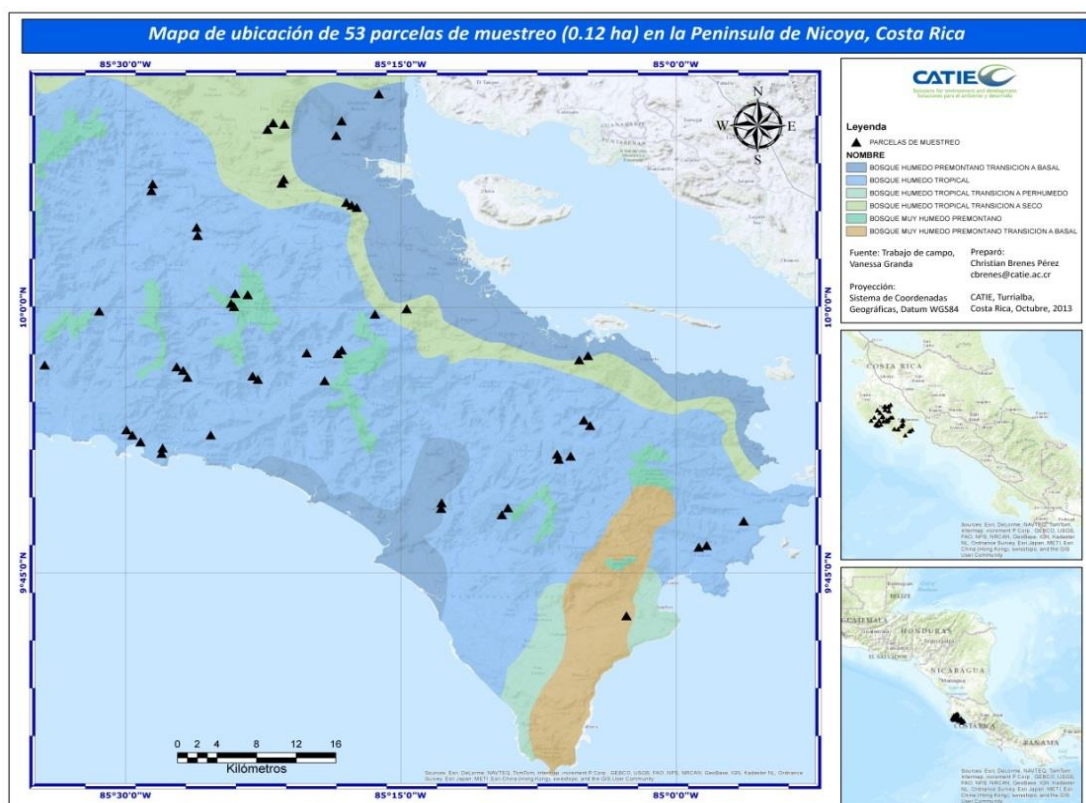


Figura 1. Mapa de ubicación de 53 parcelas de muestreo (0,12 ha cada una), en la Península de Nicoya, Costa Rica.

El clima de la zona presenta temperaturas medias anuales de 24 a 27°C y precipitaciones medias anuales que oscilan desde los 1500 hasta cerca de 4000 mm, con períodos de estacionalidad bien definidos: la estación seca y la lluviosa; 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 2000), la cual corresponde principalmente a la zona montañosa. Por otro lado, en algunas secciones de la zona de estudio más cercanas a las costas se presenta una zona de vida de bosque húmedo tropical (bh-T) con transición a seco y en las partes montañosas y cercanas a la sección suroeste de la Península, se ubican las zonas de vida bosque muy húmedo Premontano (bmh-P) (ITCR 2008).

Con referencia al recurso suelo, la parte centro sur de la Península, está conformada en su mayoría por suelos del orden Alfisol, los cuales tienen un horizonte sub-superficial enriquecido con arcillas de coloración rojiza y se caracteriza por tener buena fertilidad, presentar un pH cercano a la neutralidad, altos contenidos de magnesio, pero contenido medio en potasio; el nivel de fósforo es deficiente y la acidez baja, con altos contenidos de materia orgánica y densidad aparente muy baja ( $0,84 \text{ gr cm}^{-3}$ ) (Soudre 2004). Estos suelos en la década de los años 60 fueron los más utilizados en la actividad ganadera, considerándose ésta como una práctica degradativa, que por abandono posterior de los potreros ha conducido a la sucesión secundaria (Bertsch et al. 1993).

Con respecto al relieve, 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 con las llanuras que limitan con el Golfo de Nicoya (Blanco y Mata 1994).

En el área de estudio se encuentran diferentes áreas protegidas, ubicadas en diferentes categorías de manejo, mismas que se detallan en el Cuadro 1.

*Cuadro 1. Áreas de conservación de la Península De Nicoya*

<b>Categoría</b>	<b>Cantidad</b>	<b>Extensión (ha)</b>	<b>Nombre</b>
Parques Nacionales	3	8.487 Terrestres	Diría, Barra Honda, Las Baulas
		22.000 Marítimas	
Corredor Biológico	1	33.000 Terrestres y Marino- Costero	Peninsular
Reservas Naturales	2	1.330 Terrestres	Cabo Blanco y Nicolás Wessberg
Absolutas		1.604 Marítimas	
Reserva Biológica	3	153 Terrestres	Isla Guayabo, Isla Negritos, Isla Pájaros
		7.788 Terrestres	Iguanita, Ostional, Costa Esmeralda,
Refugios Nacionales	16	47.846 Marítimas	Cipancí, Camaronal, Caletas-Arío, Romelia,
			Bosque Escondido, Curú, La Nicoyana,
			Mata Redonda, Isla Chora, Conchal,
			Hacienda El Viejo, La Ceiba, Werner Sauter
Zonas Protectoras	3	22.866 Terrestres	Monte Alto, Cerro La Cruz y Península de Nicoya
Humedales	3	3.245 Terrestres	
<b>Total</b>	<b>30</b>	<b>115,322</b>	

Fuente: ITCR 2008.

### **3. METODOLOGÍA**

#### **3.1 Recopilación de información sobre el uso anterior del suelo**

El estudio se inició con la revisión de información secundaria sobre propietarios o ex propietarios que tuvieran, al menos un parche de bosque secundario superior a dos hectáreas dentro de sus fincas. Los registros fueron proporcionados por el Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG) y Centros Agrícolas Cantonales de la Península de Nicoya. Para conocer la historia de uso antes del abandono, así como también la edad de los parches de bosques secundarios se realizó 53 encuestas geo-referenciadas que sirvieron para asociar de manera gráfica las principales actividades que se desarrollaron en cada sitio. En la encuesta se registró información sobre las condiciones del parche de bosque por cada finca (ubicación, extensión, pendiente, historia de uso y edad de abandono). Además se consultó con 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 (Anexo 1). Para calcular la capacidad de carga animal se promedió el número de cabezas de ganado y se multiplicó el promedio de animales por un factor propuesto por el MAG (2009), cuyo valor es de 0,66.

## **3.2 Muestreo de la vegetación**

El trabajo se inició con el reconocimiento de las áreas donde se ubicaban los parches de vegetación secundaria. Para ello se utilizó los mapas de zonas de vida, cobertura forestal y elevación de la Península de Nicoya, adquiridos del Atlas de Costa Rica (ITCR 2008). La estratificación para el muestro se realizó considerando la zona de vida Bosque húmedo tropical (bh-T), por ser la predominante y de mayor cobertura vegetal, rangos altitudinales desde el nivel del mar hasta 800 m.s.n.m y pendientes hasta 45°

La selección de los sitios se hizo considerando parches de bosques secundarios con una extensión > a 5 ha<sup>-1</sup> y con una cronología entre 5 a 40 años de abandono. Se establecieron 53 parcelas temporales de forma rectangular (60 x 20 m), debido a las ventajas que poseen estas unidades para evaluar las variables en línea recta sin tener que desplazarse hacia los lados (Matteucci y Colma 1982). En cada sitio se evaluó el diámetro a la altura del pecho (dap) que fue medido a 1,30 metros desde el nivel del suelo de todos los individuos ≥10 cm (árboles, palmas y lianas).

La distancia entre parcelas fue de al menos 300 m evitando las condiciones atípicas del terreno para la instalación como son: áreas anegadas y áreas donde se evidencie un grado anómalo de desarrollo del bosque (Sesnie *et al.* 2009). Así mismo, se excluyó las áreas de bosques ribereños, ubicando las parcelas a una distancia mayor a 50 m de los cursos de agua y se instaló todas las parcelas en áreas con pendientes no mayores al 100% (45°), para evitar alteraciones por derrumbes o deslizamientos. Los datos generales de ubicación de las parcelas se detallan en el Anexo 2.

La identificación de especies en campo se realizó con la ayuda de Ademar Molina, baquiano de la zona. Respecto a 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.

## **3.3 Variables de suelo y variables ambientales**

Se colectaron tres muestras de suelo a una profundidad de 30 cm en cada parcela de 60 x 20 m; las muestras fueron entremezcladas para homogeneizarlas y obtener una muestra compuesta por parcela (Henríquez y Cabalceta 2012). En el laboratorio del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), se realizó el análisis de textura en cada muestra, obtenida por el método del Hidrómetro de Bouyoucos. Además en campo, se midió la profundidad del suelo 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 a 50 cm y d) muy superficial < 25 cm (Ramos y Finegan 2006).

Otras variables edáficas y fisiográficas que se consideraron fueron el color del suelo, el cual fue determinado en campo a través de la tabla de Munsell; así como también la pendiente y altitud. La ubicación del bosque en la pendiente fue determinada de acuerdo a la categoría establecida por ICRAF y CIAT (2011): a) pie; b) ladera; c) cresta y d) cima.

Las variables de clima, temperatura y precipitación se tomaron a partir de capas provenientes de Worldclim (<http://www.worldclim.org>), para el periodo 1950-2000, con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado, equivalente a 30 arco-segundos (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 de acuerdo al valor del pixel proporcionado por las coordenadas centrales de las parcelas, para cada capa de clima. La Información de las capas de las variables bioclimáticas, fue manejada a través del programa ArcGis 10,1.

### **3.4 Análisis de datos**

#### **3.4.1 Identificación de tipos de bosque**

La tipificación de los bosques se realizó con base a la metodología propuesta por varias investigaciones desarrolladas en bosques tropicales (Murrieta *et al.* 2007; Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012). Para caracterizar los tipos de bosque de acuerdo a su composición florística se consideró todos los individuos de árboles y palmas  $\geq$  a 10 cm. El agrupamiento de las 53 parcelas según su 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 (Curtis y McIntosh 1951). Con los resultados obtenidos se realizó un análisis de conglomerados mediante el software InfoStat 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012), utilizando como algoritmo de agrupamiento Ward y de distancia Bray- Curtis.

Así mismo, el análisis de especies indicadoras permitió confirmar los tipos de bosque identificados (McCune y Grace 2002). Este análisis define las especies que son más asociadas a cada tipo de bosque y permite conseguir el número adecuado de grupos formados a través del agrupamiento que acumule el mayor número de especies indicadoras y con un valor "p" promedio más bajo. Cada tipo de bosque fue nombrado considerando las especies con mayor valor indicador (VI) y con valor  $p < 0,05$ . Este análisis se realizó en el entorno de R (R 2008), usando la librería "indicspecies" (Cáceres y Legendre 2009).

El análisis de similitud ANOSIM utilizando como medida de distancia Bray - Curtis, permitió realizar comparaciones de medias multivariadas (centroides) entre dos o más comunidades y verificar si existen diferencias estadísticas entre ellas. Esta prueba ayuda a resolver los problemas de varianza que surgen de la comparación entre dos comunidades ecológicas (Clarke 1993).

El análisis de ordenación NMS (*Nonmetric Multidimensional Scaling*), permitió visualizar las distribuciones e interrelaciones entre las parcelas y las especies más importantes en ellas. Los resultados se representaron en un gráfico, donde se evidencia la tendencia del agrupamiento de las parcelas más similares y las especies más importantes en estas. Tanto el ANOSIM como el NMS se realizaron mediante el software Qeco (Di Rienzo *et al.*2010).

### **3.4.2 Riqueza y diversidad de los bosques**

Para cada una de las 53 parcelas se registró el número de especies y la abundancia (número de individuos ha<sup>-1</sup>). Se calculó la riqueza (número total de especies) y los índices de diversidad de Shannon y Simpson. La diversidad por tipos de bosque fue comparada mediante un análisis de varianza univariado (ANAVA), usando como réplicas las parcelas y probando los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas para cada uno de los datos. Los análisis de composición y diversidad se realizaron para todas las especies.

Para obtener el número de especies esperadas por esfuerzo de muestreo, se construyeron curvas de rarefacción mediante el programa Estimates versión 9,1. De manera similar se realizaron las curvas de rango de abundancia a través de funciones de distribución Weibull.

Los análisis de riqueza y diversidad para árboles y palmas se realizaron en InfoStat versión 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012). Las curvas de rango de abundancia se hicieron en el entorno de R (R 2008), usando la librería "vgam".

### **3.4.3 Relación entre la composición florística y los factores ambientales**

Las relaciones entre el clima y elevación se determinaron mediante las pruebas de correlaciones de Pearson (*r de Pearson*); con un valor de significancia ( $P < 0,05$ ), de acuerdo a la metodología empleada por Sesnie *et al.* (2009). Por otra parte, las relaciones entre las variables de suelo fueron determinadas a través de las correlaciones de Spearman (*r de Spearman*), También se realizó un PCA (*Análisis de componentes principales*) para las variables de clima y suelo para conocer como están contribuyendo estos factores a la variación florística de los bosques. Las pruebas de correlación de Pearson, Spearman y PCA se realizaron en el software InfoStat 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012).

La relación entre la variación florística y los factores ambientales, se evaluó primero a través de matrices de distancia. Para ello se utilizó una matriz de composición para el total de especies de árboles y palmas, utilizando como medida de distancia Bray - Curtis; además, se generaron las matrices de los factores ambientales (clima, suelo y distancia geográfica), empleando como medida de distancia la Euclídea. Las pruebas de correlación de Mantel entre matrices de distancia tienen la ventaja de establecer las correlaciones entre la semejanza o diferencia de la composición de especies y la semejanza o diferencia ambiental, además de permitir determinar cómo está relacionada la variación de la

composición florística a la distancia geográfica. El estadístico  $r$  de Mantel posee valores entre -1 y 1 y se comporta como un coeficiente de correlación (Legendre y Fortin 1989; López y Olano 2006).

Las matrices de composición y ambientales se crearon en R (R 2008), utilizando las librerías "vegan" (Oksanen *et al.* 2013) y "permute" (Simpson 2012).

El segundo paso en la determinación de la relación entre la variación florística y los factores ambientales fue el análisis de la partición de la varianza (VARPART). Previo a este análisis, se realizaron los siguientes procedimientos, aplicados en la metodología de Chain *et al.* (2012).

- La matriz de composición con los IVIS de todas las especies (árboles y palmas) fue sujeta a una transformación de Hellinger, para reducir el peso de las especies más abundantes en el análisis (Legendre y Gallagher 2001).

- Las coordenadas geográficas de las parcelas fueron convertidas en una matriz de distancia geográfica, mediante el análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM), usando la transformación logarítmica y con medida de distancia Euclidia. Esto permitió utilizarla como un predictor espacial e incorporarla en el análisis como variable explicativa (Dray *et al.* 2006).

- Para evitar datos atípicos, se estandarizó las variables de clima, suelo y elevación sobre el nivel del mar.

- Se realizó el procedimiento de selección hacia adelante *Forward Selection* para retener el conjunto de variables climáticas y espaciales, que tienen mayor peso con una contribución significativa de 999 permutaciones aleatorizadas y  $p < 0,05$  en la variabilidad de la composición de especies.

El VARPART permitió descomponer la variación encontrada en la matriz de respuesta  $Y$  (composición de especies) en función del conjunto de matrices de variables explicativas (Borcard *et al.* 1992), de tal forma que se pudo calcular la cantidad de varianza explicada por cada uno de los componentes ambientales espacio, clima, suelo y altitud; además permitió conocer que cantidad de la variación explicada por los factores ambientales está espacialmente estructurada y cuanto permanece inexplicado (Legendre *et al.* 2005). Los análisis de PCNM, *Forward selection* y VARPART se realizaron mediante el software Qeco (Di Rienzo *et al.* 2010).

