

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

TESIS PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIATURA EN INGENIERÍA
FORESTAL

ANÁLISIS DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUES
TROPICALES DEL CORREDOR BIOLÓGICO OSA,
COSTA RICA

LUPITA VARGAS FONSECA

CARTAGO, COSTA RICA

2012

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

TESIS PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIATURA EN INGENIERÍA
FORESTAL

ANÁLISIS DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUES
TROPICALES DEL CORREDOR BIOLÓGICO OSA,
COSTA RICA

LUPITA VARGAS FONSECA

CARTAGO, COSTA RICA

2012

ANÁLISIS DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUES TROPICALES DEL CORREDOR BIOLÓGICO OSA, COSTA RICA

Lupita Vargas Fonseca¹

Resumen

Los bosques constituyen un sistema dinámico, una amplia matriz de especies de diferentes edades, conformados por árboles adultos, brinzales y plántulas, en donde, la conservación de la biodiversidad depende del equilibrio de estos ecosistemas. El presente trabajo refuerza el conocimiento de la dinámica, composición florística, diversidad y estado de conservación de las especies vegetales presentes en bosques secundarios y primarios del Corredor Biológico Osa. En 20 parcelas permanentes de 0,5 ha (50 m × 100 m), ubicadas en Mogos, Bahía chal, Río Piro y Matapalo, distribuidas a través de la cronosecuencia (edad de 5 a 15 años y mayor a 30 años con cinco réplicas, 15 a 30 años con cuatro repeticiones y el bosque primario (testigo) con 6 repeticiones). Se muestrearon todos los individuos con diámetro (d) ≥ 5 cm, los cuales fueron identificados botánicamente, se determinó el d , altura total, grupo ecológico y grupo de valor comercial. Se encontró diferencias estadísticas en composición florística, diversidad, estructura horizontal y vertical por estadio de sucesión, donde los bosques secundarios al incrementar su edad tienden a semejar la diversidad y composición de los bosques primarios. La mayoría de especies endémicas y con algún grado de amenaza se presentan en el bosque primario; no obstante, en los bosques secundarios se mostró un incremento de estas al aumentar su edad.

Palabras clave: Bosque secundario, Composición florística, Especies endémicas, Estructura horizontal, Estructura vertical, Especies amenazadas, Sucesión de bosque.

¹ Vargas, L. 2012. Análisis de una cronosecuencia de Bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 94p.

ANALYSIS OF A TROPICAL FOREST CHRONOSEQUENCE IN THE CORREDOR BIOLÓGICO OSA, COSTA RICA

Abstract

Forests are a dynamic system, a wide array of species of different ages, comprised of mature trees, saplings and seedlings, where, the conservation of biodiversity depends on the balance of these ecosystems. This study reinforces the understanding of the dynamic, floristic composition, diversity and conservation status of plant species in secondary and mature forests in the Corredor Biológico Osa. In 20 permanent plots of 0.5 ha (50 m × 100 m), located in Los Mogos, Bahía Chal, Piro and Matapalo, distributed across the chronosequence (five replicates, in successional stages of 5 to 15 and more than 30 year-old, 15 to 30 year-old with four replications and mature forest (control) with 6 replicates). All individuals with diameter (d) \geq 5 cm were botanically identified, their d , total height, ecological and commercial group were determined. Statistical differences in composition floristic, diversity, horizontal and vertical structure by successional stage were found, where secondary forests to increase their age-old tend to resemble the diversity and composition of mature forests. Most endemic tree species and those under some endangered status are present in the mature forest; however, in the secondary forest these showed an increase with the advancement of the successional stage.

Keywords: Secondary forest, Floristic composition, Species endemic, Horizontal structure, Vertical structure, Species endangered status, Forest succession.

Acreditación

Esta tesis fue aceptada por el Tribunal Evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y aprobada por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

ANÁLISIS DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUES TROPICALES DEL CORREDOR BIOLÓGICO OSA, COSTA RICA

Miembros del Tribunal Evaluador

Edgar Ortiz Malavasi, PhD.
Director de Tesis

Ruperto Quesada Monge, PhD.
Director de la Escuela de Ingeniería Forestal

Cynthia Salas Garita, MSc.
Escuela de Ingeniería Forestal

Ing. Lupita Vargas Fonseca
Estudiante

Dedicatoria

A mis sobrinos, Moni, Ale, Ken, Kendital, Sama y Pablito por su amor, apoyo y sobretodo por tenerme tanta paciencia.

Agradecimientos

A Dios por su inmenso amor.

A mi esposo Ernesto por su amor, apoyo y aliento.

A mis padres, mis hermanas y especialmente a mis sobrinos por ser la fuente de mi
inspiración.

A Edgar Ortiz y Braulio Vílchez, por su confianza, apoyo y guía en todo momento.

A Ruperto Quesada y Cynthia Salas, por su apoyo, amistad y buenos consejos.

A todas las personas que colaboraron, técnicamente, en el proyecto: Marco Ortega,
Manuel Morales, Maureen Arguedas, Luis Acosta y Marvin López.

A mis amigos, compañeros, profesores y funcionarios de la EIFO, por sus buenos
deseos.