#### **3.4.4. Relación entre la composición florística y los factores antropogénicos**

Para establecer las relaciones entre la composición florística y los factores antropogénicos se utilizó la matriz de uso anterior del suelo, misma que incluyó las variables de pendiente promedio, período de agricultura, período de ganadería, tipo de pasto, frecuencia de incendios, frecuencia de chapias, uso de agroquímicos período de pastoreo, capacidad de carga animal, año de abandono de la finca. Estas variables fueron categorizadas y estandarizadas para evitar datos atípicos. Por otro lado la matriz de composición de especies fue transformada a Hellinger con el procedimiento en R (R 2008) utilizando la función *decostand* y la librería "vegan" (Oksanen *et al.* 2013). Con la combinación de las dos matrices, se hizo un RDA y un *Forward Selección*, para determinar las variables de uso anterior que tienen mayor influencia en la variabilidad de la composición de especies. Con las variables retenidas por los dos análisis se construyó una matriz de distancia Euclídea, misma que fue analizada a través de las pruebas de correlación de Mantel (*r* de Mantel), para establecer las relaciones entre la similitud de la composición de los tipos de bosques con los factores antropogénicos.

## **4. RESULTADOS**

### **4.1 Resultados generales**

Se registraron 2.784 individuos con  $dap \geq 10$  cm en 53 parcelas de 0,12 ha (60 x 20 m) correspondientes a 2.780 árboles, 2 palmas y 2 lianas, representados en 41 familias, 97 géneros y 156 especies. 18 individuos (0,64% del total de individuos censados) no pudieron ser identificados por encontrarse defoliados. Del total de especies cinco se identificaron a nivel de familia, tres a nivel de género y 149 hasta nivel de especie; una especie correspondió a palmas y dos a lianas. Los individuos no identificados, las lianas y las especies únicas registradas en las parcelas fueron excluidos para el análisis.

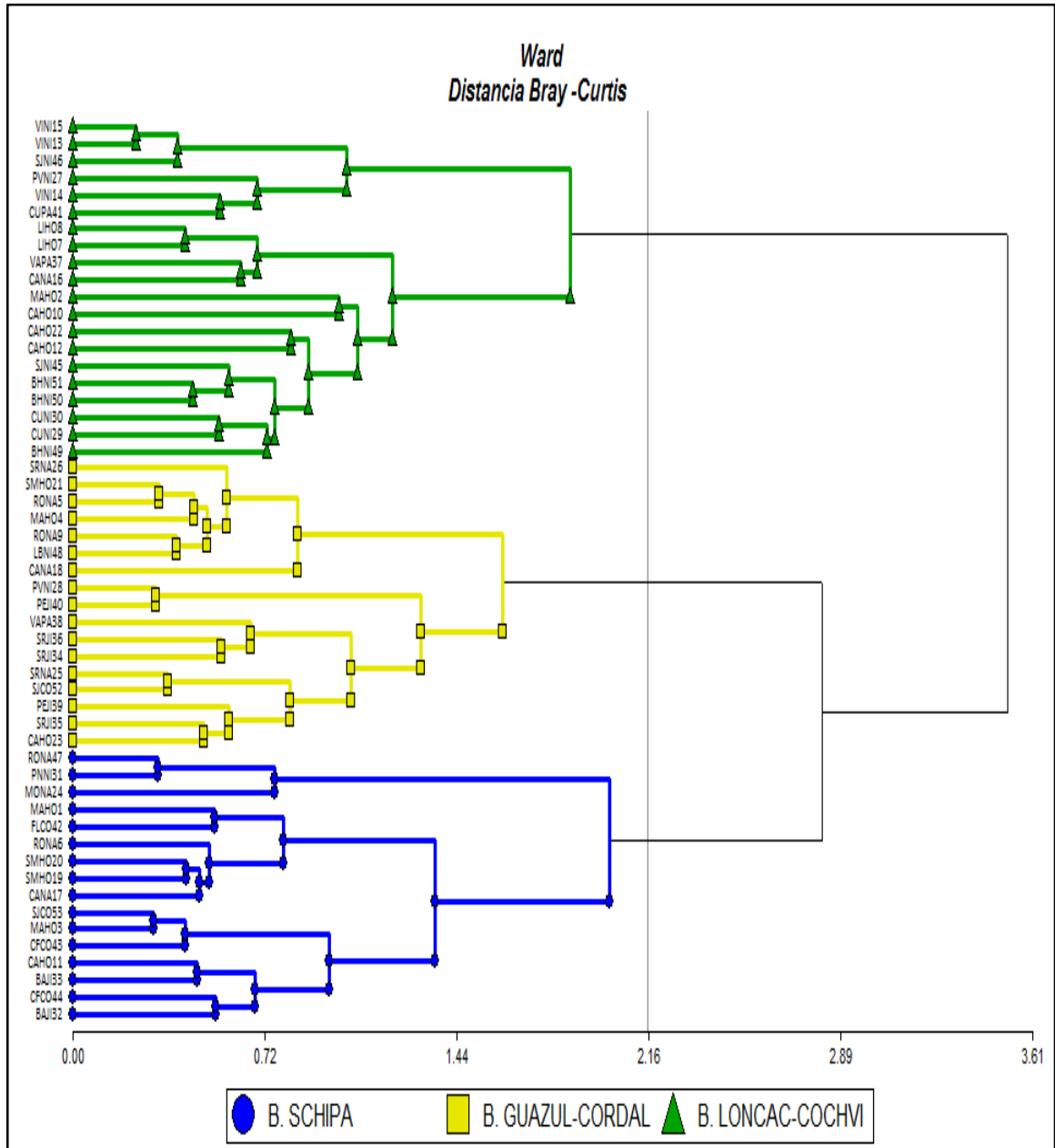
Las familias botánicas más importantes de los bosques secundarios en el gradiente de la Península de Nicoya, según el criterio del número de individuos, fueron la familia Sterculiaceae con 460 individuos, Fabaceae/Pap con 418 individuos, Boraginaceae 384 individuos, Fabaceae/Cae con 345 individuos, Fabaceae/Mim presentó 277 individuos y Myrtaceae 182 individuos.

Las familias con mayor número de especies fueron: Fabaceae/Pap (17), Fabaceae/Mim (15), Fabaceae/Cae (12), Rubiaceae (9), Meliaceae (6) y Myrtaceae (5). Algunas familias estuvieron representadas por una sola especie como es el caso de Sterculiaceae con *Guazuma ulmifolia* y Cochlospermaceae, con la especie *Cochlospermum vitifolium*.

### **4.2 Identificación de tipos de bosque**

El análisis de conglomerados separó claramente tres tipos de bosque (Figura 2) como el mejor resultado de ordenación de las parcelas. La agrupación se confirmó a través del análisis de especies indicadoras para cuatro y tres grupos. El análisis para tres grupos expuso una mejor agrupación, con 16 especies indicadoras y un promedio del valor de *p* significativo más bajo ( $p=0,009$ ).

El análisis de similitud (ANOSIM) mostró que los grupos establecidos son estadísticamente diferentes en cuanto a su composición de especies ( $p=0,001$ ). De las 53 parcelas, el bosque 3 agrupó el mayor número de parcelas (20 parcelas), seguido del bosque 2 con 17 parcelas y el bosque 1 que agrupó el menor número de 16 parcelas.



*Ilustración 2. Dendrograma basado en la composición florística de 53 parcelas de 0,12 ha para individuos con  $dap \geq 10$  cm en bosques secundarios de la península de Nicoya, costa rica (método Ward y distancia Bray - Curtis).*

De acuerdo al Índice de Valor de Importancia (IVI) se determinaron las especies con mayor peso ecológico por tipo de bosque y se establecieron las principales asociaciones en cada uno de ellos. En el Cuadro 2 se muestran las 10 especies con mayor IVI.



Cuadro 2. Abundancia relativa (Arel), Dominancia Relativa (Drel), e Índice de Valor de Importancia (IVI) de diez especies con el mayor peso ecológico por tipo de bosque de la Península de Nicoya: a) bosque 1, b) bosque2 y c) bosque 3.

<b>Especies</b>	<b>Arel</b>	<b>Drel</b>	<b>IVI</b>	<b>IVI%</b>
<b>a) Bosque 1</b>				
<i>Schizobium parahyba</i>	282.24	514.3	796.54	24.89
<i>Gmelina arborea</i>	267	296.62	563.62	17.61
<i>Guazuma ulmifolia</i>	198.12	105.34	303.45	9.48
<i>Enterlobium cyclocarpum</i>	80.51	152.42	232.94	7.28
<i>Cassia grandis</i>	94.44	94.74	189.18	5.91
<i>Cordia alliodora</i>	90.93	71.96	162.89	5.09
<i>Cecropia peltata</i>	67.97	52.16	120.14	3.75
<i>Miconia argentea</i>	45.03	17.42	62.45	1.95
<i>Byrsonima crassifolia</i>	26.23	24.32	50.55	1.58
<i>Luehea seemannii</i>	27.56	11.91	39.48	1.23
<b>Primeras 10 sp</b>	<b>1180.03</b>	<b>1341.19</b>	<b>2521.24</b>	<b>78.79</b>
<b>Otras(59 especies)</b>	<b>419.91</b>	<b>258.8</b>	<b>678.76</b>	<b>21.21</b>
<b>Todas(69 especies)</b>	<b>1600</b>	<b>1600</b>	<b>3200</b>	<b>100</b>
<b>b) Bosque 2</b>				
<i>Guazuma ulmifolia</i>	609	479.68	1088.68	32.02
<i>Cordia alliodora</i>	308.21	291.07	599.29	17.63
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	68.51	123.27	191.77	5.64
<i>Cassia grandis</i>	59.13	77.34	136.46	4.01
<i>Enterlobium cyclocarpum</i>	38.66	58.41	97.06	2.85
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	44.73	41.36	86.09	2.53
<i>Diphysa americana</i>	23.45	49.43	72.88	2.14
<i>Byrsonima crassifolia</i>	50.22	17.91	68.12	2
<i>Spondias mombin</i>	26.12	37.54	63.67	1.87
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	36.03	22.09	58.12	1.71
<b>Primeras 10 sp</b>	<b>1264.06</b>	<b>1198.1</b>	<b>2462.14</b>	<b>72.42</b>
<b>Otras(66 especies)</b>	<b>435.94</b>	<b>501.92</b>	<b>937.9</b>	<b>27.58</b>
<b>Todas(76 especies)</b>	<b>1700</b>	<b>1700</b>	<b>3400</b>	<b>100</b>
<b>c) Bosque 3</b>				
<i>Lysiloma divaricatum</i>	161.6	190.9	352.5	8.81
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	127.72	215.57	343.29	8.58
<i>Cordia alliodora</i>	157.68	136.32	294.01	7.35
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	134.54	99.7	234.24	5.86
<i>Eugenia hiraifolia</i>	125.63	82.77	208.4	5.21
<i>Guazuma ulmifolia</i>	104.32	67.1	171.42	4.29
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	97.1	68.6	165.7	4.14
<i>Luehea seemannii</i>	81.36	75.24	156.6	3.91
<i>Tabebuia ochracea</i>	92.94	59.89	152.83	3.82
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	45.13	103.67	148.8	3.72
<b>Primeras 10 especies</b>	<b>1128.02</b>	<b>1099.76</b>	<b>2227.79</b>	<b>55.69</b>
<b>Otras (100 especies)</b>	<b>871.97</b>	<b>900.26</b>	<b>1772.23</b>	<b>44.31</b>
<b>Todas (117 especies)</b>	<b>2000</b>	<b>2000</b>	<b>4000</b>	<b>100</b>

En el Cuadro 3 se presentan las 14 especies que obtuvieron un valor indicador (VI) más alto y estadísticamente significativo ( $P < 0,05$ ). Este análisis de especies indicadoras permitió identificar con claridad qué especies más representativas en los tres tipos de bosques encontrados en la Península de Nicoya. En el Anexo 3 se detalla el total de especies indicadoras registradas.

*Cuadro 3. Especies indicadoras por tipo de bosque con mayor valor indicador (Vi).*

<b>Especie</b>	<b>Bosque</b>	<b>Valor indicador</b>	<b>p. valor</b>
<i>Schizolobium parahyba</i>	1	0.8503	0.005
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	1	0.6803	0.005
<i>Gmelina arborea</i>	1	0.6535	0.005
<i>Cecropia peltata</i>	1	0.6286	0.035
<i>Guazuma ulmifolia</i>	2	0.8113	0.005
<i>Cordia alliodora</i>	2	0.6695	0.035
<i>Lonchocarpus acuminatus</i>	3	0.7746	0.005
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	3	0.7714	0.005
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	3	0.7473	0.005
<i>Tabebuia ochracea</i>	3	0.6995	0.005
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	3	0.6928	0.005
<i>Eugenia hiraifolia</i>	3	0.6705	0.005
<i>Lysiloma divaricatum</i>	3	0.6659	0.005
<i>Semialarium mexicanum</i>	3	0.6158	0.005

Considerando la información proporcionada por el análisis de especies representativas ya sea por el IVI o VI más altos, se decidió tipificar los bosques de la siguiente manera:

Bosque 1 (SCHIPA): Bosque de *Schizolobium parahyba* (Fabaceae/Cae), asociado con otras especies indicadoras como *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae/Mim) y la exótica *Gmelina arborea* (Verbenaceae). En este grupo se puede destacar la presencia de especies maderables, aunque de poca abundancia como *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae), *Swartzia panamensis* (Fabaceae/Pap), *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) y *Cedrela odorata* (Meliaceae).

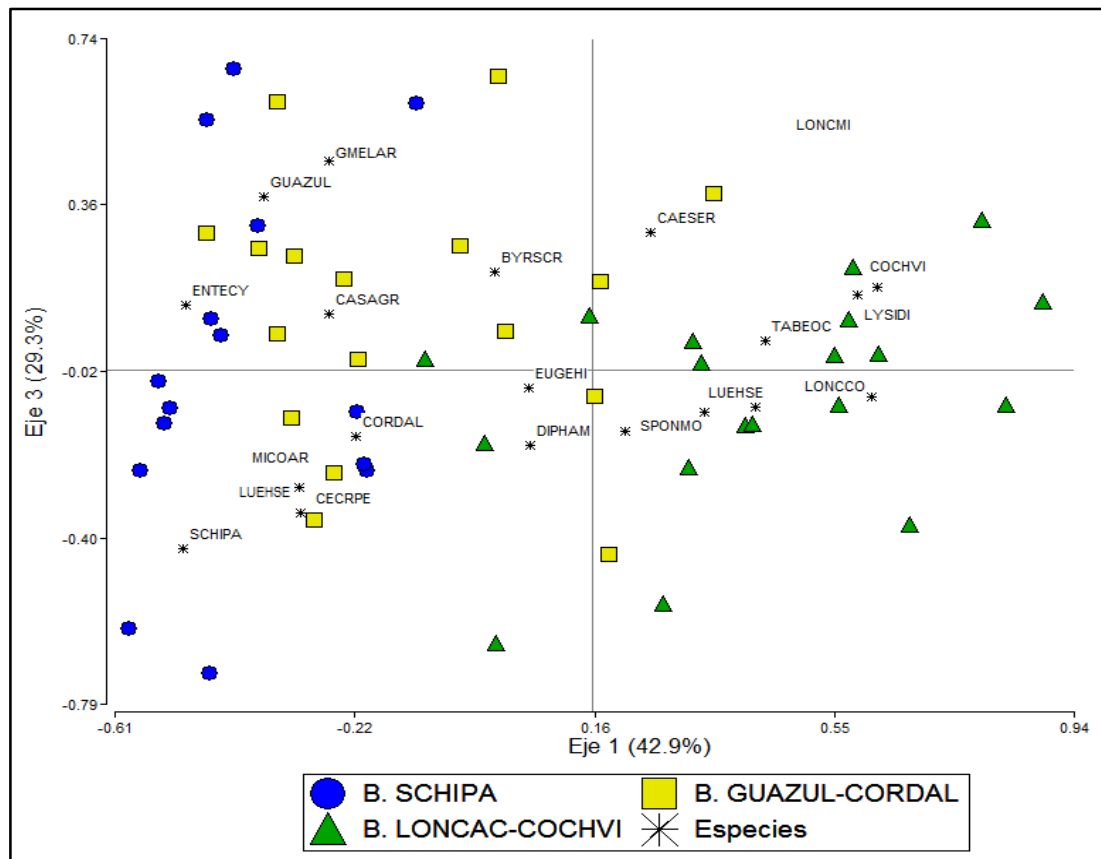
Bosque 2 (GUAZUL-CORDAL): Se destaca por la abundancia y dominancia de especies pioneras típicas en la zona que se regeneran en pastizales como *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), asociada con *Cordia alliodora* (Boraginaceae), siendo las especies indicadoras de este grupo. Se resalta la importancia económica de *Cordia alliodora* así como también de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Gliricidia sepium* (Fabaceae/Pap.) que se encuentran en este bosque de manera restringida.