Índice general

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
Acreditación	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos	v
Índice general.....	vi
Índice de cuadros.....	viii
Índice de figuras.....	ix
Índice de anexos	xi
Introducción.....	1
Objetivos	3
Objetivo general.....	3
Objetivos específicos	3
Revisión de literatura	4
Bosques tropicales.....	4
Bosques Secundarios	5
Composición florística.....	6
Estructura horizontal	8
Índice de Valor de Importancia	9
Estructura vertical	12
Grupos ecológicos	13
Heliófitas efímeras.....	13
Heliófitas durables	13
Esciófitas	14
Estado de conservación de las especies forestales	14
Metodología	16
Área de estudio.....	16
Diseño de muestreo	19

Información de los datos recolectados.....	20
Análisis de los datos	20
Composición florística y diversidad	20
Familias dominantes.....	20
Diversidad e intensidad de mezcla de los tipos de bosque	21
Similitud florística entre las unidades de bosque	23
Estructura horizontal.....	23
Grupos ecológicos y comerciales por estadio de sucesión de bosque.....	24
Estructura vertical.....	25
Productividad Potencial de los estadios de sucesión	25
Estado de conservación de las especies.....	26
Resultados y Discusión.....	27
Composición florística y diversidad.....	27
Análisis de familias de mayor importancia ecológica (FIV) por estadio de sucesión	27
Diversidad y coeficiente de mezcla	31
Composición florística de las unidades de bosque.....	34
Estructura Horizontal	40
Análisis del número de árboles, área basal y riqueza según estadio de sucesión	40
Grupos ecológicos y grupos comerciales por estadio de sucesión.....	45
Estructura Vertical.....	53
Productividad potencial de los estadios de sucesión	57
Estado de conservación de los bosques.....	60
Conclusiones.....	68
Recomendaciones	70
Bibliografía	71
Anexos	85

Índice de cuadros

Cuadro 1. Ubicación de las veinte PPM en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2011.....	18
Cuadro 2. Prueba de Tukey de los índices de diversidad de inverso de Simpson (1-D), Shannon- Wiener (H), Alpha Fisher y Coeficiente de Mezcla (CM) riqueza para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2011.	31
Cuadro 3. Prueba de Tukey para el número de individuos, área basal y riqueza para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2011.	40
Cuadro 4. Prueba de Tukey para la altura máxima promedio (Ht max), y pisos de altura para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica, 2011.....	54
Cuadro 5. Posible número de árboles* sobresalientes (N/ha) y área basal (m ² /ha) con pruebas de Tukey para cuatro estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	57
Cuadro 6. Posible número de árboles* sobresalientes (N/ha) y área basal (m ² /ha) por grupo ecológico para cuatro estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.....	58
Cuadro 7. Estado de conservación de especies según Decreto 25700, CITES (2008), IUCN (2008), Estrada et al. (2005) y endémicas (Aguilar y Cornejo, 2010; GRUAS II, 2007) por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.....	63

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de medición en el sector de Los Mogos y Bahía Chal, Península de Osa, Costa Rica.	18
Figura 2. Ubicación de las parcelas permanentes de medición en el sector de Río Piro y Matapalo, Península de Osa, Costa Rica.	18
Figura 3. Análisis de Conglomerados para los diferentes estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa a partir de las 10 familias con mayor %FIV.	28
Figura 4. Análisis de Conglomerados para las 10 familias con mayor %FIV según estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	30
Figura 5. Análisis de correspondencia según composición florística de bosques secundarios de 5 a 15 años (7,12,14,17,20), 15 a 30 años (1,5,9,18), mayor a 30 años (4,6,11,15,16) y primarios (2,3,8,10,13,19) del Corredor Biológico Osa, 2011.	35
Figura 6. Distribución diamétrica del número de individuos promedio para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	42
Figura 7. Distribución diamétrica del número de especies promedio en 0,5 ha para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	43
Figura 8. Distribución diamétrica del área basal promedio para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	45
Figura 9. Número de especies promedio (0,5 ha) desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo ecológico para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	46
Figura 10. Área basal promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo ecológico para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	47
Figura 11. Número de especies promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo comercial para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	49

Figura 12. Área basal promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo comercial para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.....	51
Figura 13. Altura máxima promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas tukey por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	53
Figura 14. Número de individuos (N/ha) por piso de altura (m), desviaciones estándar por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.	55
Figura 15. Número de especies (0.05 ha) por piso de altura (m), desviaciones estándar por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.....	56

Índice de anexos

Anexo 1. Matriz de porcentajes de similitud florística de “Horn” para las veinte unidades de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	85
Anexo 2. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque primario (10,13, 11, 19) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	86
Anexo 3. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque primario-secundario (2, 3, 8, 15, 16) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	89
Anexo 4. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundarios (4, 5 y 6) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	90
Anexo 5. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundario (7 y 9) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	90
Anexo 6. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundario (12 y 14) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	91
Anexo 7. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundario (17, 18 y 20) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	91
Anexo 8. Número de árboles por hectárea de las unidades de muestreo ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	92
Anexo 9. Área basal por hectárea de las unidades de muestreo ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	93
Anexo 10. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del número de especies (en 0,5 ha) por grupo ecológico y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	93
Anexo 11. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del área basal (ha) por grupo ecológico y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	94
Anexo 12. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del número de especies (en 0,5 ha) por grupo comercial y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	94

Anexo 13. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del área basal (ha) por grupo comercial y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.....	94
--	----

Introducción

Costa Rica posee una gran concentración de diversidad ecológica, 2 315 400 ha (45,4 %) del territorio nacional están cubiertas de bosque, de las cuales 31,1% se encuentran en protección absoluta (bajo modalidad de Áreas Silvestres Protegidas), 586 967 ha (25,4 %) son bosques secundarios y 1 008 758 ha pertenecen a otras coberturas (MINAE-SINAC 2007). Por el alto porcentaje de cobertura que ocupan los bosques secundarios en el país y por su aporte al desarrollo del sector forestal, es importante prestar especial atención en el proceso de su recuperación en las diferentes etapas sucesionales.

Desde hace dos décadas Costa Rica recupera cobertura mediante la regeneración secundaria del bosque. Esta recuperación es producto de una combinación de factores entre los que destacan la disminución de los mercados internacionales de carne y el impacto positivo de los PSA (Baltodano 2009). Aunque, tal como lo señalan estudios de cobertura realizados por Calvo et al. (2007), las áreas de bosque secundario rescatadas, son generalmente muy vulnerables al cambio de uso, por tal efecto, se requiere de una estrategia coherente con políticas adecuadas a nivel de país, que garantice, su consolidación para mejorar la conectividad del paisaje, la calidad de hábitat y la producción de servicios ambientales, así como, la recuperación y conservación de especies amenazadas.

Sin embargo, el creciente aumento en la atención que han recibido los bosques secundarios se debe principalmente a las implicaciones de la deforestación que han provocado disminuciones considerables de los bosques primarios (Brown y Lugo 1994). Otros estudios mencionan que estas disminuciones inducidas tanto por diversos eventos naturales como causados por el hombre (agricultura, ganadería y tala ilegal, entre otros), generan deterioro del suelo, alteración del balance hídrico,

extinción de especies, y a nivel global altera el balance de agua atmosférica; afectando los patrones climáticos y contribuyendo al calentamiento global (Houghton 1991; Whitmore y Sayer 1992; Whitmore 1997).

Diversos estudios destacan que los bosques secundarios son unidades que brindan diferentes servicios ambientales a la sociedad: protección de la biodiversidad, regulación de gases con efecto invernadero, alta tasa de fijación de carbono, servicio ambiental hídrico, conservación de suelos y belleza escénica (Barrantes 2000; Ortiz et al. 1998). Se afirma que los bosques secundarios proveen muchas de las funciones de los bosques naturales intervenidos y no intervenidos, además determinan similitudes y diferencias estructurales y de biodiversidad para flora y fauna (Guariguata et al. 1997; Denslow 2000; Moraes et al. 2001). Dada su importancia y la realidad de los bosques primarios en el país, se debe reforzar el conocimiento acerca del bosque secundario, en lo que respecta, a su dinámica, composición florística y diversidad (Budowski 2000).

La Península de Osa posee el único remanente de bosque húmedo de la costa pacífica de Centroamérica, que se complementa con otros ambientes como bosques secundarios, anegados, manglares, ríos y lagunas. De esta forma, Osa se encuentra inmersa en una matriz de diferentes usos del suelo, su importancia es tal, que el área ha jugado un papel importante en el intercambio y establecimiento de especies, lo que ha generado la creación de políticas de conservación de biodiversidad y ordenación forestal (Barrantes 2000; Moreno 2001; FAO 2009).

La presente investigación tratará, a partir del análisis de información proveniente de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, reforzar el conocimiento de la dinámica, composición florística, diversidad y estado de conservación de las especies vegetales presentes en bosques secundarios y primarios para esta zona.

Objetivos

Objetivo general

Reforzar el conocimiento de la dinámica, composición florística, diversidad y estado de conservación de las especies vegetales presentes en bosques secundarios y primarios del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Objetivos específicos

Analizar la composición florística, estructura horizontal y vertical de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Analizar el potencial productivo de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Determinar el estado de conservación de las especies de árboles de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Revisión de literatura

Bosques tropicales

Los bosques tropicales constituyen un sistema dinámico, son un verdadero mosaico de parches, unos más jóvenes, otros más viejos pero todos consecuencia de perturbaciones naturales, ocurridas en tiempos distintos; y al interior de cada parche, los árboles adultos, los brinzales y las plántulas compiten ferozmente por los recursos disponibles (Asquith 2002). En nuestro país, estos cubren la mayor proporción del territorio, está compuesto por árboles densos y altos, aunque puede existir variabilidad de estas características en cuanto al sitio, principalmente por las condiciones ambientales predominantes (precipitación, temperatura, suelos, entre otros) (Ramírez 2000).

Whitmore (1997) citado por Meli (2003) menciona que los bosques tropicales son los más antiguos, diversos y ecológicamente complejos. Sostienen probablemente más de la mitad de todas las formas de vida del planeta y brindan servicios ambientales como la captación de agua, el mantenimiento del suelo, la fijación de CO₂; además de contener innumerables especies con valor real o potencial.

La importancia de las especies que componen un ecosistema tan complejo como el bosque, radica en que todas cumplen una función ecológica como fuente de alimento y refugio para otras especies. Su riqueza y alta diversidad han sido un tema de estudio por muchos años por científicos y especialistas, en su análisis se ha considerado la constante perturbación como un punto de partida para la reconstrucción de la diversidad, pero es evidente, que el grado de alteración incide en el patrón de regeneración de un bosque; por eso, las alteraciones leves que tienen lugar en los bosques tropicales no deben ser siempre vistas como un simple

punto de partida de un proceso de reconstrucción de diversidad, deben ser vistas como parte integral de un proceso dinámico que opera a largo plazo (Asquith 2002).

Bosques Secundarios

En Costa Rica, hasta el 2002, se estimaba que los bosques secundarios cubrían un total aproximado de 500 000 hectáreas, distribuidas principalmente en tres zonas de vida: bosque húmedo tropical, bosque seco tropical y bosque premontano, siendo esta superficie mayor a la de los bosques comerciales primarios y constituyéndose en el recurso forestal más abundante del país (Castillo 2002).

Varios autores han intentado definir conceptos de “bosques secundarios” que se manejan pero los intentos de definición solamente coinciden en que los bosques secundarios, después de la intervención, se desarrollan en buena medida sin ser influenciados por el hombre (Emrich et al. 2000).

Se presentan diferentes definiciones de bosque secundario:

Un bosque secundario es el resultado de la explotación continua del bosque por parte del hombre, en actividades como la agricultura migratoria, el pastoreo y el uso de leñas (Castillo 2002).

Finegan (1997) lo define como una vegetación leñosa que se desarrolla en terrenos abandonados, después de que el bosque original ha sido destruido por la actividad humana. Por su parte Sánchez (1990) citado por Quirós (1999), mencionó que la sucesión secundaria está representada por aquella vegetación que se produce después de la eliminación natural o humana de la masa arbórea original.