Bosque 3 (LONCAC-COCHVI): Bosque de *Lonchocarpus acuminatus* (Fabaceae/Pap) y *Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae); se puede destacar en este grupo la asociación mucho menos marcada, aunque estadísticamente significativa con las especies

*Lonchocarpus minimiflorus* (Fabaceae/Pap), *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae), *Eugenia hiraifolia* (Myrtaceae), *Lysiloma divaricatum* (Fabaceae/Mim) y *Semialarium mexicanum* (Celastraceae).

El análisis de ordenación (NMS), a nivel de parcelas con una solución tridimensional, reportó un estrés final de 16,49 y una estabilidad de 0,00001 con 30 iteraciones, a partir de las cuales el estrés se estabilizó, lo cual indica que se encuentra 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 3 explican el 72,2% de la variación (eje 1, 42,9% y eje 3, 29,3%). Se considera satisfactorio cuando se puede explicar más del 50% de la varianza en estos ejes (McCune y Grace 2002).

En la Figura 3 se observa que los tipos de bosque presentan una variación continua en la composición florística y que no tienen límites bien definidos entre ellos. El contraste más fuerte se evidencia en el eje 1 entre el bosque de *Schizolobium parahyba* (valores negativos en el eje) y el de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* (valores positivos). El bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* no está claramente separado de los otros dos en la ordenación, posiblemente por la existencia de ciertas especies abundantes que comparten entre todos los tipos de bosque, como es el caso de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* (Cuadro 2). Sin embargo existe una tendencia a mantener la diferenciación florística entre los tipos de bosque identificados con el análisis de conglomerados (Figura 2).



Las parcelas están representadas por las figuras geométricas: B. de *Schizolobium parahyba* (círculos azules), B. de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* (cuadrados amarillos), B. de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* (triángulos verdes). Los asteriscos corresponden a las especies que obtuvieron los IVI y VI más altos por tipo de bosque: *Schizolobium parahyba* (SCHIPA), *Gmelina arborea* (GMELAR), *Guazuma ulmifolia* (GUAZUL), *Enterolobium cyclocarpum* (ENTECEY), *Cassia grandis* (CASAGR), *Cordia alliodora* (CORDAL), *Cecropia peltata* (CECRPE), *Miconia argentea* (MICOAR), *Byrsonima crassifolia* (BYRSCR), *Caesalpinia eriostachys* (CAESER), *Lonchocarpus minimiflorus* (LONCMI), *Diphysa americana* (DIPHAM), *Spondias mombin* (SPONMO), *Lonchocarpus costaricensis* (LONCCO), *Lysiloma divaricatum* (LYSIDI), *Cochlospermum vitifolium* (COCHVI), *Eugenia hiraifolia* (EUGEHI), *Tabebuia ochracea* (TABEOC) *Lonchocarpus acuminatus* (LONCHAC) y *Semialarium mexicanum* (SEMIME).

Figura 3. Diagrama de ordenación (NMS), que muestra la relación entre las 53 parcelas de muestreo y las especies más importantes en ellas.

### 4.3 Efecto de la edad en la riqueza y diversidad de especies por tipo de bosque

Se encontró diferencia estadística significativa ( $p < 0,05$ ) para la edad de abandono de cada tipo de bosque (Cuadro 4), así como también, para la riqueza e índices de diversidad de Shannon y Simpson (Cuadro 5). Se observa que el bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* registra los valores más altos en la riqueza de especies ( $F=8,06$   $p= <0,0009$ ) e índices de diversidad de Shannon ( $F= 7,93$   $p= <0,001$ ) y Simpson ( $F=4,22$   $p= < 0,02$ ), con respecto a los bosques de *Schizolobium parahyba* y *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* que no presentaron diferencias estadísticas significativas entre sí.

Cuadro 4. Medias ( $\pm$ error estándar de la edad de abandono, riqueza e índices de diversidad para los tres tipos de bosques y prueba de comparación LSD de Fisher ( $\alpha=0,05$ ) con datos de vegetación de 53 parcelas de 0,12 ha cada parcela de árboles, palmas y  $\geq 10$  cm de dap.

Variable	B. SCHIPA	B:GUAZUL-CORDAL	B. LONCAC-COCHVI	F	p valor
Edad	17,38 $\pm$ 1,81 A	19,47 $\pm$ 1,75 A	25,10 $\pm$ 1,62 B	5,61	<0,0064
Riqueza	11,31 $\pm$ 1,12 A	11,12 $\pm$ 1,9 A	16,3 $\pm$ 1,0 B	8,06	<0,0009
Índice Shannon	1,88 $\pm$ 0,13 A	1,71 $\pm$ 0,13 A	2,37 $\pm$ 0,12 B	7,93	<0,01
Índice Simpson	0,23 $\pm$ 0,04 A	0,12 $\pm$ 0,04 AB	0,28 $\pm$ 0,04 B	4,22	< 0,02

Las curvas de rango de abundancia (Figura 4) para cada tipo de bosque confirman la presencia de pocas especies con altos valores de abundancia y muchas especies representadas por pocos individuos. Esta tendencia es más evidente en el bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* que registra nueve especies con la mayor densidad de individuos y la diferencia entre sus abundancias es mínima (*Lysiloma divaricatum*, *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora*, *Lonchocarpus minimiflorus*, *Eugenia hiraifolia*, *Guazuma ulmifolia*, *Lonchocarpus costaricensis*, *Tabebuia ochracea* y *Luehea seemannii*). El bosque de *Schizolobium parahyba* (Bosque 1) registra dos especies abundantes (*Schizolobium parahyba* y *Gmelina arborea*). Por otra parte en el bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* se observa que la distancia entre la primera especie más abundante (*Guazuma ulmifolia*) y la segunda (*Cordia alliodora*) es mayor.

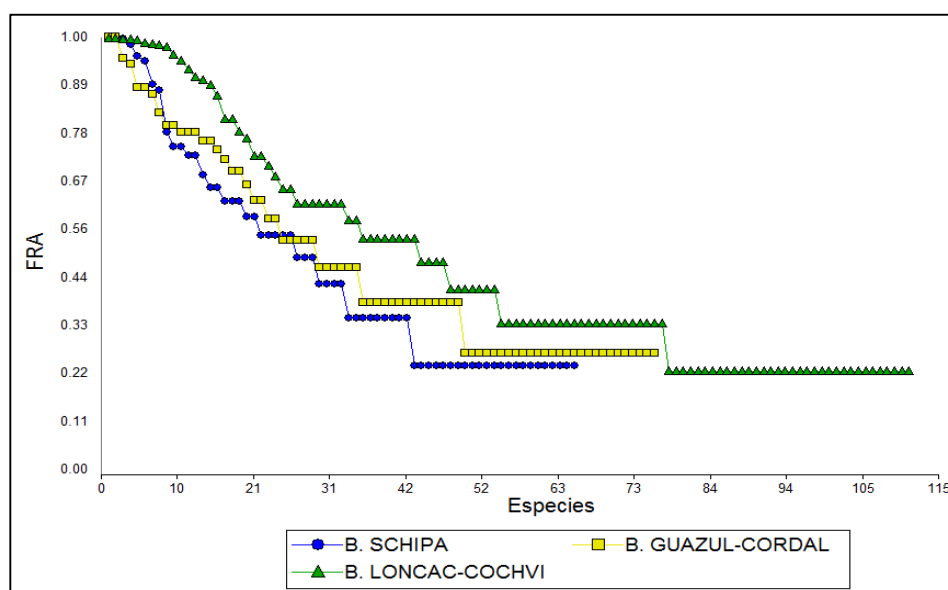
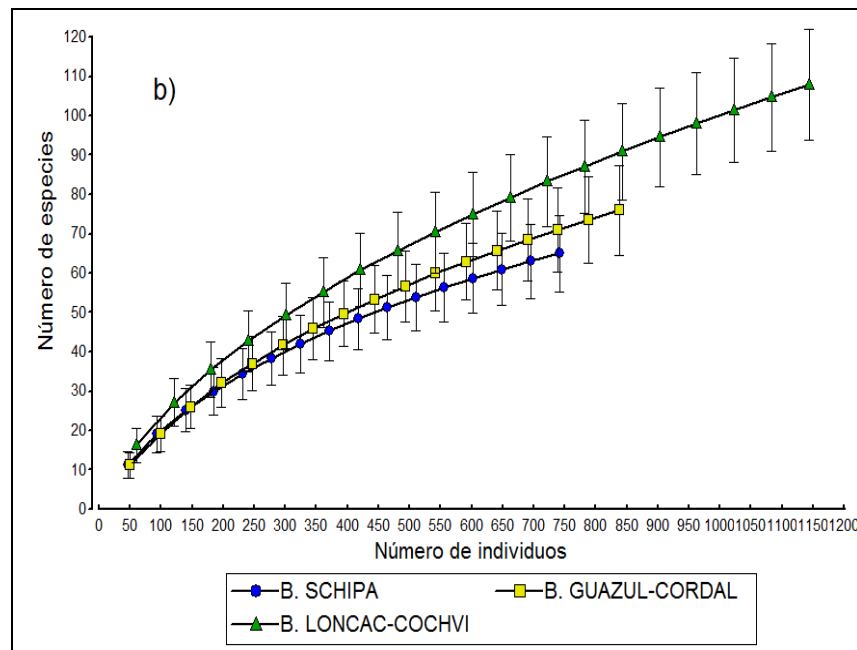
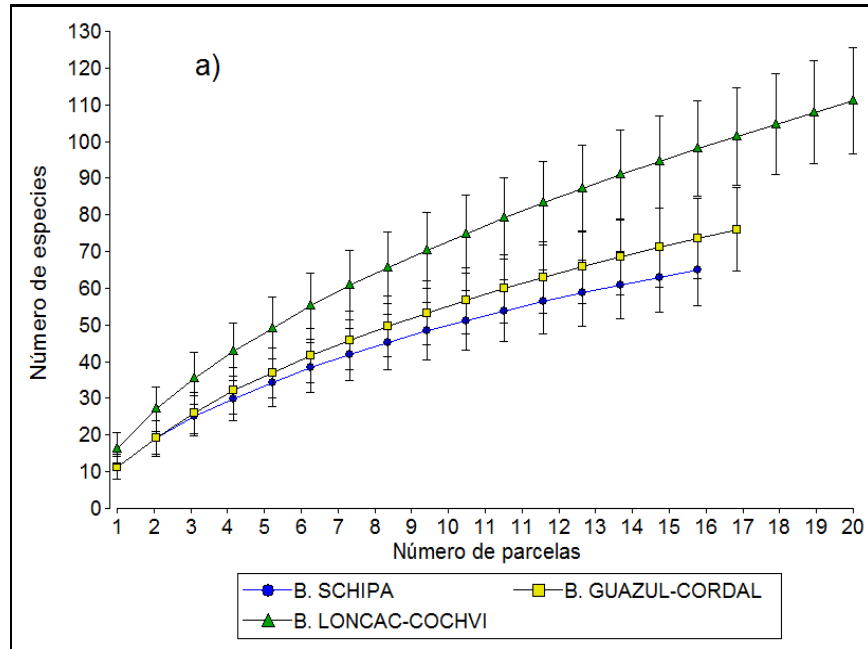


Figura 4. Curvas de rango-abundancia para los tres tipos de bosque identificados en la Península de Nicoya.

Las curvas de rarefacción para los tres tipos de bosque muestran cuál de ellos acumula más especies en relación al esfuerzo de muestreo, mismos que se representan tanto por unidad de área muestreada (Figura 5a) como para el número de individuos censados (Figura 5b). Si se compara la curva por el área muestreada, esta sugiere que las diferencias que se aprecian en el análisis de parcelas se debe principalmente a que el bosque de

*Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* (Bosque 3) es más denso y con un mayor número de especies que los bosques de *Schizolobium parahyba* (Bosque 1) y de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* (Bosque 2). Respecto a las curvas de rarefacción basadas en individuos (Figura 5b), la diferencia de la riqueza de especies es menos marcada en los tres bosques.



Cuadro 5. Curvas de acumulación de especies para los tres tipos de bosque: a) número de especies por número de parcelas muestreadas (0,12ha cada parcela) y b) riqueza de especies por número de individuos

## 4.4 Relación entre la composición florística, factores ambientales y espacio

### 4.4.1 Correlación entre variables ambientales

Las parcelas se distribuyeron en un rango altitudinal entre 54 y 828 m.s.n.m y ocupan 51 pixeles de las capas de las variables bioclimáticas del WorldClim. El rango de valores de la temperatura media anual a través del gradiente muestreado es de solo 4 °C (Cuadro 5). Sin embargo, al comparar la temperatura promedio de todas las parcelas entre el mes más cálido y el mes más frío se observa una notable diferenciación de 16,4 °C registrada a 828 m.s.n.m. La precipitación anual, también presentó leves diferencias en los valores promedios anuales, notándose claramente que en los puntos localizados en el bosque de *Schizolobium parahyba* (bosque 1) se registran los valores más altos (2181,13 mm), mientras que en el bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* (bosque 3), se registraron los valores más bajos (2041,8 mm) (Anexo 4) También existen diferencias importantes entre la precipitación del mes más seco y el más húmedo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Estadística descriptiva de las variables bioclimáticas (obtenidas de WorldClim) y de elevación obtenidas de 53 parcelas de muestreo (0,12 ha por parcela).

Variables	Código	Media	Rango	Desviación estándar
Temperatura media anual (°C)	Tma	25,38	22,6 - 26,6	0,98
Rango medio Diurno (media mensual) (t° máx-t° min.)	Tmrd	11,27	10,90 - 11,6	0,2
Isotermalidad (Tmrd/Tra)(*100)	Ti	7,62	7,6 - 7,7	0,04
Temperatura estacional (desviación estándar *100)	Te	76,42	68,50 -82,5	3,13
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	Txcm	33,36	30,40 – 34,7	1,03
Temperatura mínima del mes más frío °C	Tnfm	18,67	16,10-20,0	0,96
Rango de temperatura anual (Txcm-Tnfm) (°C)	Tra	14,69	14,20-15,2	0,28
Temperatura media del trimestre más húmedo	Tmht	24,96	22,30-26,1	0,94
Temperatura media del mes más seco °C	Tmst	25,52	22,7- 26,8	1,01
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	Tmct	26,5	23,6 -27,7	1,02
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	Tmft	24,49	21,8 – 25,6	0,95
Precipitación anual (mm)	Pa	2091,74	1710 -2458	137,21
Precipitación del mes más húmedo (mm)	Phm	406,04	343 – 465	21,58
Precipitación del mes más seco (mm)	Psm	3,38	1-6	0,95
Precipitación estacional (coeficiente de variación)	Pe	84,98	82 – 89	1,61
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	Pht	1074,83	903 - 1245	62,18
Precipitación del trimestre más seco (mm)	Pst	18,43	11-29	3,74
Precipitación del trimestre más cálido	Pct	334,92	260 – 398	22,46
Precipitación del trimestre más frío (mm)	Pft	547,17	433 – 654	42,66

En toda el área muestreada, se identificaron suelos moderadamente profundos de 50-90 cm, con pocas representaciones de suelos superficiales. Las propiedades físicas presentaron variabilidad en su rango de valores y desviaciones estándar, observándose de

esta manera que a lo largo del gradiente predominan los suelos franco limosos. Con respecto a la topografía, las parcelas estudiadas, presentan terrenos planos a ondulados, con pendientes que no sobrepasan en promedio el 30% (Cuadro 6).

*Cuadro 6. Estadística descriptiva de las propiedades físicas del suelo de 53 parcelas (de 0,12 ha por parcela) muestreadas.*

<b>Variable</b>	<b>Código</b>	<b>Media</b>	<b>Rango</b>	<b>Desviación estándar</b>
Profundidad del suelo (cm)	PS	50,55	15-90	17,73
Pendiente %	P	26,08	5-55	11,55
Arena %	AR	40,9	33,3 - 66	12,27
Limo%	LI	31,97	17,9 - 46,2	5,84
Arcilla%	ARC	27,12	8,5 - 61,2	9,71
Altitud (msnm)	Alt.	250,66	54-828	168,47

La altitud dentro del área de estudio se distribuye en un rango desde el nivel del mar hasta los 828 msnm, constituyéndose en una fuente de variación importante para las variables climáticas. Al realizar el análisis de correlación de Pearson ( $r$  de Person) ( $p < 0,05$ ), se observa que esta variable tiene una fuerte correlación negativa con las medidas bioclimáticas de temperatura. Sin embargo se encontraron correlaciones positivas con la precipitación, notándose diferencias significativas en la precipitación del mes más húmedo (Phm), precipitación del mes más seco (Psm) y precipitación estacional (Pe) (Anexo 5 a).

A diferencia del clima, al analizar las variables de suelo a través de la correlación de Spearman ( $r$  de Spearman) ( $p < 0,05$ ), se observa que las relaciones con la altitud son poco significativas. Por otra parte se resalta aquellas variables que tienen valores significativos más altos como la ubicación del bosque en la pendiente (UBP), que tienen una correlación positiva con la pendiente (P) y una correlación negativa con la profundidad del suelo. La profundidad del suelo tiene una correlación positiva con la altitud, mientras que el porcentaje de arena posee una correlación positiva con la altitud y la pendiente, y se correlaciona de forma negativa con el limo y arcilla (Anexo 5 b).

#### **4.4.2 Descripción del gradiente ambiental**

Los resultados del análisis de componentes principales con las variables climáticas (Figura 6), señalan que los dos primeros ejes explican el 77,1% de la variación total. El componente 1 representa un gradiente de temperatura y de precipitación del mes más seco (Psm) sin tener relación clara con los tipos de bosque. El componente 2 es un gradiente de precipitación, donde los valores altos de precipitación anual (Pa), precipitación del trimestre más húmedo (Pht), trimestre más frío (Pft) y trimestre más cálido (Pct) se asocian con algunas parcelas del bosque de *Schizolobium parahyba*.



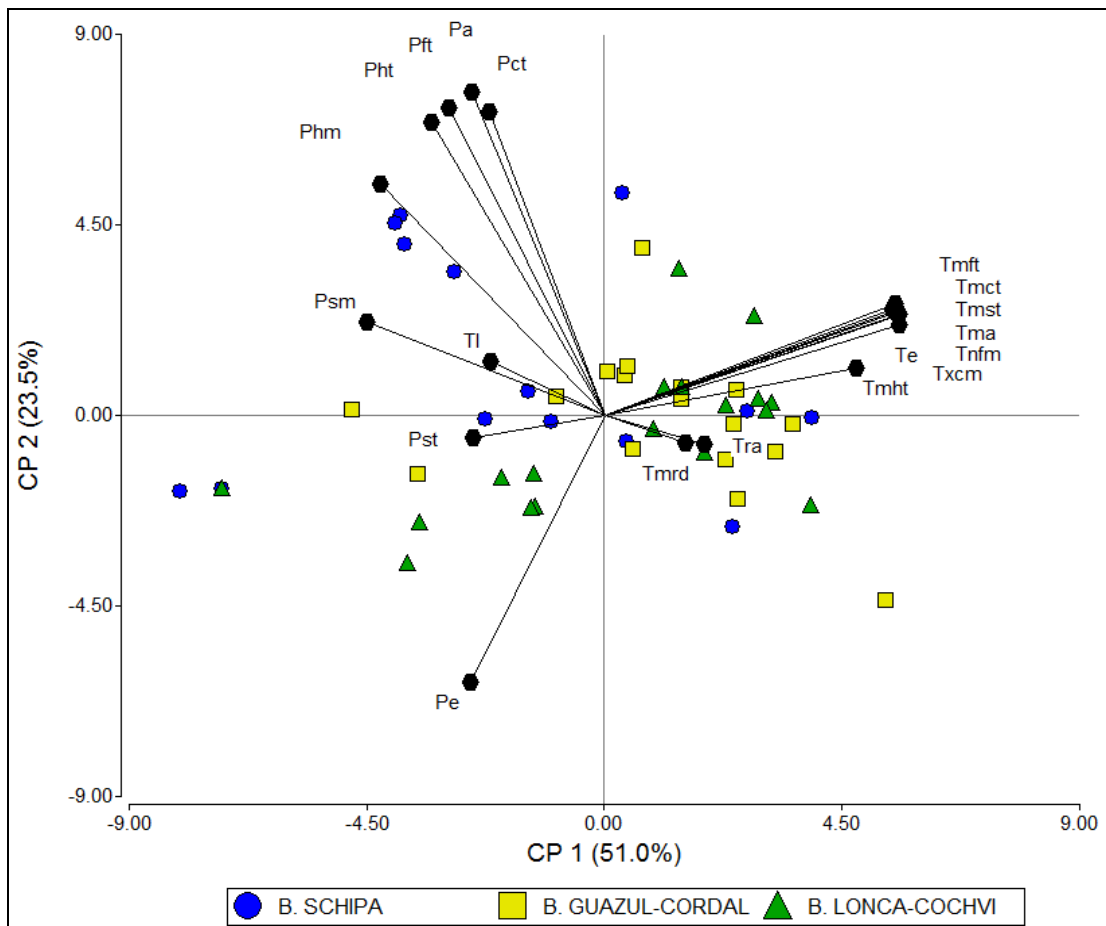


Figura 6. Gráfico Biplot de las parcelas de los tipos de bosque en el espacio de las variables de temperatura y precipitación, resultado del análisis de componentes principales. Las figuras y colores diferentes representan las parcelas de los tres tipos de bosque. Círculos azules, bosque de *Schizolobium parahyba*, cuadrados amarillos bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* triángulos verdes *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum*. Los hexágonos de color negro representan las variables bioclimáticas.

El análisis de componentes principales para las variables fisiográficas y de suelo (Figura 7), explica menos varianza que en el caso del clima, por lo tanto las relaciones del suelo con la variación florística pueden ser menos claras que las variables bioclimáticas. El primer componente, con un 30% de variación es un gradiente de textura, donde la mayoría de parcelas del bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* presentan valores positivos con el contenido de arena y los valores negativos son de parcelas donde predominaron limo y arcilla. El componente 2 con un 20,7% de la variación está determinado por variables fisiográficas, observándose que algunas parcelas presentan valores positivos con la pendiente (P) y ubicación del bosque en la pendiente (UBP). Otras parcelas registran valores positivos con el limo. La ordenación sugiere que no existe un gradiente de suelo bien definido entre los tipos de bosque diferenciados.

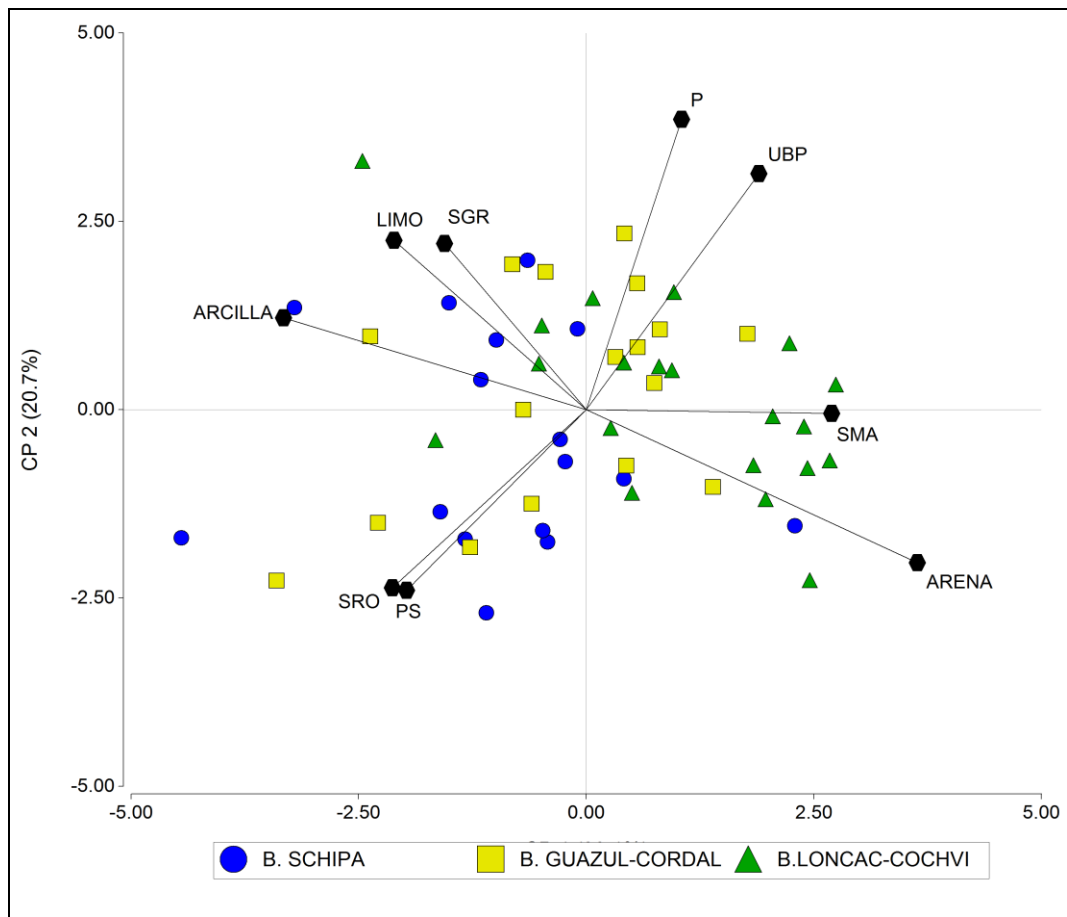


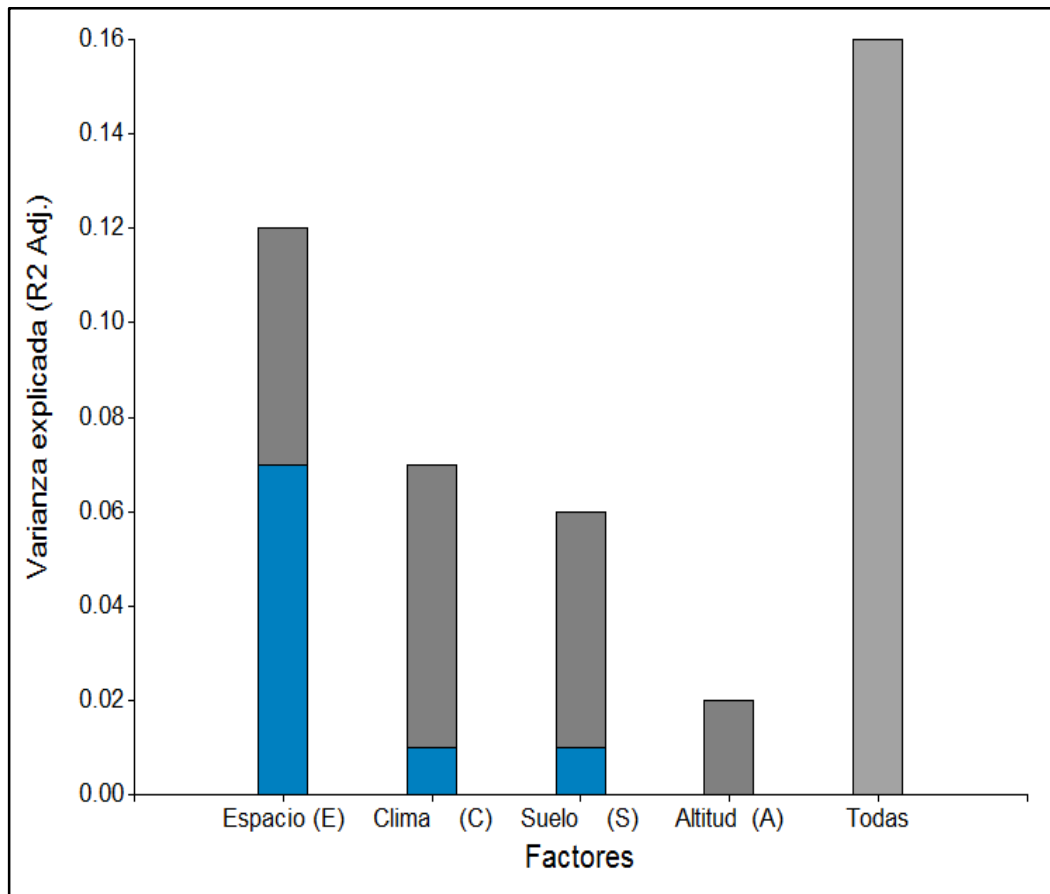
Figura 7. Gráfico Biplot de las parcelas de los tipos de bosque en el espacio de las variables de suelo, resultado del análisis de componentes principales. Las figuras y colores diferentes representan las parcelas de los tres tipos de bosque. Círculos azules, bosque de *Schizolobium parahyba*, cuadrados amarillos, bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* y triángulos verdes, bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium*. Los hexágonos de color negro representan las variables de suelo.

#### 4.4.3 Composición florística y su relación con los factores ambientales y de distancia geográfica

A partir de las matrices vecinas, el Forward Selección retuvo seis coordenadas espaciales (PCNM 1,2, 3,10, 26 y 41) para modelar la composición de especies de árboles y palmas. De manera similar fueron retenidas la pendiente (P%) y la profundidad del suelo (PS), que forman parte de las variables de suelo. Las variables de clima seleccionadas fueron temperatura del mes más frío (Tnfm), precipitación del mes más seco (Psm), precipitación estacional (Pe) y precipitación del trimestre más seco (Pst).

El análisis de la partición de la varianza reveló que el clima, suelo, espacio y altitud explican el 16% de la variación de la composición de especies de árboles y palmas; mientras que el 84% permaneció sin explicar. En cuanto a los efectos de las predictoras, el espacio es el que mejor explica la variación de la composición de las especies (0,12%) en

comparación del clima, suelo y la altitud ( $R^2$  adj de 0,07, 0,06 y 0,02 respectivamente; Figura 8).



*Figura 8. Variación total explicada por todos y cada uno de los factores ambientales (clima, suelo, altitud y espacio), para árboles y palmas, muestreados en 53 parcelas temporales 0.12 ha en la Península de Nicoya. El sombreado de color negro hace referencia a los efectos puros de cada factor ambiental.*

Por otra parte, se observa que no hubo efectos puros significativos por parte del clima, suelo y altitud (cuadro 8), el espacio es la única predictora que tiene un efecto puro significativo sobre la variabilidad de la composición de especies. De manera similar, al analizar el efecto del espacio controlando un solo factor se evidencia que la proporción de varianza explicada por el espacio es mayor cuando se controla la altitud, mientras que para las variables de suelo y clima se reportaron iguales proporciones. También se comparó la proporción de varianza explicada por los factores clima, suelo y altitud, controlando en este caso al espacio como componente de mayor peso en explicación de varianza. Se observó que la altitud es la que obtuvo una menor proporción de respuesta ante este factor; en cambio el clima reportó la mayor significancia.

Cuadro 7. Partición de la varianza para la comunidad de árboles y palmas muestreados en 53 parcelas temporales de 0,12 ha cada parcela en la Península de Nicoya. Estadísticos  $R^2$  ajustado, F y p valor para las matrices predictoras de espacio, clima, suelo y altitud. Los efectos de los factores de control en combinación con los otros factores están representados por el símbolo|.

Árboles y Palmas			
Factor	$R^2$ Aj	F	P
Espacio (E)	0.12	2.14	0.005
Clima (C)	0.07	1.94	0.005
Suelo (S)	0.06	2.74	0.005
Altitud (A)	0.02	2.11	0.01
All	0.16	1.78	0.005
E   C,S,A	0.07	1.62	0.005
C   E,S,A	0.01	1.1	0.24
S   E,C,A	0.01	1.22	0.16
A   E,C,S	3.30E-03	1.16	0.31
E   C	0.08	1.79	0.005
E   S	0.08	1.82	0.005
E   A	0.12	2.19	0.005
C   E	0.04	1.48	0.005
S   E	0.03	1.83	0.005
A   E	0.02	2.34	0.005

#### 4.5 Relación entre la composición florística y los factores antropogénicos

El análisis de redundancia (RDA) y el Forward Selección, permitieron seleccionar las variables de uso anterior del suelo que explican la mayor variación de la composición de especies; en este caso fueron retenidas la capacidad de carga animal y el período de incendios. Las pruebas simples de Mantel entre la composición de especies y las variables de uso anterior del suelo mostraron relaciones significativas entre el período de incendios ( $p < 0,0001$ ), capacidad de carga animal ( $p < 0,004$ ) y similitud de la composición. Los tres análisis permiten aseverar que entre factores antropogénicos, la variabilidad en la composición de especies está determinada por los cambios producidos por la carga animal y la frecuencia de incendios (Anexo 6 a, b y c).