Valerio y Salas (1997), lo definieron como el producto de una sucesión secundaria, esto es, que se origina sobre un suelo que fue desarrollado previamente, por ejemplo donde antes hubo un bosque primario que fue eliminado por acción del hombre.

Lamprecht (1990), afirma que la sucesión secundaria es un proceso ecológico continuo que conlleva a un cambio en la vegetación, fauna, suelo y microclima en un área a través del tiempo, provocado por el hombre o por agentes naturales e incluye todos los estadios de sucesión, desde el bosque inicial, que se forma en una superficie abierta natural o antropogénica, hasta su fin, incluyendo el estadio de bosque clímax.

Composición florística

El estudio de la composición florística está determinado por factores ambientales, tanto por la posición geográfica, clima, suelos y topografía, así como por la dinámica del bosque y la ecología de sus especies (Louman et al. 2001).

Los bosques tropicales ofrecen una amplia gama de diversidad y riqueza de especies, la conservación de la biodiversidad dependen del equilibrio de sus ecosistemas; si sus condiciones naturales son alteradas, éstas podrían no adaptarse a los nuevos microclimas que se formarían al cambiar las condiciones de luminosidad, humedad, aireación, competencia y otros factores que harían que el bosque cambiara de manera drástica (no natural) la fase de desarrollo en el que se encuentra (Quirós 2002). Por lo tanto, la alteración de los bosques primarios tanto por factores naturales como por intervenciones causadas por el hombre en diferentes actividades, ha dado como resultado la regeneración de los bosques secundarios, provocando que la investigación se concentre en la exploración de la restauración a

través de la identificación de los factores que limitan la regeneración para acelerar la sucesión secundaria (Meli 2003).

La dinámica del bosque secundario ofrece un gran potencial de investigación: su estructura y densidad varía con la edad, dependiendo de las especies que la constituyan, diversos estudios han demostrado el valor de los bosques secundarios en cuanto a la protección y conservación de la biodiversidad vegetal. Fedlmeier (1996) citado por Berti (2001) analiza este aspecto a través de mediciones de biodiversidad con el índice de Shannon, y señala que los bosques secundarios jóvenes de la región Norte de Costa Rica presentan índices de 63 a 68% de la diversidad de un bosque primario, mientras que bosques secundarios de 17 a 18 años muestran valores de hasta 72 a 87% de la diversidad de un bosque primario.

Guariguata et al. (1997) caracterizaron la estructura de tres bosques secundarios en los bosques tropicales húmedos de bajura en Costa Rica. Luego de comparar esos resultados con tres bosques primarios ubicados en la misma zona, concluyeron que las características estructurales de los bosques secundarios húmedos pueden rápidamente acercarse a aquellas propias de los bosques primarios.

Morales (2010) reporta en un estudio realizado en la Península de Osa que la composición florística difiere entre bosques primarios y secundarios, e indica que los bosques secundarios jóvenes (5 a 30 años) no registran suficientes árboles con características sobresalientes y deseables para asegurar un aprovechamiento forestal sostenible pero los bosques con edades mayores a 30 años y primarios sí aseguran su productividad.

En otros estudios Guariguata et al. (2002) afirman que la composición florística de especies del dosel y otros estratos del bosque secundario presentan una menor diversidad de especies en comparación con bosques primarios. De igual forma

Baltodano (2009) menciona que la calidad referida en términos de la biodiversidad del bosque secundario es muy inferior a la de los bosques originales. COECOCEIBA (2003) citado por Baltodano (2009) menciona que sin un proceso complementario de enriquecimiento, los bosques secundarios aún en las mejores condiciones pueden permanecer relativamente pobres en especies por décadas, y varias de las especies forestales catalogadas en peligro de extinción tienen dificultad en regenerarse en las primeras etapas de sucesión del bosque.

Estructura horizontal

Los estudios estructurales de los bosques constituyen la principal herramienta para el entendimiento de su dinámica, pues permite, entre otras cosas hacer inferencia sobre el origen, características ecológicas, dinámicas y tendencias futuras de una comunidad vegetal (Lamprecht 1990). Manzanero (1999), considera que el estudio estructural horizontal del bosque se basa en el análisis de la frecuencia, dominancia y abundancia.

Generalmente se ha utilizado el término estructura para describir varias características de agregados de árboles. White (1953) y Finol (1970) citado por González (1990) han utilizado este término para caracterizar las distribuciones diamétricas de las diferentes clases de tamaño.

Valerio y Salas (1997) definen estructura horizontal como el arreglo espacial de los árboles, con una distribución aleatoria que sigue modelos complejos que lo hacen ver como tal. Por otra parte Melo y Vargas (2003) afirman que es una herramienta que permite evaluar el comportamiento de los árboles individuales y de las especies en la superficie del bosque, evaluándose a través de índices que expresan la ocurrencia de las especies, lo mismo que su importancia ecológica dentro del ecosistema.

Hernández (1999) cita que el estudio de la estructura horizontal analiza diferentes aspectos que ayudan a obtener una mejor comprensión del bosque como lo son la riqueza y diversidad florística, distribución diamétrica y área basal.

Índice de Valor de Importancia

La estructura horizontal puede evaluarse a través de índices que expresan la ocurrencia de las especies, lo mismo que su importancia ecológica dentro del ecosistema, es el caso de las abundancias, frecuencias y dominancias, cuya suma relativa genera el Índice de Valor de Importancia (I.V.I.).

Este índice detecta con alta sensibilidad la adaptabilidad de las especies a un tipo de bosque, de forma que se pueden apreciar qué especies son típicas o representativas de un determinado bosque y otras que tienen un notorio gradiente de importancia entre tipos de bosque (Manzanero 1999).