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Los tipos de bosque y sus especies

En el gradiente altitudinal de la península de Nicoya, el análisis de ordenación permitió identificar tres tipos de bosque, observándose una mejor separación entre el bosque 1 y 3, no obstante el bosque 2 no presenta límites bien definidos en la ordenación, debido a la dominancia de especies compartidas como *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* que se

encuentran distribuidos en las tres comunidades vegetales. Sin embargo los tipos de bosque fueron confirmados y nombrados de acuerdo al análisis de similitud y especies indicadoras de mayor valor (VI) (Dufrene y Legendre 1997).

Bosque de *Schizolobium parahyba*, (Bosque 1), presenta una edad promedio de abandono de 17 años y se caracteriza por la composición tanto de especies nativas como exóticas, igual que lo reportado en otros bosques secundarios de edades menor a 40 años (Aide *et al.* 2000; Pascarella *et al.* 2000; Romero- Duque 2007; Marín-Spiotta *et al.* 2007). Las especies indicadoras de esta comunidad son *Schizolobium parahyba*, *Enterolobium cyclocarpum* y la exótica *Gmelina arborea*. La regeneración de *Gmelina arborea* en esta comunidad vegetal se debe a que esta especie produce cosechas abundantes de frutos comestibles que a menudo se dispersa por el ganado posiblemente desde plantaciones forestales aledañas, convirtiéndose en un colonizador de pastos (observación personal). Aide *et al.* (2000); Lugo y Helmer (2004), manifiestan que la mezcla de especies exóticas y nativas pueden modificar la composición y estructura del bosque en el proceso de crecimiento; sin embargo los mismos autores aseveran que una vez cerrado el dosel la presencia de especies exóticas disminuye o pueden ser reemplazadas por especies nativas. Por otro lado Lugo (2004) sugiere que las especies nativas pueden beneficiarse de las especies exóticas. Por ejemplo, Aide *et al.* (2000) encontraron que *Spathodea campanulata*, especie exótica invasora de áreas de pastoreo abandonadas en Puerto Rico, favoreció el establecimiento de especies nativas. Además Camargo-Ricalde (2002) registró que la exótica del género *Mimosa* spp. en el Valle de Tehuacán-Cuicatlan de México favoreció las propiedades químicas del suelo, así como los factores micro ambientales, que podrían permitir el establecimiento de especies nativas. Algunos elementos florístico que caracterizan esta formación vegetal son *Miconia Argentea* *Cecropia peltata* y *Luehea seemannii* han sido registradas por Finegan y Delgado (2000), en un bosque secundario de 30 años en San Carlos; Costa Rica; mientras que *Schizolobium parahyba*, y *Anacardium excelsum* se han reportado en bosques fragmentados del Pacífico sur (Valle de Coto Brus), entre las cotas de 400-1000 m (Chain-Guadarrama *et al.* 2012).

Bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora*s (Bosque 2) muestra una edad promedio de abandono de 19 años y se destaca por la abundancia y dominancia de especies típicas en la zona que se regeneran en pastizales como son *Guazuma ulmifolia*, y *Cordia alliodora* siendo las especies indicadoras de este grupo. Estas especies también han sido registradas como dominantes en etapas tempranas e intermedias de sucesión en bosques secundarios de zonas húmedas y secas de la región centroamericana (Finegan y Delgado 2000; Moraes *et al.* 2002; Sánchez Merlo *et al.* 2005; Griscom y Ashton 2011). Esta comunidad además se asocia con *Caesalpinia eriostachys*, *Cassia grandis*, *Diphysa americana*, *Spondias mombin* y *Lonchocarpus costaricensis* que forman parte de las especies con IVI de mayor valor. Por otra parte se señala la presencia de algunas especies que se desarrollan bajo el dosel, como *Nectandra martinicensis*, *Chrysophyllum brenessi*, *Brosimum alicastrum*, *Haematoxylon brasiletto* y *Trichilia martiana* que se encuentran de manera restringida.

Bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium*, (Bosque 3). Esta comunidad tiene una cronosecuencia de 25 años promedio, y su composición está

determinada por varios elementos florísticos de bosques secos estacionales como son *Lonchocarpus minimiflorus*, *Tabebuia ochracea*, *Eugenia hiraifolia*, *Lysiloma divaricatum* y *Semialarium mexicanum*, que constituyen las especies indicadoras de este grupo. Este bosque registra especies heliófitas durables de alto valor comercial como es el caso de *Dalbergia retusa* (cocobolo) especie considerada en peligro de extinción debido a la sobre explotación (Jiménez 1993). Un patrón similar en la composición de esta formación boscosa, se ha registrado en bosques secundarios de Santa Rosa Y Palo Verde, Costa Rica (Gillespie *et al.* 2000). Un aspecto a destacar, es la presencia de algunas especies raras como son *Thouinia serrata*, *Maclura tinctoria*, *Eugenia costaricensis* y *Enterolobium schomburgkii* que se desarrollaron posiblemente después del cierre del dosel y no pueden establecerse como individuos maduros hasta años después del abandono (Veira *et. al* 2006; Chazdon *et al.* 2009a).

Los bosques secundarios de la Península de Nicoya comparten elementos florísticos de los bosques secos y húmedos de la región costera noroeste de Costa Rica (Zamora *et al.* 2004). Las familias Fabaceae/Pap Fabaceae/Mim Fabaceae/Cae., Rubiaceae, Meliaceae y Myrtaceae son las que presentan un mayor número de taxones y sus abundancias han sido confirmadas por varios autores en estos ecosistemas (Gillespie *et al.* 2000; Moraes *et al.* 2002; Kalacska *et al.* 2004). Dentro de las especies más abundantes se encontraron *Guazuma ulmifolia*, *Lonchocarpus costaricensis*, *Cordia alliodora*, *Schizolobium parahyba*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Luehea seemannii*, *Caesalpinia eriostachys*, *Cassia grandis*, *Cochlospermum vitifolium*, *Spondias mombin*, *Miconia Argentea*, *Cecropia peltata* entre otras, que resaltan además por sus altos % de IVI en las comunidades vegetales estudiadas. La distribución amplia de estas especies en el paisaje se debe en parte a su alta capacidad de regeneración en áreas degradadas. En el caso de *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Cassia grandis* son diseminadas por el ganado (Janzen 1988; Esquivel 2004) además algunos estudios repartan que *Guazuma ulmifolia* puede ser dispersada por vertebrados como el mono congo (*Alouatta palliata*), especie que es muy fácil de observar en la zona de estudio (observación personal). También se destaca de *Guazuma ulmifolia* que es el árbol remanente más común encontrado en los inventarios de pastos abandonados (Griscom 2004). Por otra parte la dominancia de *Cordia alliodora* *Schizolobium parahyba* se atribuye a que estas especies poseen semillas pequeñas que se dispersan por el viento (Slocum y Horvitz 2000 Justiano *et al* 2001); y tienen una alta capacidad de colonizar los potreros recién abandonados. Por otro lado, es notable la presencia de bajas poblaciones de especies compartidas tanto de bosques secundarios como de bosques maduros como *Swietenia macrophylla*, *Terminalia oblonga*, *Nectandra martinicensis*, *Chrysophyllum brenesii*, *Brosimum alicastrum*, *Trichilia martiana*, *Maclura tinctoria*, *Dalbergia retusa* (observación personal), que se encuentran regenerándose lentamente bajo la sombra de los árboles pioneros (Connell y Slatyer 1977). Esto demuestra al igual que otros estudios que las especies forestales típicas de bosques maduros pueden colonizar los sitios en fases tempranas de sucesión (Finegan 1996; van Breugel *et al.* 2000; Franklin y Rey 2007; Ochoa-Gaona *et al* 2007).

Por lo tanto es posible que las diferencias en la composición florística de cada comunidad hayan sido determinadas por la cercanía de parches de vegetación original, la vegetación remanente y los diferentes mecanismos de dispersión de cada especie (Chazdon

2003; Hooper 2008). A esto se suma otros factores como el uso histórico de la tierra y los factores propios del sitio. Por ejemplo un estudio realizado en Brasil en bosques secundarios de 20 años determinó que los sitios sometidos durante 44 años de pasturas, eran dominados por *Vismia spp.*; mientras que en los sitios con menos intensidad de uso fueron dominados por *Cecropia spp.* (Lucas *et al* 2002). Estas diferencias tempranas en la composición de especies pueden afectar la estructura de la comunidad por muchos años y puede conducir a diferentes trayectorias sucesionales. (Letcher y Chazdon 2009).

## 5.2 Tipos de bosque, riqueza y diversidad

Se encontraron diferencias estadísticas significativas en la riqueza de especies e índices de diversidad evaluados entre los tipos de bosque. El bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* (bosque 3) con una edad de 25 años mostró los valores más altos de riqueza y diversidad, en contraste de los bosques de *Schizolobium parahyba*, (Bosque 1) y *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodoras* que presentan edades menores (17 y 19 años promedio, respectivamente). Esto indicaría que la que riqueza y diversidad de especies se recupera de manera continua conforme avanza la sucesión tal como lo han reportado los estudios de Peña-Claros (2003), Kalacska *et al.* 2004) y Ruíz *et al* (2005). No obstante debido a la poca diferencia de edad que existe entre los tres bosques evaluados, los resultados sugieren que la mayor riqueza y diversidad presentada en el bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* puede estar ligada a la presencia de árboles remanentes que se dejaron en los pastos luego del abandono de la tierra (Chazdon 2003; Chazdon *et al.* 2011), mismos que desempeñaron un rol fundamental en la recuperación de la riqueza y diversidad de este bosque, ya que pudieron servir de hospederos y atraer dispersores de semillas (Holl 2002); facilitando de esta manera la regeneración de nuevas especies bajo sus copas (Hooper 2008). Una característica importante que se debe señalar del bosque 3, es la presencia de árboles con una alta capacidad de rebrote, como es el caso de especies del género *Lonchocarpus spp.*, *Cochlospermum vitifolium* y *Eugenia hiraifolia*, lo cual pudo incidir en el aumento de la densidad de tallos y por lo tanto en la riqueza de especies de esta comunidad. Schlawin y Zahawi (2008), mencionan que los árboles remanentes y los rebrotes pueden haber facilitado el rápido proceso de sucesión, documentando en su estudio una mayor riqueza de especies y la densidad de tallos en bosques secundarios en las proximidades de los árboles remanentes en el noreste de Costa Rica.

Por otro lado es posible que otros factores hayan determinado las diferencias dadas en la riqueza y diversidad de cada tipo de bosque. Por ejemplo los procesos dinámicos de recambio de especies en el tiempo transcurrido desde el abandono de la tierra, ya que los bosques evaluados aún mantienen una alta abundancia de pocos géneros de plantas heliófitas efímeras y durables (por ejemplo *Schizolobium parahyba*, *Miconia Argentea*, *Cecropia peltata*) los cuales disminuyen conforme avanza la sucesión (Peña –Claros 2003), que resulta en un aumento de la diversidad de especies con el tiempo (Saldarriaga 1998). Otros factor como el uso para la ganadería extensiva al que fueron sometidos estas comunidades vegetales pudo tener un efecto adverso, debido a una mayor compactación del suelo (Spiel 1996), lo que pudo inhibir el establecimiento de semillas de las especies arbóreas (Sagar y Singh 2004), haciendo lenta la recuperación de las comunidades evaluadas y por tanto menos ricas y diversas respecto a los bosques primarios. Un resultado

similar obtuvieron China y Helmer (2003), al comparar diferentes usos del suelo en Puerto Rico quienes reportaron que los bosques secundarios regenerados en pasturas y cultivos de café presentaron una riqueza y diversidad baja.

### 5.3 Tipos de bosque y ambiente

La península de Nicoya se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad, y bajas elevaciones; sin embargo estas condiciones son suficientes para que ocurran cambios espaciales en los patrones de composición florística en los bosques de esta región (Zamora 2004).

Los análisis realizados muestran que la temperatura posee poca variación en el gradiente, por lo tanto no presenta una relación clara con los tipos de bosque. Algunas parcelas del bosque de *Schizolobium parahyba* (bosque 1) se separan de los otros dos tipos de bosque por registrar una mayor variabilidad en la precipitación anual precipitación del trimestre más húmedo (Pht) y trimestre más frío (Pft).

Las relaciones del suelo con la variabilidad florística son menos marcadas que en el caso del clima. Sin embargo el estudio reportó que existe un gradiente de textura de suelo, donde la mayoría de parcelas del bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* se relaciona con el contenido de arena y algunas parcela del bosque *Schizolobium parahyba* predominaron limo y arcilla y tienen una profundidad mayor del suelo. Cortés-Castelán y Islebe (2005), documentaron en las selvas subperennifolia del sureste de México que los suelos con mayor porcentaje de arcilla presentan condiciones favorables para la disponibilidad de nutrientes y desarrollo de las especies, debido al contenido de materia orgánica. Es posible que esta condición haya influido en la composición del bosque de *Schizolobium parahyba*, donde se observa la dominancia y el gran desarrollo de los árboles de *Schizolobium parahyba*. Por otro lado el bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora*, se encuentra distribuido en todo el gradiente y no presenta diferenciaciones con los bosques 1 y 3. Sin embargo la presencia de *Cordia alliodora* en la mayoría de parcelas en los bosques evaluados puede ser un indicativo que la acidez intercambiable del suelo es baja (Finegan y Delgado 2000).

A diferencia de los hallazgos de otros autores (Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012; Veitimilla 2013), los resultados obtenidos en la presente investigación, mostraron que la composición de especies de los tipos de bosque secundario se encuentra débilmente relacionada con las variables bioclimáticas y de suelo de las unidades de muestreo. Existen algunos factores que pueden haber contribuido a esta aparente ausencia de relaciones. En primer lugar en los sitios estudiados, hubo una pequeña variación altitudinal entre las parcelas de vegetación muestreada, puesto que los parches de bosques secundarios regenerados de pasturas en la Península de Nicoya, se concentran en elevaciones no mayores a 500 m.s.n.m. En estas situaciones los cambios producidos en los factores ambientales no interfirieron en la composición de especies drásticamente (Goulart *et al.* 2008). Por otro lado es posible que los factores históricos del sitio, cómo el uso anterior de la tierra, hayan tenido una influencia directa en la composición de los tipos de bosque, ya que estos pueden afectar la fertilidad del suelo (Compton y Boone 2000). Por ejemplo, la aplicación de fertilizantes aumenta el contenido de nitrógeno, potasio,



fósforo, y pH (Blume y Sukopp 1976) mientras que las actividades de pastoreo reducen los nutrientes (Hill & Carey 1997). Por lo tanto estos resultados sugieren que los factores históricos tuvieron influencia en la composición de la vegetación de manera similar a gradientes naturales (Jaroslav 2007).

#### **5.4 Variación de la composición arbórea con las variables ambientales**

Para predecir y entender los patrones de la variación o recambio de especies de las comunidades vegetales a través del espacio y tiempo se han propuesto dos modelos. El primero es conocido como modelo de control del ambiente o de nicho, y se basa en que la variación en las condiciones ambientales selecciona especies de acuerdo con sus requerimientos ecológicos o nichos, formándose asociaciones de hábitat y especies; y el segundo es modelo de mecanismos naturales, el cual propone el ensamblaje de especies entre sí mismas y contempla factores tales como la limitación de la dispersión y patrones espaciales (Borcard y Legendre 2002; Legendre *et al.* 2005; Legendre *et al.* 2009).

En ese sentido, el presente estudio apoya el segundo modelo, donde el factor espacial (distancia geográfica) es el factor más determinante en la variación de la composición florística del gradiente, seguida del clima por las variables de temperatura (Tmct y Tmft) y precipitación (Pht, Pft y Pe), y en menor proporción el suelo (% de arena y arcilla) y la altitud). De las variables mencionadas, se destaca la precipitación estacional que ha sido citada por otros autores (Burger 1980; Pyke *et al.* 2001). Al analizar la contribución única de cada factor, sin embargo, sigue siendo la distancia geográfica la predictora que mejor explica la variación en la composición de especies.