Abundancia: Hace referencia al número de individuos por hectárea y por especie en relación con el número total de individuos. Se distingue la abundancia absoluta (número de individuos por especie) y la abundancia relativa (proporción de los individuos de cada especie en el total de los individuos del ecosistema). (Lamprecht 1990).

Abundancia absoluta (Aba) = número de individuos por especie con respecto al número total de individuos encontrados en el área de estudio (ni)

Abundancia relativa (Ab%):

$$Ab\% = \left(\frac{n_i}{N}\right) \times 100$$

Donde:

n_i = Número de individuos de la i ésima especie

N = Número de individuos totales en la muestra

Frecuencia: Permite determinar el número de parcelas en que aparece una determinada especie, en relación al total de parcelas inventariadas, o existencia o ausencia de una determinada especie en una parcela. La abundancia absoluta se expresa como un porcentaje (100% = existencia de la especie en todas las parcelas), la frecuencia relativa de una especie se determina como su porcentaje en la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies.

Frecuencia absoluta (Fra) = Porcentaje de parcelas en las que aparece una especie, 100% = existencia de la especie en todas las parcelas.

$$FrA = \left(\frac{F_i}{F_t}\right) \times 100$$

Frecuencia relativa (Fr%):

$$Fr\% = \left(\frac{FrA_{ni}}{FrA_t}\right) \times 100$$

Donde:

F_i = Frecuencia absoluta de la i ésima especie

F_t = Total de las frecuencias en el muestreo

Dominancia: Se relaciona con el grado de cobertura de las especies como manifestación del espacio ocupado por ellas y se determina como la suma de las proyecciones horizontales de las copas de los árboles en el suelo. Debido a que la estructura vertical de los bosques naturales tropicales es bastante compleja, la determinación de las proyecciones de las copas de los árboles resulta difícil y a veces imposible de realizar; por esta razón se utiliza las áreas basales, debido a que existe una correlación lineal alta entre el diámetro de la copa y el fuste (Lamprecht 1990).

Bajo este esquema la dominancia absoluta es la sumatoria de las áreas basales de los individuos de una especie sobre el área especificada y expresada en metros cuadrados y la dominancia relativa es la relación expresada en porcentaje entre la dominancia absoluta de una especie cualquiera y el total de las dominancias absolutas de las especies consideradas en el área inventariada.

Dominancia absoluta (D_a):

$$D_a = \left(\frac{G_i}{G_t} \right) \times 100$$

Donde:

G_i = Área basal en m^2 para la i ésima especie

G_t = Área basal en m^2 de todas las especies

Dominancia relativa ($D\%$):

$$D\% = \left(\frac{D_{aS}}{D_{aT}} \right) \times 100$$

Donde:

D_{aS} = Dominancia absoluta de una especie

D_{aT} = Dominancia absoluta de todas las especies

Estructura vertical

La estructura vertical es la distribución de los organismos a lo alto del perfil de los bosques (Valerio y Salas 1997). Esta estructura responde a las características de las especies que la componen y a las condiciones micro ambientales presentes en las diversas alturas del perfil, las cuales permiten que especies con diferentes requerimientos de energía se ubiquen en los niveles que mejor satisfagan sus necesidades (Louman et al. 2001).

Lamprecht (1990) propone un perfil idealizado como una alternativa para describir una comunidad boscosa de tal forma que muestre una relación de forma y tamaño, en un espacio bidimensional sobre la comunidad real. En forma cuantitativa, los bosques tropicales han sido estudiados utilizando indicadores como la altura total, altura de los estratos (si se definen), tamaño y forma de la copa (González 1990). Pese a, la medición de alturas, en bosques puede resultar tediosa y difícil de precisar, por lo que se recomienda sustituir y remplazarla por una sencilla determinación de la exposición de la copa a la iluminación y de la clasificación de la forma de copa (González 1990).

Richards (1996) define 5 estratos en los bosques tropicales: los árboles emergentes, el dosel, el subdosel, el sotobosque arbustivo y el sotobosque herbáceo. La estratificación vertical del bosque es importante ya que permite identificar una gran variedad de microclimas, que incide en factores como la luz y cambios atmosféricos.

Grupos ecológicos

Según Finegan (1993) y Finegan y Delgado (1997), citados por Louman et al. 2001, las especies vegetales pueden diferenciarse de acuerdo a su respuesta a la presencia de claros, es aquí donde sobresalen especies mejor adaptadas para aprovechar la disponibilidad del recurso luz. Estos autores identifican tres grupos ecológicos:

Heliófitas efímeras

Especies que requieren un alto grado de luz para su establecimiento y desarrollo; su reproducción tiende a ser masiva y precoz; poseen alta capacidad para invadir terrenos desprotegidos o con poca vegetación, su vida es relativamente corta. Estas alcanzan la edad reproductiva a los 2 ó 4 años, fructifican continuamente y el tamaño de la semilla es relativamente pequeño. La gran eficiencia en la diseminación (aves, murciélagos y aire) de las semillas hace que se puedan encontrar en el bosque primario donde no hay árboles reproductivos de ese grupo.

Heliófitas durables

Especies intolerantes a la sombra, que requieren altos niveles de luz para crecer y reproducirse, pueden establecerse bajo el dosel arbóreo pero requieren necesariamente de claros para desarrollarse, de vida relativamente larga. Sus semillas mantienen la viabilidad por menos tiempo que las heliófitas efímeras. Estas especies son comunes en el bosque primario y algunas de ellas pueden dominar la fase madura de este.

Esciófitas

Especies que toleran la sombra, aunque la mayoría de ellas aumenta su crecimiento como reacción a la apertura del dosel. Su crecimiento es más lento que las heliófitas, con mayor esfuerzo asignado a la producción de estructuras permanentes que favorezcan una vida larga de individuos. Sus semillas y plántulas generalmente son de tamaño mediano a grande.