Los resultados obtenidos tienen concordancia con estudios que apoyan más el criterio de ensamblaje por dispersión, aunque mencionan la importancia de los factores climáticos y de elevación (Chust *et al.* 2006; Chain-Guadarrama *et al.* 2012). Por otro lado se debe considerar que en paisajes donde persiste una alta variabilidad climática son muchos los factores que pueden ser determinantes en la diferencias de la composición florística, tal como ha sido documentado en varios estudios dónde recalcan la importancia de variables como el suelo y la topografía en el recambio de especies (Ruokolainen *et al.* 2007; Bohlman *et al.* 2008). Por otro lado es de importancia evaluar la capacidad de dispersión de las especies, para tener un mejor entendimiento sobre las relaciones de la distancia geográfica sobre los diferentes grupos funcionales con distintos mecanismos de dispersión (Chain-Guadarrama *et al.* 2012).

#### **5.5 Variación de la composición arbórea con las variables antropogénicas**

Las perturbaciones antropogénicas tales como las quemas, el pastoreo y en menor grado la explotación forestal han provocado cambios sustanciales en la estructura y composición florística de los bosques secundarios (Budowski 1966; Budowski 1981; Sabogal 1992), así como también en la fisonomía del paisaje original (Hooper 2008; Griscom y Ashton 2011). En este sentido el estudio reportó que existe una relación significativa entre

la incidencia de incendios y la capacidad de carga animal con la composición y riqueza de especies de los tipos de bosque.

El problema de los incendios han estado fuertemente asociados con la Península de Nicoya durante décadas, ya que el fuego ha sido utilizado como una herramienta de trabajo durante la época seca, para preparar los campos agrícolas y para el manejo y mantenimiento de pastizales (Otterstrom y Schwartz 2006), lo que consecuentemente ha tenido una clara influencia en los procesos de sucesión y por lo tanto en la regeneración y composición de las comunidades vegetales. Aunque en el estudio no se determinó la regeneración post incendios, se cree que la recurrencia de igniciones fue similar en los tres tipos de bosque. Sin embargo se pudo evidenciar que la adaptación de las especies al fuego está determinada por su capacidad de sobrevivir y regenerarse después de las quemaduras (Gill 198; Keeley 1986; Bond y Van 1996). Por ejemplo especies heliófitas efímeras y durables de maderas blandas como *Sterculia apetala*, *Genipa americana*, *Ceiba Pentandra*, *Cecropia peltata*, *Miconia Argentea*, presentes principalmente en los bosques de *Schizolobium parahyba* y *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodoras*, fueron intolerantes al fuego. En cambio en el bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium*, a diferencia de lo que ocurrió en los otros dos tipos de bosque; se pudo observar que especies como *Cochlospermum vitifolium*, *Lysiloma divaricatum*, *Eugenia hiraifolia* y *Tabebuia ochracea* presentaron cicatrices por las quemaduras en las partes bajas de los troncos (observación personal). Una explicación probable de la supervivencia de estas especies sería que presentan características de protección como cortezas gruesas, semillas grandes o que se dispersan por el viento (Hooper *et al.* 2002; van Mantgem y Schwartz 2003; Otterstrom y Schwartz 2006) lo que ayudó a resistir al fuego. Un rasgo particular de las especies de esta formación boscosa fue su regeneración a través del rebrote de los árboles quemados, lo que posiblemente favoreció la rápida recuperación de la diversidad y estructura de este bosque.

Por lo tanto los resultados registrados concuerdan con los estudios de Bond y Midgley (2001), Saha y Howe (2003), quienes apoyan que los rebrotes es la respuesta más ampliamente observada después de las alteraciones frecuentes de los incendios de baja intensidad. Además se hace referencia que los diferentes mecanismos de regeneración así como también los rasgos comunes de las especies para adaptarse al fuego desempeñan un papel fundamental en la velocidad de recuperación de los bosques secundarios (Otterstrom y Schwartz 2006; Veira y Scariot 2006; Capitanio y Carcaillet 2008). En este sentido la flora arborea existente de la Península de Nicoya está formada principalmente por un conjunto de especies capaces de rebrotar prontamente después del fuego, lo que dio origen a una gran parte de la recuperación florística inicial.

En referencia a la capacidad de carga animal, se puede mencionar en términos generales que los parches de bosques secundarios fueron potreros de pequeña y mediana extensión, que se caracterizaron por ser sometidos a cortos pero intensos períodos de actividad ganadera, lo que resultó que la carga animal en promedio reportara un incremento a lo establecido por el MAG (2009). Posiblemente esta condición produjo la compactación del suelo, aumentando de esta manera la densidad aparente, la reducción de la infiltración y el escurrimiento del agua superficial (Holl 1999). Este proceso pudo afectar el establecimiento y crecimiento de plántulas de especies arbóreas que se regeneran a través

del banco de semillas y por lo tanto reducir la diversidad de plantas de las comunidades evaluadas; lo cual fue más notorio en los bosque de *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora* y *Schizolobium parahyba*, donde se pudo observar una limitada regeneración de especies dentro del sotobosque haciéndolos menos rico y diverso en comparación del bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium*. Estudios como los de Gillespie *et al.* (2000) y Griscom *et al.* (2009), reportaron resultados similares, donde encontraron que el pisoteo del ganado tiene un efecto negativo en el crecimiento y supervivencia de plántulas de árboles; reduciendo de este modo la diversidad y la abundancia de la regeneración natural.

Por otro lado es posible que el pastoreo del ganado tuvo un efecto favorable en la composición y estructura de los bosques estudiados; ya que el ganado vacuno pudo facilitar la dispersión de numerosas especies arbóreas por ejemplo *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Lonchocarpus spp*, *Cassia grandis*, *Gliricidia sepium*, entre otras que forman parte de las especies pioneras que dominan las formaciones boscosas reportadas en la presente investigación. Los resultados obtenidos se contrastan con los estudios de Esquivel *et al.* (2008) y Griscom *et al.* (2009 ), quienes revelaron los efectos de la dispersión del ganado sobre la regeneración y dominancia de *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Leucaena shannonii* en pasturas abandonadas de Nicaragua y Panamá.

## 6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- El presente estudio, constituye un primer esfuerzo de identificación y caracterización de los bosques secundarios en la Península de Nicoya, lo cual representa una línea base para futuras investigaciones y a su vez una herramienta que permitirá dar argumentos de la importancia de la vegetación de segundo crecimiento para la conservación y el manejo.
- El inventario realizado sobre individuos de árboles ( $\geq 10$  cm dap) y los análisis multivariados realizados, permitieron diferenciar tres tipos de bosque con base a las especies indicadoras.
- Las familias y géneros encontrados son comunes en los bosques secundarios neotropicales. Las especies heliófitas durables (incluyendo *Gmelina arborea* especie exótica) formaron el grupo ecológico de mayor relevancia en cada tipo de bosque.
- El bosque de *Lonchocarpus acuminatus* y *Cochlospermum vitifolium* (bosque 3) con una cronosecuencia de 25 años mostró los valores más altos de riqueza y diversidad de especies. En particular de este bosque se resalta la presencia de especies raras.
- Las pruebas multivariadas de la relación entre la composición y el ambiente (clima y suelo) permiten concluir que la primera está determinada por variables de temperatura y precipitación y por variables edáficas de textura.
- La variación de la composición de especies arbóreas en la Península de Nicoya fue mayormente explicada por la distancia geográfica, seguido del clima, apoyando así la teoría del ensamblaje por dispersión como principal mecanismo para el recambio de especies en el gradiente.
- Los análisis sobre los factores antropogénicos y composición de especies, determinaron que la capacidad de carga y la frecuencia de incendios tienen un mayor impacto en la vegetación, lo cual se refleja en la baja riqueza y diversidad de especies en los bosques evaluados.
- Es importante que se instalen una red de parcelas permanente, para realizar el monitoreo continuo de las comunidades vegetales, especialmente aquellas que se encuentran creciendo limitadas en el bosque. Además se hace necesario incorporar investigaciones sobre dendrocronología y rasgos funcionales para conocer a nivel de detalle como es el crecimiento y el comportamiento de las especies luego de los impactos antropogénicos.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- 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. *Restor. Ecol.* 8: 328–338
- 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; Hernandez, M; Hoogmoed M. S. R. N.M; Leite, N. F; Lo-Man-Hung, J. R; Malcolm, M. B; Martins, L. A. M; Mestre, R; Miranda-Santos, A. L; Nunes-Gutjahr, W. L; Overal, L; Parry, S. L; Peters, M. A; Ribeiro-Junior, M. N. F; da Silva, C; da Silva Motta, Peres C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)* 104 (47): 18555–18560 p.
- Blanco, O; Mata A. 1994. La cuenca del Golfo de Nicoya: un reto al desarrollo sostenible. San José (Costa Rica). Editorial de la Universidad de Costa Rica. 235 p
- Blume, H.; Sukopp, H. (1976): Ökologische Bedeutung Anthropogener Bodenveränderungen. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10: 75–89.
- Bertsch, F; Mata, R; Henriquez, C. 1993 Características de los principales órdenes de suelos presentes en Costa Rica. IX Congreso Nacional Agropecuario y de Recursos Naturales. San José, Colegio de Ingenieros Agrónomos.
- Bohman, S; Laurance, W; Laurance, S; Nascimento, H; Fearnside, P; Andrade, A. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science.* 19(6): 863-874
- Bond, W. J; Midgley J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16: 45–61
- Borcard, D; Legendre, P; Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045-1055 p.
- \_\_\_\_\_; Legendre P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological modeling.* El sevier 153, 51-58
- Brown, S; Lugo, A.E. 1990: Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6, 1-31 p.
- Burger, W. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? *Brenesia.* 17:371-388

- Van Breugel, M.; Bongers, F; Martinez-Ramos, M. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35: 610–619.
- Budowski, G. 1966. Fire in tropical lowland areas. *Proceedings of the Annual Tall Timbers Fire Ecol. Conf.* 5: 5–22.
- \_\_\_\_\_; 1981. Inventario de los recursos forestales de la península de Nicoya. Cantones de Carrillo, Santa Cruz, Nicoya y Nandayure de Guanacaste y Distritos de Lepanto y Paquera de Puntarenas. Apéndice de los inventarios generales. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. p 13.
- Capitaino, R; Carcaillet C. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management* 255 (2008): 431–439
- Cáceres, M. Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: and statistical inference. *Eology*. <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres>
- Compton, J. E; Boone, R.D. 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81: 2314-2330
- Cortés-Castelán, J; Islebe, A. 2005. Influencia de factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. Vol. 53 (1-2): 115-133*
- Chain, A. 2009. Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado mesoamericano. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 143 p.
- \_\_\_\_\_; 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
- \_\_\_\_\_; Letcher, S.G; Van Breu ,M; Martínez-Ramos M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *The Royal Society*. 362, 273-289.
- \_\_\_\_\_; Vilchez-Alvarado, B; Letcher S. G; Wendt, I; U. U. Sezen (2008). Effects of human activities on successional pathways: case studies from lowland wet forests of Northeastern Costa Rica. In S. Hecht, K. Morrison, and C. Padoch (Eds.): *The social life of forests*. In press
- \_\_\_\_\_; 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*. 1407-1417 p.

- \_\_\_\_\_; Finegan, B; Capers, R. S; Salgado-Negret, B; Casanoves, F; Boukili, V; Norden, N. 2009a. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *BIOTROPICA* 42(1): 31–40
- Chinea, D; Helme, E. 2003. Diversity and composition of tropical secondary forests recovering from large-scale clearing: results from the 1990 inventory in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 180 (2003) 227–240
- Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree  $\beta$ -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of vegetation science*. 17: 83-92
- Clarke 1993. Non parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. (18):117-143 p.
- Dufrene, M; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3):345-366 p.
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Pla, L; Vilchez, S; Di Rienzo, MJ. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Latin America Journal of conservation* 1: 73-75 p.
- \_\_\_\_\_. Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2012. InfoStat version 2012. Grupo InfoStat, FCA. Cordoba, AR, 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 p.
- Henríquez, C.; Cabalceta, G. 2012. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. 2da ed. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo, San José, Costa Rica. UCR/CIA-ACCS. 60 p
- Esquivel, H., M. Ibrahim, C.A Harvey, C. Villanueva, T. Benjamín & F. Sinclair. 2004. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *RAFA*. 10: 24-29.
- Esquivel, M.J., Harvey, C.A., Finegan, B., Casanoves, F., Skarpe, C., 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45, 371–380.
- Finegan, B. 1992. El potencial del manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Trad. R Lujan. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE). Serie Técnica N° 5. 29 p.
- \_\_\_\_\_; 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends. Ecol. Evol.* 11: 119-124 p.

- \_\_\_\_\_; 1997. Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina. Pucalpa Perú. 106-119 p.
- \_\_\_\_\_; Delgado, LD. 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.
- Ferreira, Ch. 2001. Almacenamiento de carbón en bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Catie, Turrialba, Costa Rica. 98 p.
- Franklin, J; and S. J. REY. 2007. Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary. *J. Trop. Ecol.* 23: 1–12.
- Goulart; W.; Metzger J. P.; Bernacci E .L.; Martins, C.L.; Durigan G.; Simões, S. 2008. Relief influence on tree species richness in secondary forest fragments of Atlantic Forest, SE, Brazil. *Acta bot. bras.* 22(2): 589-598.
- Guariguata, M; Hazdon, R; R. L. C, j. S. Denslow, j. M; Dupuy, Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant ecol.* 132: 107–120 p.
- \_\_\_\_\_; R; R, Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest successions: changes in structural and functional characteristics. *Forest. Ecol. Manag.* (148):185-206 p.
- \_\_\_\_\_; Kattan, G. 2002. Ecología y conservación de bosques tropicales. Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional. 691 p.
- Gillespie, T; Grijalva, A & N. Farris, C. 200. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37–47,
- Griscom, H. P., E. K. V. Kalko, and P. M. S. Ashton. 2007. Frugivory by small vertebrates within a deforested, dry tropical region of Central America. *Biotropica* 39:278–282.
- \_\_\_\_\_; Griscom, B.W; Ashton, P.M.S. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restoration Ecology* 17: 117–126.
- \_\_\_\_\_; Ashton M.S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 261 (2011) 1564–1579.
- Gillespie, T.W; Grijalva, A; N. Farris, C. 200. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37–47,
- Gill, A. M. 1981. Fire adaptive traits of vascular plants. *In* H. A. Mooney, T. Bonnicksen, N. L. Christensen, J. E. Lotan, and W. A. Reiners (Eds.). *Fire regimes and ecosystem properties*, pp. 208–230. Gen. Tech. Rep. WO – U.S. Forest Service, GTR-WO-26.



- Henríquez, C; Cabalceta, G. 2012. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. Universidad de Costa Rica. 111p.
- Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A; Richardson, K. 2005. Worldclim: Global climate data. <http://www.worldclim.org>.
- Hill M. O.; Carey P. 1997: Prediction of yield in the Rothamsted park grass experiment by Ellenberg indicator values. – J. Veg. Sci. 8: 579–586.
- Hooper, E. 2008. Factors Affecting the Species Richness and Composition of Neotropical Secondary Succession: A Case Study of Abandoned Agricultural Land in Panama. 141-163 p.
- Holl, K. 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotrópica* 31 (2): 229-242 p.
- Horn, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 25-31
- Hodridge, L. 2000. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Quinta reimpresión (IICA). San José. Costa Rica.
- Hubbell, S.P. (2001). The unified natural theory of biodiversity and biogeography. Princeton University. Press, Princeton.
- ICRAF y CIAT (World Agroforestry Center & International Center for Tropical Agriculture). 2011. The Land Degradation Surveillance Framework. Field guide. 14 p.
- IMN (Instituto Meteorológico de Costa Rica). 2012. (en línea). Consultado el 22 de septiembre del 2013. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr/educacion/CLIMA%20DE%20COSTA%20RICA.html>
- ITCR (Instituto tecnológico de Costa Rica). 2008. Atlas digital de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica. Cartago, CR.
- Janzen, D. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105–116.
- Jaroslav, V. 2007. Relative importance of historical and natural factors influencing vegetation of secondary forests in abandoned villages. *Preslia* 79: 223–244
- Justiniano, M; Pariona, W; Fredericksen, T; Nash G. 2001. Ecología Y Silvicultura De especies menos conocidas. Serebó o Sombrerillo. (*Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake Caesalpiniaceae. Proyecto de manejo forestal sostenible BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia. 32 p

- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Rivard, B. *et al.* (2004) Leaf area index measurements in a tropical moist forest: a case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment* 91, 134–152.
- 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 p.
- Keeley, J. E. 1986. Resilience of Mediterranean shrub communities to fires. *In* B. Dell, A. J. Hopkins, and B. B. Lamont (Eds.). *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*, pp. 5–112. Junk, Dordrecht.
- Legendre, P; Fortin, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetation* 80 (2): 107-138 p.
- \_\_\_\_\_;Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecología* 129(2): 271-280 p.
- \_\_\_\_\_. Borcard, D; Peres-Neto, P. 2005. Analyzing beta diversity partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4): 435-450 p.
- \_\_\_\_\_; Xiangcheng, M.; Haibao, R.; Keping, M.; Mingjian, Y.; FangSun, I.; Fangliang, H. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, by the Ecological Society of America 90(3), 663-674 p
- Lafrankie, J.V; Ashton, P.S; Chuyong, G.B; Co L, Condit, R; Davies, S.J; Foster, R; Hubbell, S.P; Kenfack, D; Lagunza, DD; Losos, EC; Nor Nsm; Tan, S. Thomas, Dw; Valencia, R; Villa, G. 2006. Contrasting structure and composition of the understory in species-rich tropical rainforests. *Ecology* 87: 2298–2305 p.
- Letcher; S.G; Chazdon R.L. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica 41(5): 608–617.
- López A; Olano, J. 2006. Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en el análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15 1(1): 59-67 p.
- Lugo, A. E., and E. Helmer. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management* 190:145–161.
- Lucas R. M; M. Honza´K, I; Do Amaral; P. J. Curran. 2002. Forest regeneration on abandoned clearances in central Amazonia. *Int. J. Remote Sens.* 23: 965–988.
- MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería de Costa Rica) 2009. Manual de recomendaciones para el manejo sostenible de la ganadería Bovina de Carne en la Región Chorotega. 69 p.