Desde esta concepción, más que grupos de especies se observa un continuo de especies, cada una respondiendo al estímulo de la radiación directa en diferentes momentos de su desarrollo (Salazar 2001). Es así como la dinámica de establecimiento, sobrevivencia y desarrollo de cada especie está íntimamente relacionado con la disponibilidad de energía radiante; además de otros recursos como el agua, minerales y de la eficiencia en el uso de los mismos (Lamprecht 1990).

Estado de conservación de las especies forestales

La biodiversidad es la base para el desarrollo sostenible, ofrece una amplia gama de servicios a los ecosistemas, desde la producción de oxígeno, la eliminación de las emisiones de dióxido de carbono atmosférico hasta la creación y estabilización de suelos, motivo por el cual el estudio de su estado de conservación es de vital importancia (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica 2009).

La gran cantidad de especies vegetales amenazadas por la transformación del hábitat, la explotación excesiva, las especies exóticas invasoras, la contaminación, el cambio climático y la desaparición de especies representa uno de los mayores desafíos para la comunidad mundial (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad

Biológica 2009). Son muchos los esfuerzos que se hacen para lograr detener la pérdida y destrucción de la Diversidad Biológica a nivel nacional. Por ejemplo, en enero 1997, el Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE, actualmente MINAET) aprueba el Decreto Ejecutivo de Veda N° 25700-MINAE (MINAE 1997), donde se indica la veda a 18 especies forestales, se publica la lista de especies endémicas utilizadas por Grúas II (2007) y Especies endémicas por Aguilar y Cornejo (2011). Así mismo, Estrada y Rodríguez (2005) crean una guía metodológica para la categorización del estado de conservación de plantas en Costa Rica, basándose en tres criterios: Especies identificadas como amenazadas en estudios previos, Especies consideradas como amenazadas por diferentes taxónomos especialistas y Especies consideradas como no amenazadas.

Internacionalmente existe la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), cuya finalidad es velar por el adecuado comercio internacional de especímenes de animales y plantas silvestres. Se le suma, a este esfuerzo la publicación de: “Las Categorías y Criterios de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales (IUCN)”, cuyo objetivo es clasificar especies con alto riesgo de extinción a nivel global.

Metodología

Esta investigación se enmarca dentro del proyecto “Biodiversidad y fijación de carbono en bosques secundarios de la Península de Osa” financiado por Blue Moon Fund, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Universidad de Connecticut (Estados Unidos), Osa Biodiversity Center (OBC), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Extensión (CATIE) y Universidad de McGill (Canadá).

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la Península de Osa, en el Corredor Biológico Osa, en los sectores de Río Piro, Matapalo, Los Mogos y Bahía Chal. Se localiza entre las coordenadas extremas 8°45'34,91" N y 83°22'06,80" O (al norte) y 8°24'53,17" N y 83°18'59,67" O (al sur) (Figura 1 y 2). En el cuadro 1 se muestra la ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM) utilizadas para este estudio.

Fisiográficamente la Península de Osa pertenece a las regiones de Costa Rica con mayor precipitación anual. Spittler (1997) reporta oscilaciones en la precipitación de 4000 a 6500 mm/año, y como los meses más lluviosos octubre y noviembre con 700 a 900 mm/mes. La temperatura media anual de 28 °C, con variaciones diarias entre 25 °C y 32°C. Entre marzo y mayo la temperatura alcanza durante el día niveles de hasta 36 °C, y los periodos más fríos aparecen entre noviembre y enero. Según Kappelle et al. (2002) la precipitación promedio del Área de Conservación Osa (ACOSA) oscila entre los 2500 y 6000 mm anuales, de abril a diciembre se presenta la estación lluviosa y de enero a marzo la estación seca. Se presenta una temperatura promedio de 25 °C, con variaciones locales, producto de la topografía y de otros accidentes geográficos. La humedad relativa supera el 90% durante casi todo el año.

.Cuadro 1.Ubicación de las veinte unidades de muestreo en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica, 2011.

Estadio de sucesión (años)	Parcela Permanente de Muestreo	Sector	Sitio
5-15	7	Matapalo	Bert Kassteter
	12	Mogos	Propietario Elvin
	14	Mogos	Propietario Elvin
	17	Mogos	Alfonso Durán
	20	Mogos	Alfonso Durán
15-30	1	Rio Piro	La U
	5	Rio Piro	Sendero Terciopelo
	9	Matapalo	Lapa Ríos
	18	Mogos	Alfonso Durán
Mayor a 30	4	Rio Piro	Higuerones secundario
	6	Rio Piro	Sendero Piro
	11	Mogos	Propiedad el Tucán
	15	Rio Piro	Sendero Terciopelo
	16	Rio Piro	Finca Manuel Ramírez
Primario	2	Rio Piro	Laguna Silvestre
	3	Rio Piro	Higuerones primario
	8	Matapalo	Finca Manuel Ramírez
	10	Mogos	Servicentro Río Claro
	13	Mogos	Propietario por definir
	19	Mogos	Elvin Mirador Osa

Gran parte de la región presenta dos órdenes de suelos. Ultisoles con horizonte argílico (20% de aumento en el contenido de arcillas en la sección de control) con menos de un 35% de saturación de bases en la sección de control, generalmente profundos, terreno fuertemente ondulado con pendientes de 30 – 60%, Inceptisoles, distinguido por un suelo joven con horizonte B cambico, sin otro horizonte diagnóstico, terreno suavemente ondulado y pendientes de 2 -15% (Vásquez 1989).