- Mesquita, R; Ickes, C. G; K., Ganade, G; Williamson ,G. B. 2001 Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *J. Ecol.* 89, 528–537 p.
- Marín-Spiotta, E W. Silver, L; Ostertag, R. 2007. Long-term patterns tropical reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecol. Appl.* 17: 828–839 p.
- Matteucci, S; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de vegetación. Washington, D.C, OEA. 168 p.
- 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 p.
- Mc Cune, B; Grace, JB. 2002. Analysis of Ecological Communities. Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 300 p
- Moraes, CH; Finegan, B; Kanninen, M; Delgado, D; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Comunicación técnica Revista Forestal Centroamericana. 44-49 p.
- Myster, R.W. (2004) Post-agricultural invasion, establishment, and growth of neotropical trees. *Botanical Review* 70, 381–402 p.
- Murrieta, E; Finegan, B; Delgado, D; Villalobos, R; Campos, J. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* (51-52):57-68 p.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales) 2002. Directrices de la OIMT para la Restauración, ordenación y rehabilitación de los Bosques Tropicales secundarios y degradados. Organización Internacional de Maderas.
- Ochoa-Gaona, S. F; Hernandez-Vazquez, b. H. J; Dejong, and f. D. Gurrigarcia.2007. Perdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lancandona, Chiapas, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 81:65–80.
- Oksanen, J; Blanchet, F; Kindt, R; Legendre, P; Minchin, P; O'Hara, R; Simpson, L; Solymos, P; Stevens, H; Wagner, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*.
- Otterstrom, S.M; Schwartz, M.W. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38, 592–598.
- Pascarella, J. B; Aide, T. M; Serrano, M. I; Zimmerman J. K. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217–228
- Peña-Claros, M. (2003) Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35, 450–461

- Pyke, C; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 553-566
- 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.
- 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 p.
- Romero-Duque, L.P; Jaramillo V.J; Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253 (2007) 38–47
- Ruiz, J., Fandiño, M.C., and Chazdon, R.L. (2005) Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37, 520–530.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *J. Veg. Sci.* 3: 407– 416.
- Sánchez Merlos, D; Harvey<sup>2</sup>, C. A; Grijalva, A; Medina A; Vílchez, Sergio; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Rev. biol. trop* vol.53 n.3-4 San José.
- Sagar, R; J. S. Singh. 2004. Local plant species depletion in a tropical dry deciduous forest of northern India. *Environ. Conserv.* 31: 55–62.
- Saha, S; H. F, Howe. 2003. Species composition and fire in a dry deciduous forest. *Ecology* 84: 3118–3123.
- Saldarriaga, J.G., West, D.C., Tharp, M.L., and Uhl, C. (1988) Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76, 938–958.
- 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 p.
- Simpson, G. 2012. permute: Functions for generating restricted permutations of data. R package version 0.7-0. <http://CRAN.R-project.org/package=permute>
- Smith, J.; Sabogal, C.; De Jong W; Kaimowitz, D. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Center for international Forestry Research (CIFOR), Occasional Paper # 13. 31 p.

- Soudre, M. 2004. Factores que influyen sobre las características del suelo y la vegetación secundaria regenerada en pasturas abandonadas de Hojancha, Guanacaste, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigaciones Tropicales CATIE. 110 p.
- 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.
- Slocum, MG; Horvitz, CC. 2000 Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62
- Sheil, D. 2001. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecol.* 155: 183–199.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Uhl, C; Clark, K. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species emphasizing forest seed banks, seed longevity, and seed germination triggers. *Botanical Gazette* 144:419-425 p.
- Vilchez, S; Salgado, J. s.f. Manual para el cálculo del Índice de Valor de Importancia y sus versiones modificadas.
- Veintimilla, D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills". Centro Agronómico Tropical de Investigaciones Tropicales CATIE. 125 p.
- Van Mantgem, P; M.W, Schwartz. 2001. Monitoring fire effects formanged burns and wildfires: Coming to terms with pseudoreplication. *Nat. Areas J.* 21: 266–273
- Vieira DLM, Scariot A (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restor Ecol* 14:11–20 p.
- Wright; S. J; C Muller-Landau, H. 2006. The future of tropical forest species. *Biotrópica* 38: 287–301
- Zamora, N; Hammel, B; Grayum, M. 2004. Vegetación. *In* Hammel, B; Grayum, M; Herrera, C; Zamora, N. eds. Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. 91-216 p.
- Jiménez Q. 1993. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO, San José. 121 p.
- Ruokolainen, K; Tuomisto, H; Macía, M; Higgins, M; Yli-Halla, M. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forest congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology.* 23: 13-25

## 8. ANEXOS

### Anexo 1. Encuesta georeferenciada para propietarios de bosques secundarios en La Península de Nicoya.

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

Esta encuesta es parte de un estudio sobre bosques secundarios, llevada 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

.....  
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.

1.2 Recuerda la secuencia de actividades en el pasado, antes de abandonar bosque:

- 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) Ok. ahora:

Cómo es la topografía: plana.....ondulada.....quebrada.....otros.....

Posición del bosque en la pendiente.....  
 Qué tipo de suelo predominan: (color, textura, que piensa de su fertilidad, otros).....  
 .....  
 .....  
 Cuáles son las especies más abundantes en este tacotal.....  
 .....  
 Què especies del bosque secundario son importantes para Usted y por qué?.....  
 .....  
 .....  
 Señale en cuál de las categorías de uso se encuentra las especies utilizadas por Usted

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

Cuántas veces se incendió el bosque.....años.....  
 1.5 hablamos de los usos en este mismo lugar (si hubo ganadería/agricultura)  
 Número de cabezas de ganado en potrero.....(inicio/año).....(.final/año).....  
 Cuan cuantos animales empezó su actividad.....cuantos animales tuvo como máximo.....  
 Cuantos animales tuvo al abandonar la finca.....cuantas rotaciones por año.....  
 Usaba apartos o divisiones dentro de la finca.....cuantas divisiones.....super (aproxí)  
 .....  
 Número de veces de pastoreo en el año.....  
 Finalidad de ganado: carne.....leche.....doble.....reproducción.....otros.....  
 Frecuencia de chapias.....  
 Frecuencia de quemas.....  
 Tipos de pasto.....  
 Año de abandono.....motivos.....  
 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.....que vecinos son pioneros de este sector.....  
.....  
.....  
Cuáles de ellos tiene bosques secundarios en sus fincas.....



Anexo 2. Datos generales de ubicación de las 53 parcelas temporales de muestreo en el gradiente altitudinal de la Península de Nicoya

Propietario	Código parcela	Edad del bosque (años)	Pendiente %	Coordenadas		ALTITUD (m.s.n.m)
				Norte	Oeste	
Reserva Monte Alto	MAHO1	8	35	1107407.85	347718.79	678
Reserva Monte Alto	MAHO2	20	30	1106492.26	346052.49	828
Reserva Monte Alto	MAHO3	18	45	1106180.11	346351.64	525
Reserva Monte Alto	MAHO4	25	25	1107528.17	346474.70	525
Oswaldo Grandados	RONA5	14	35	1101312.50	353558.53	214
Alvaro Mayorga	RONA6	30	20	1101601.67	357059.30	330
Asunción Zuñiga	LIHO7	22	25	1113595.77	342746.51	486
Asunción Zuñiga	LIHO8	25	18	1114445.83	342654.85	487
Alvaro Mayorga	RONA9	18	38	1101219.37	356661.88	453
Franklin Paniagua	CAHO10	28	20	1090909.09	339063.98	131
Franklin Paniagua	CAHO11	28	10	1091455.19	339159.63	84
Eduardo Murillo	CAHO12	32	20	1092098.85	336957.34	77
Alvaro Rodríguez	VINI13	22	22	1116982.13	357574.10	154
Alvaro Rodríguez	VINI14	22	15	1116694.60	358106.82	150
Alvaro Rodríguez	VINI15	25	25	1116455.82	358622.21	125
Vidal Guerrero	CANA16	18	36	1105758.47	332905.96	185
Vidal Guerrero	CANA17	9	20	1105883.27	363545.89	171
Alexander Vega	CANA18	12	55	1105320.05	360393.32	296
Jorge Quezada	SMHO19	32	30	1099915.57	340596.44	346
Jorge Quezada	SMHO20	15	16	1099546.54	341247.44	259
Jorge Quezada	SMHO21	18	35	1098820.06	341668.75	173
Eduardo Murillo	CAHO22	32	30	1093370.72	335564.27	119
Eduardo Murillo	CAHO23	30	45	1092824.88	336152.04	86
Martin Sanchez	MONA24	27	10	1092798.51	343960.67	76
Jorge Quezada	SRNA25	5	11	1098573.37	348691.88	163
Jorge Quezada	SRNA26	20	25	1098918.54	348159.16	249
Adrian Rodriguez	PVNI27	28	30	1119439.06	351346.66	217
Adrian Rodriguez	PVNI28	15	12	1119002.91	351145.34	140
Domiciano Ramirez	CUNI29	35	32	1118286.00	338164.95	484
Domiciano Ramirez	CUNI30	24	30	1118994.54	338303.00	526
Rafael Angel Porras	PNNI31	9	30	1100183.59	327444.20	273
Milady Rivera	BAJI32	15	27	1090139.58	378635.30	360
Milady Rivera	BAJI33	18	15	1090644.50	378481.20	346
Raúl León	SRJI34	12	40	1093644.66	381785.01	200
Raúl León	SRJI35	27	32	1094204.21	381155.04	269
Rafael Rojas	SRJI36	23	20	1090466.42	379822.19	192
Bolivar Madrigal	VAPA37	16	45	1080922.01	392570.32	139
Bolivar Madrigal	VAPA38	35	25	1081102.25	393354.23	120
Claudio Quiróz	PEJI39	30	50	1100930.46	381589.30	157
Claudio Quiróz	PEJI40	8	18	1100496.37	380720.44	181
Federico Chultt	CUPA41	17	25	1083624.74	397059.85	112
Edwin Rojas	FLCO42	18	15	1073780.35	385345.13	102
Alexander Vega	CFCO43	10	25	1084373.46	372955.00	236
Alexander Vega	CFCO44	12	35	1085080.45	373557.57	345
Carlos Ying	SJNI45	28	20	1123962.12	356601.28	54
Rafael Angel Cuvero	SJNI46	23	15	1125474.48	357130.16	153
Carmen Suarez	RONA47	14	35	1098410.30	355335.75	301
Ademay Carrillo	LBNI48	15	5	1128265.10	360868.49	83
PN. Barra Honda	BHNI49	35	15	1125149.32	351441.72	370
PN. Barra Honda	BHNI50	23	35	1125296.74	350321.12	259
PN. Barra Honda	BHNI51	27	40	1124623.16	349760.41	150
Javier Herrera	SJCO52	24	5	1085631.36	366950.35	76
Javier Herrera	SJCO53	15	10	1085048.56	366903.26	70

*Anexo 3 Especies indicadoras de los tipos de bosques secundario de la Península de Nicoya, Costa Rica.*

Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value	Coespec	Tipo de bosque	VI	p-value
SCHIPA	1	0.8503	0.0050	HAMEPA	2	0.2425	0.6600	ARDIRE	3	0.2236	1.0000
ENTECY	1	0.6803	0.0050	RUPRCO	2	0.2425	0.6600	SECUSY	3	0.2236	1.0000
GMELAR	1	0.6535	0.0050	OCOTSP	2	0.2425	0.6650	LONCPH	3	0.2236	1.0000
CECRPE	1	0.6286	0.0350	NECTME	2	0.2425	0.6650	PERSSP	3	0.2236	1.0000
MICOAR	1	0.5308	0.0200	SAPIGL	2	0.2260	0.9000	THOUSE	3	0.2236	1.0000
CASAGR	1	0.5084	0.0900	HYMACO	2	0.2227	0.7200	TRICGL	3	0.2236	1.0000
ZANTAC	1	0.4449	0.0600	ARALEX	2	0.2064	0.7000	EXOME	3	0.2236	1.0000
AICHCO	1	0.4075	0.1300	LONCRU	2	0.2049	0.8800	TREMMI	3	0.2236	1.0000
MICOIM	1	0.4036	0.0750	ENTESC	2	0.2000	0.6750	BAUHUN	3	0.2236	1.0000
PSIDGU	1	0.3797	0.1800	ARRAMO	2	0.1921	0.6850	CAESEX	3	0.2236	1.0000
CEDROD	1	0.3536	0.0650	LONCAC	3	0.7746	0.0050	DYOSAC	3	0.2236	1.0000
ANDIIN	1	0.3477	0.1750	CITRAU	2	0.2425	0.6500	MACHPI	3	0.2236	1.0000
ANACEX	1	0.3421	0.3950	NECTSP 2	2	0.2425	0.6500	PTERMI	3	0.2236	1.0000
SAMASA	1	0.3129	0.4650	CUPAGU	2	0.2425	0.6600	CAPAFR	3	0.2236	1.0000
PSEUSE	1	0.3048	0.1650	HAMEPA	2	0.2425	0.6600	SCIAEX	3	0.2236	1.0000
VISMFE	1	0.2982	0.2250	RUPRCO	2	0.2425	0.6600	RANDMO	3	0.2236	1.0000
CEIBPE	1	0.2715	0.4850	OCOTSP	2	0.2425	0.6650	BAUHDI	3	0.2236	1.0000
CORDCO	1	0.2657	0.7150	NECTME	2	0.2425	0.6650	PISOAC	3	0.2236	1.0000
INGASA	1	0.2500	0.2450	SAPIGL	2	0.2260	0.9000	SENNHA	3	0.2236	1.0000
NEEAPS	1	0.2500	0.2450	HYMACO	2	0.2227	0.7200	CASECY	3	0.2236	1.0000
ANNOHO	1	0.2500	0.2750	ARALEX	2	0.2064	0.7000	ANNORE	3	0.2236	1.0000
SCHEMO	1	0.2500	0.3000	LONCRU	2	0.2049	0.8800	ATTABU	3	0.2236	1.0000
SWEIMA	1	0.2500	0.3000	ENTESC	2	0.2000	0.6750	INGAMA	3	0.2236	1.0000
LONCSA	1	0.2500	0.3150	ARRAMO	2	0.1921	0.6850	LASIFR	3	0.2236	1.0000
PSEUGU	1	0.2500	0.3200	LONCAC	3	0.7746	0.0050	LONCPA	3	0.2236	1.0000
PITHHY	1	0.2500	0.3200	COCHVI	3	0.7714	0.0050	NECTRE	3	0.2236	1.0000
NECTSP 1	1	0.2500	0.3350	LONCMI	3	0.7473	0.0050	OCOTSI	3	0.2236	1.0000
INGASP	1	0.2500	0.3350	TABEOC	3	0.6995	0.0050	PIPEHI	3	0.2236	1.0000
INGASP1	1	0.2500	0.3350	LONCCO	3	0.6928	0.0050	SIMAGL	3	0.2236	1.0000
INGASP2	1	0.2500	0.3350	EUGEHI	3	0.6705	0.0050	MACTI	3	0.2236	1.0000
TECTGR	1	0.2500	0.3350	LYSIDI	3	0.6659	0.0050	TRICHI	3	0.2236	1.0000
MYRCSL	1	0.2500	0.3500	SEMIME	3	0.6158	0.0050	LUEHCA	3	0.2236	1.0000
CORDPA	1	0.2274	0.8700	LUEHSE	3	0.5594	0.1050	LIPPCA	3	0.2236	1.0000
TRICMA	1	0.2176	0.5700	STEMDO	3	0.5477	0.0100	COMBFA	3	0.2236	1.0000
DICHMO	1	0.2010	0.7800	MACHBI	3	0.5000	0.0150	CUPARU	3	0.2236	1.0000
CROTDR	1	0.1963	0.8600	REHDTT	3	0.4472	0.0250	DILOCO	3	0.2236	1.0000
STERAP	1	0.1946	0.5150	ACACFA	3	0.4472	0.0350	SOLAHA	3	0.2236	1.0000
EUGECO	1	0.1780	0.7700	BAUHPA	3	0.4467	0.0950	OCHRPY	3	0.2236	1.0000
GUAZUL	2	0.8113	0.0050	SPONMO	3	0.4099	0.3750	ALVAAM	3	0.2236	1.0000
CORDAL	2	0.6695	0.0350	SAPRPA	3	0.3873	0.0900	LYSIDE	3	0.2236	1.0000
CALCCA	2	0.4713	0.0300	DALBRE	3	0.3873	0.1050	DIOSAC	3	0.2236	1.0000
TABERO	2	0.3873	0.2950	BROSAL	3	0.3724	0.1600	CASECY	3	0.2236	1.0000
BOMBQU	2	0.3719	0.2800	CAESER	3	0.3710	0.4550	ANNORE	3	0.2236	1.0000
ZANTCA	2	0.3640	0.1550	ASTNGR	3	0.3518	0.2450	ATTABU	3	0.2236	1.0000
GLIRSE	2	0.3430	0.2000	PSIDSA	3	0.3362	0.2950	INGAMA	3	0.2236	1.0000
CASEAR	2	0.3430	0.2550	STEMAB	3	0.3162	0.2400	LASIFR	3	0.2236	1.0000
DIPHAM	2	0.3348	0.3100	CASEST	3	0.3162	0.3050	LONCPA	3	0.2236	1.0000
BURSSI	2	0.3296	0.9850	THOUDE	3	0.3162	0.3050	NECTRE	3	0.2236	1.0000
ZANTSE	2	0.3276	0.3650	RANDAR	3	0.3162	0.3250	OCOTSI	3	0.2236	1.0000
NECTMA	2	0.3029	0.2750	HAEMBR	3	0.3162	0.3250	PIPEHI	3	0.2236	1.0000
BYRSCR	2	0.2919	0.9350	CASESP	3	0.3162	0.3350	SIMAGL	3	0.2236	1.0000
TERMOB	2	0.2726	0.4300	TABEIM	3	0.3162	0.3550	MACTI	3	0.2236	1.0000
TRICAM	2	0.2525	0.5900	GENIAM	3	0.3162	0.3550	TRICHI	3	0.2236	1.0000
DESCAR	2	0.2425	0.5150	APEITI	3	0.3162	0.3600	LUEHCA	3	0.2236	1.0000
LONCPE	2	0.2425	0.5150	MYROFR	3	0.2990	0.5400	LIPPCA	3	0.2236	1.0000
SENNPA	2	0.2425	0.5250	ALBIAD	3	0.2707	0.6650	COMBFA	3	0.2236	1.0000
MACHMI	2	0.2425	0.5950	GUETMA	3	0.2598	0.6550	CUPARU	3	0.2236	1.0000
TAPIMY	2	0.2425	0.6100	SPONPU	3	0.2401	0.6950	DILOCO	3	0.2236	1.0000
AGONMA	2	0.2425	0.6100	SWARPA	3	0.2401	0.6900	SOLAHA	3	0.2236	1.0000
BAUHGU	2	0.2425	0.6350	GODMAE	3	0.2361	0.8700	OCHRPY	3	0.2236	1.0000
SERJME	2	0.2425	0.6350	ALLORA	3	0.2236	1.0000	ALVAAM	3	0.2236	1.0000
CHRYBR	2	0.2425	0.6350	ANNOPU	3	0.2236	1.0000	LYSIDE	3	0.2236	1.0000
CITRAU	2	0.2425	0.6500	ASPIME	3	0.2236	1.0000				
NECTSP 2	2	0.2425	0.6500	RANDTH	3	0.2236	1.0000				
CUPAGU	2	0.2425	0.6600	ARDIRE	3	0.2236	1.0000				

Anexo 4. Variables bioclimáticas de los tipos de bosque secundario de la Península de Nicoya Nicoya, Costa Rica

Variables	Código	Número de parcelas	Media	D.E	Min	Max
<b>a) Bosque de <i>Schizolobium parahyba</i></b>						
Temperatura media anual (°C)	Tma	16	25.13	1.09	22.6	26.5
Rango medio Diurno (media mensual) (t° máx-t° min.)	Tmrd	16	11.29	0.2	11	11.6
Isotermalidad (Tmrd/Tra)(*100)	TI	16	7.64	0.05	7.6	7.7
Temperatura estacional (desviación estándar *100)	Te	16	75.37	3.64	68.5	80.7
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	Txcm	16	33.09	1.18	30.4	34.7
Temperatura mínima del mes más frío °C	Tnfm	16	18.4	1.01	16.1	19.7
Rango de temperatura anual (Txcm-Tnfm) (°C)	Tra	16	14.69	0.31	14.3	15.2
Temperatura media del trimestre más húmedo	Tmht	16	24.71	1.04	22.3	26
Temperatura media del mes más seco °C	Tmst	16	25.27	1.1	22.7	26.6
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	Tmct	16	26.22	1.13	23.6	27.7
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	Tmft	16	24.25	1.05	21.8	25.6
Precipitación anual (mm)	Pa	16	2181.1	164.11	1887	2458
Precipitación del mes más húmedo (mm)	Phm	16	416.69	28.06	374	465
Precipitación del mes más seco (mm)	Psm	16	3.81	0.98	2	6
Precipitación estacional (coeficiente de variación)	Pe	16	84.56	1.09	82	86
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	Pht	16	1111.8	79.32	974	1245
Precipitación del trimestre más seco (mm)	Pst	16	18.94	3.96	13	29
Precipitación del trimestre más cálido	Pct	16	347	27.84	291	398
Precipitación del trimestre más frío (mm)	Pft	16	573.69	51.25	482	654
	ALTITUD	16	281.38	165.49	70	678
<b>b) Bosque de <i>Guazuma ulmifolia</i> y <i>Cordia alliodora</i></b>						
Temperatura media anual (°C)	Tma	17	25.66	0.74	23.9	26.6
Rango medio Diurno (media mensual) (t° máx-t° min.)	Tmrd	17	11.24	0.23	10.9	11.6
Isotermalidad (Tmrd/Tra)(*100)	TI	17	7.61	0.03	7.6	7.7
Temperatura estacional (desviación estándar *100)	Te	17	77.51	2.18	73.4	82.5
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	Txcm	17	33.61	0.74	31.8	34.6
Temperatura mínima del mes más frío °C	Tnfm	17	18.96	0.75	17.2	20
Rango de temperatura anual (Txcm-Tnfm) (°C)	Tra	17	14.64	0.29	14.2	15.1
Temperatura media del trimestre más húmedo	Tmht	17	25.22	0.72	23.5	26.1
Temperatura media del mes más seco °C	Tmst	17	25.8	0.77	23.9	26.7
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	Tmct	17	26.81	0.76	25	27.7
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	Tmft	17	24.76	0.74	23	25.6
Precipitación anual (mm)	Pa	17	2066.4	130.84	1710	2294
Precipitación del mes más húmedo (mm)	Phm	17	399.41	21.11	343	432
Precipitación del mes más seco (mm)	Psm	17	3.12	0.86	2	5
Precipitación estacional (coeficiente de variación)	Pe	17	84.59	1.12	82	87
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	Pht	17	1062.4	59.56	903	1148
Precipitación del trimestre más seco (mm)	Pst	17	16.82	3.94	11	25
Precipitación del trimestre más cálido	Pct	17	328.47	23.11	260	358
Precipitación del trimestre más frío (mm)	Pft	17	537.53	40.2	433	619
	ALTITUD	17	210.41	122.68	76	525
<b>c) Bosque <i>Lonchocarpus acuminatus</i> y <i>Cochlospermum vitifolium</i></b>						
Temperatura media anual (°C)	Tma	20	25.34	1.06	23	26.5
Rango medio Diurno (media mensual) (t° máx-t° min.)	Tmrd	20	11.29	0.19	10.9	11.6
Isotermalidad (Tmrd/Tra)(*100)	TI	20	7.61	0.02	7.6	7.7
Temperatura estacional (desviación estándar *100)	Te	20	76.33	3.22	68.5	82.4
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	Txcm	20	33.37	1.11	30.8	34.5
Temperatura mínima del mes más frío °C	Tnfm	20	18.63	1.04	16.4	20
Rango de temperatura anual (Txcm-Tnfm) (°C)	Tra	20	14.74	0.25	14.3	15.2
Temperatura media del trimestre más húmedo	Tmht	20	24.93	1.02	22.7	26
Temperatura media del mes más seco °C	Tmst	20	25.48	1.09	23.1	26.8
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	Tmct	20	26.46	1.09	24.1	27.7
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	Tmft	20	24.45	1.02	22.3	25.6
Precipitación anual (mm)	Pa	20	2041.8	76.92	1874	2247
Precipitación del mes más húmedo (mm)	Phm	20	403.15	11.58	373	421
Precipitación del mes más seco (mm)	Psm	20	3.25	0.91	1	5
Precipitación estacional (coeficiente de variación)	Pe	20	85.65	2.08	82	89
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	Pht	20	1055.8	30.92	961	1122
Precipitación del trimestre más seco (mm)	Pst	20	19.4	3.05	14	25
Precipitación del trimestre más cálido	Pct	20	330.75	11.88	314	350
Precipitación del trimestre más frío (mm)	Pft	20	534.15	26.33	482	608
	ALTITUD	20	260.3	202.59	54	828

Anexo 5. Matrices de correlación con los coeficientes de Pearson y de Spearman

Anexo 5 a). Matriz de correlación con los coeficientes de entre las variables, clima y elevación de las parcelas muestreadas

	Altitud	Tma	Tmrd	TI	Te	Txcm	Tnfm	Tra	Tmht	Tmst	Tmct	Tmft	Pa	Phm	Psm	Pe	Pht	Pst	Pct	Pft
Altitud	1,00																			
Tma	-0,93	1,00																		
Tmrd	-0,23	0,19	1,00																	
TI	0,32	-0,29	-0,13	1,00																
Te	-0,78	0,78	0,46	-0,53	1,00															
Txcm	-0,93	0,99	0,34	-0,33	0,82	1,00														
Tnfm	-0,91	0,99	0,08	-0,26	0,72	0,96	1,00													
Tra	-0,29	0,24	0,97	-0,3	0,55	0,4	0,13	1,00												
Tmht	-0,92	1,00	0,2	-0,28	0,77	0,99	0,99	0,25	1,00											
Tmst	-0,93	1,00	0,17	-0,28	0,77	0,98	0,99	0,23	1,00	1,00										
Tmct	-0,93	1,00	0,2	-0,3	0,79	0,99	0,99	0,26	1,00	1,00	1,00									
Tmft	-0,92	1,00	0,17	-0,27	0,75	0,98	0,99	0,23	1,00	1,00	1,00	1,00								
Pa	0,11	-0,17	-0,09	0,27	-0,2	-0,19	-0,16	-0,13	-0,18	-0,14	-0,18	-0,17	1,00							
Phm	0,42	-0,51	-0,27	0,29	-0,53	-0,53	-0,48	-0,31	-0,51	-0,49	-0,51	-0,5	0,87	1,00						
Psm	0,62	-0,67	-0,05	0,11	-0,42	-0,65	-0,69	-0,05	-0,67	-0,66	-0,67	-0,68	0,57	0,65	1,00					
Pe	0,56	-0,61	0,07	-0,05	-0,44	-0,56	-0,63	0,06	-0,6	-0,63	-0,61	-0,62	-0,45	-0,04	0,09	1,00				
Pht	0,24	-0,31	-0,15	0,29	-0,35	-0,33	-0,29	-0,19	-0,31	-0,29	-0,32	-0,3	0,97	0,95	0,6	-0,28	1,00			
Pst	0,38	-0,43	0,33	-0,06	-0,21	-0,34	-0,47	0,35	-0,42	-0,43	-0,41	-0,43	0,09	0,22	0,55	0,19	0,13	1,00		
Pct	0,04	-0,13	0,06	0,19	-0,14	-0,11	-0,13	0,04	-0,13	-0,1	-0,13	-0,12	0,9	0,84	0,49	-0,35	0,89	0,35	1,00	
Pft	0,19	-0,24	-0,22	0,26	-0,27	-0,28	-0,23	-0,24	-0,25	-0,22	-0,25	-0,24	0,98	0,9	0,64	-0,4	0,95	0,1	0,86	1,00

Anexo 5 b) Matriz de correlación con los coeficientes de Spearman entre las variables, suelo y elevación de las parcelas muestreadas

	ALTITUD	UBP	P	PS	ARENA %	LIMO %	ARCILLA %	SMA	SGR	SRO
ALTITUD	1.00	0.04	0.00	0.66	0.62	0.51	0.34	0.16	0.59	0.18
UBP	0.29	1.00	0.00	0.00	0.39	0.97	0.23	0.35	0.59	0.07
P	0.39	0.40	1.00	0.02	0.59	0.21	0.97	0.20	0.57	0.03
PS	0.06	-0.52	-0.33	1.00	0.14	0.03	0.31	0.77	0.74	0.16
ARENA	0.07	0.12	-0.08	-0.21	1.00	0.00	0.00	0.16	0.26	0.31
LIMO	0.09	0.00	0.18	0.29	-0.62	1.00	0.03	0.79	0.61	0.68
ARCILLA	-0.13	-0.17	0.01	0.14	-0.90	0.29	1.00	0.12	0.20	0.59
SMA	0.20	0.13	0.18	-0.04	0.20	-0.04	-0.21	1.00	0.00	0.00
SGR	-0.08	0.08	0.08	-0.05	-0.16	0.07	0.18	-0.69	1.00	0.25
SRO	-0.19	-0.25	-0.30	0.20	-0.14	0.06	0.08	-0.54	-0.16	1.00

Anexo 6. Análisis RDA (análisis de redundancia), Forward Selección y pruebas simples de Mantel, para determinar la relación de la composición y los factores antropogénicos.

Anexo 6. a) Hipótesis Marginales análisis de Redundancia (RDA)

S.V	Df	Var	F	N.Perm	Pr(>F)
C0.1._period.Agr.anos	1	0.01	0.95	99	0.51
C0.1._period.Gan.anos	0	0	0	0	0
C0.1._Metodo.de.desmonte	0	0	0	0	0
C0.1._Topografía	1	0.01	1.19	99	0.35
C0.1._Tipo.de.suelo	1	0.02	1.43	299	0.0933
C0.1._Período de incendios	1	0.04	3.6	199	0.002
C0.1._Carga.animal	1	0.02	2.28	199	0.04
C0.1._Periodo.de.pastoreo	1	0.01	1.17	99	0.25
C0.1._Finalidad.del.Ganado.	1	0.01	1.1	99	0.33
C0.1._Tipo.de.pasto	1	0.02	1.47	499	0.068
Residual	43	0.52			

Anexo 6. b) Selected variables and associated statistics, análisis Forward Selección

variables	order	R2	R2Cum	AdjR2Cum	F	pval
C0.1._Período de incendios	6	0.07	0.07	0.05	3.73	1.00E-03
C0.1._Carga.animal	7	0.02	0.09	0.05	1.12	0.04

Pruebas simples de mantel

Anexo 6. c) Coeficientes de correlación lineal entre matrices

	1	2	3
1	1		
2		0.23	0.02
3		0.18	0.01

p- Valores para los coeficientes de correlación lineal entre matrices

	1	2	3
1	*****		
2	<0.0001	*****	
3	<0.004	0.331	*****