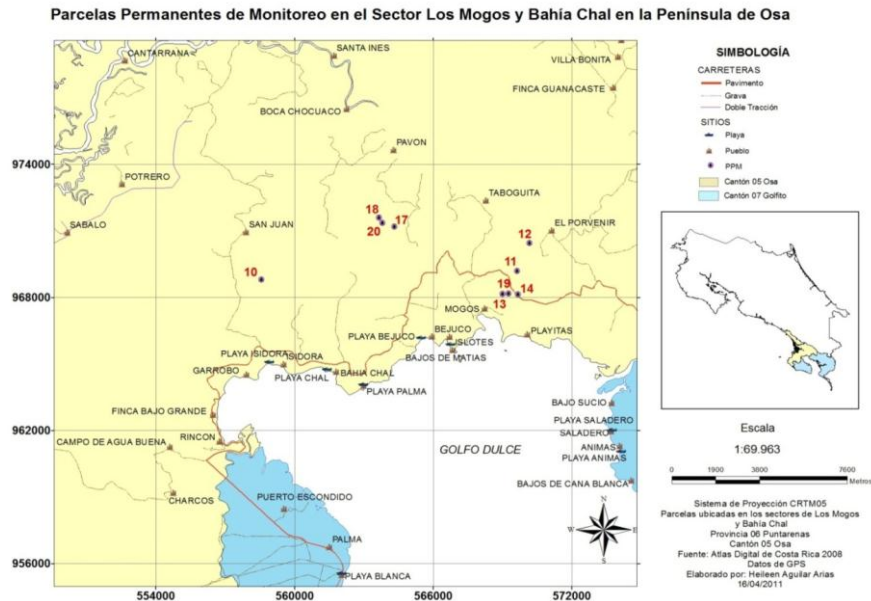


Figura 1. Ubicación de las parcelas permanentes de medición en el sector de Los Mogos y Bahía Chal, Península de Osa, Costa Rica. Fuente: Aguilar 2011.

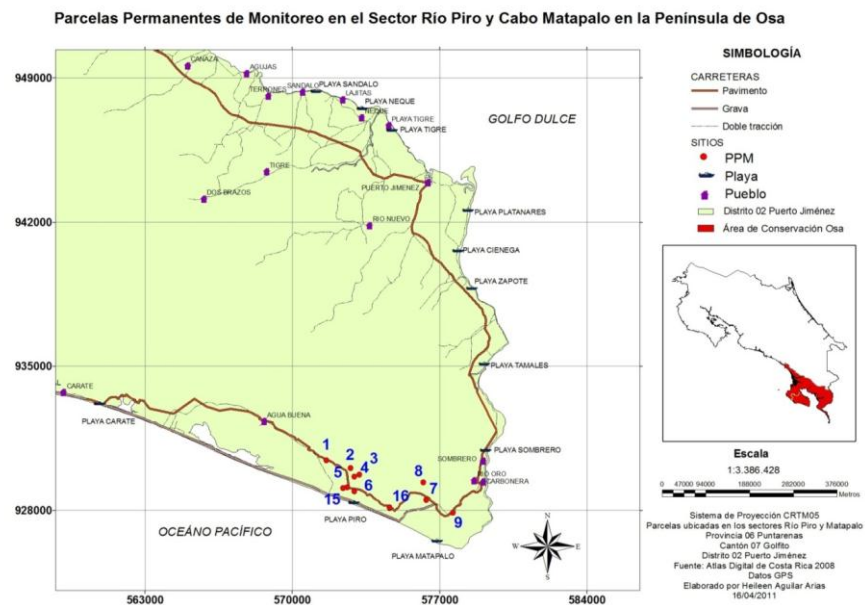


Figura 2. Ubicación de las parcelas permanentes de medición en el sector de Río Piro y Matapalo, Península de Osa, Costa Rica. Fuente: Aguilar 2011.

Respecto a la vegetación de la Península de Osa, es considerada una de las más exuberantes y diversos del mundo. De acuerdo con Kappelle et al. (2002) se registran unas 700 especies de árboles maderables. Según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge, esta región se cataloga como bosque húmedo tropical y Bosque Pluvial Premontano Transición a Basal (Spittler et al. 1997). Kappelle et al. (2002) en el proyecto ECOMAPAS identifica 38 ecosistemas, 28 naturales y seminaturales y 10 ecosistemas culturales. Dentro de los ecosistemas naturales se mencionan bosques bien drenados, manglares, matorrales y pastizales. Los ecosistemas culturales incluyen plantaciones arbóreas (forestales y frutales), arbustivas (café) y herbáceas (arroz).

Diseño de muestreo

Se utilizó un diseño completamente aleatorio (DCA), en donde los tratamientos corresponden a los estadios de sucesión, y las repeticiones a las parcelas establecidas en cada edad de sucesión. Cada tratamiento contiene diferente número de repeticiones (PPM): los estadios secundarios de 5 a 15 años y mayor a 30 años con 5 réplicas cada uno, el estadio de 15 a 30 años con 4 repeticiones y el bosque primario se utilizó como testigo con 6 repeticiones. En total establecieron 20 parcelas permanentes de muestreo, las cuales consistieron en una superficie de 50 m x 100 m (0,5 ha), subdividas en sub parcelas de 10 x 10 m, para un total de 50 sub parcelas.

Previo al análisis de la información cada estadio de sucesión tenía asignado igual número de repeticiones (cinco replicas por tratamiento); sin embargo, al revisar los datos la PPM # 19 asignada al estadio de 15 a 30 años presentó características diferentes a las demás parcelas de dicho estadio. Con la ayuda de fotografías aéreas tomadas en los años 1972 y 1982 proporcionadas por Instituto Geográfico Nacional se procedió a ubicar la parcela para determinar cuál era la cobertura del área en ese año, además se analizó la distribución diamétrica de los individuos y las especies

presentes. Después del análisis se determinó que la parcela poseía mayor evidencia para ser parte del bosque primario.

Información de los datos recolectados

Todos los individuos analizados dentro de las parcelas poseían diámetro ≥ 5 cm, medidos con cinta diamétrica a 1,30 m de altura. Cada individuo muestreado fue identificado a nivel de familia, género y especie.

La altura total fue calculada con la fórmula²:

$$h = 1,3 + \frac{d^2}{-3,80595 + 1,2801 \times d + 0,01695 \times d}$$

Donde:

h en metros

d en centímetros.

Análisis de los datos

Composición florística y diversidad

Familias dominantes

Se calculó el Índice de Importancia Familiar (%FIV) con el fin de identificar las familias con mayor importancia ecológica. Para su evaluación se calcularon las

² Fórmula elaborada con base de datos de alturas y diámetros recolectados en diferentes zonas del país (Ortiz, comunicación personal, 2011).

variables: número de especies, individuos y área basal de cada familia, expresadas en forma porcentual de acuerdo a la siguiente fórmula:

% FIV = Abundancia relativa + Dominancia relativa + número de especies

Para analizar los resultados obtenidos se utilizó el programa PAST versión 1.97, con el cual se construyó un dendrograma a partir de un análisis de conglomerados utilizando el método de grupos pareados y el índice de similitud de "Morisita". Considerando este análisis se realizó un análisis de las familias y especies indicadoras con la finalidad de conocer la relación entre los estadios de bosque en estudio.

Diversidad e intensidad de mezcla de los tipos de bosque

Para establecer la diversidad de estos tipos de bosques se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H), inverso de Simpson (1- D) y Alpha de Fisher (α). La intensidad de mezcla de las especies presentes en los estadios de sucesión de bosque, se calculó mediante el Coeficiente de Mezcla (CM).

Las fórmulas para cada índice:

Índice de Shannon (Shannon-Weiner)

$$H = \sum p_i \times \ln(p_i)$$

Donde p_i = proporción de individuos de la especie "i" respecto al total.

Inverso Índice de Simpson

$$\text{invD} = 1 - \sum p_i^2$$

Donde p_i = proporción de individuos de la especie "i" respecto al total.

Índice Alfa de Fisher

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{n}{\alpha} \right)$$

Donde:

n = número de individuos de la especie "i" respecto al total

α = alfa de Fisher

Coefficiente de Mezcla

$$\text{CM} = \frac{S}{I}$$

Donde:

S = número de especies

I = número de individuos

Tanto el índice de Shannon-Wiener (H), inverso de Simpson (1- D), Alpha de Fisher (α) y el Coeficiente de Mezcla (CM) se calcularon mediante el programa PAST versión 1.97. Estos resultados fueron sometidos a pruebas estadísticas mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) y pruebas de Tukey. Se consideró un alfa de 0,05 y se utilizó el programa STATISTICA 8 (2007).

Similitud florística entre las unidades de bosque

Se determinó el porcentaje del índice de valor de importancia (%IVI) de Curtis y McIntosh (1951) citado por Lamprecht (1990) a cada especie por unidad de bosque (PPM), estos valores fueron utilizados para el análisis de similitud florística. Se realizó un análisis de correspondencia que permitió identificar diferentes grupos de bosques secundarios y primarios y la mezcla de ambos, así como las especies que se relacionan a dicha agrupación. Además, se calculó el índice de Similitud de “Horn” para determinar la afinidad existente entre las unidades presentes en cada agrupación.

El programa utilizado para realizar estos análisis fue PAST versión 1.97 (Hammer, Q; Harper, D.A.T; Ryan, P.D 2001).

Estructura horizontal

La estructura horizontal de los estadios sucesionales de bosque se caracterizó y comparó según las variables: densidad, área basal y riqueza.

La densidad = número de árboles (N/ha)

El área basal (m²/ha) se obtuvo con la fórmula:

$$G = \frac{\pi}{4} \times \left(\frac{d}{100} \right)^2$$

Donde:

G = área basal, $\pi = 3,1416$, d = diámetro (cm) a la altura del pecho (1,3 m).

La riqueza = número de especies en 0,5 ha

Se utilizó el programa STATISTICA versión 8 (2007) para determinar si existen diferencias entre el número de árboles (N/ha), el área basal (m²/ha) y la riqueza, mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) y pruebas de Tukey con un alfa de 0,05. Además, se analizó la distribución diamétrica de estas tres variables por estadio de sucesión.

Grupos ecológicos y comerciales por estadio de sucesión de bosque

Las especies presentes en cada estadio de sucesión se catalogaron según grupo ecológico, la clasificación utilizada fue la propuesta por Finegan (1993) y Finegan y Delgado (1997). Para cada grupo ecológico (heliófitas durables, heliófitas efímeras y esciófitas) encontrado en los cuatro tipos de sucesión de bosque, se determinó la cantidad de especies (en 0,5 ha) y área basal (m²/ha).

También las especies se clasificaron en grupos (comercial, no comercial y palmas). Para determinar la riqueza de especies (0,5 ha) y el área basal (m²/ha) para los tipos de bosque.

Para la clasificación de las especies por grupo ecológico como comercial se utilizó la información recolectada y clasificada por Redondo (1998), Quesada y Castillo (2010), Garro (comunicación personal 2010) y Morales (2010).

Los resultados obtenidos por gremio ecológico y grupo comercial fueron sometidos a pruebas estadísticas mediante un arreglo factorial de cuatro factores (tipos de bosque) y tres niveles (grupos ecológicos y comerciales); y pruebas de Tukey con una alfa de 0,05 en el programa STATISTICA versión 8 (2007).

Estructura vertical

La metodología utilizada para establecer la estructura vertical de los diferentes estadios de sucesión de bosque fue la de IUFRO (Leibundgut 1958, citada por Lamprecht 1990). En la cual se diferencian tres estratos de altura:

Piso superior: número de individuos por especie que se encuentran a una altura mayor a dos terceras partes de la altura superior del vuelo del bosque en estudio.

Piso medio: número de individuos por especie que se encuentran entre las dos terceras partes y una tercera parte de la altura superior del vuelo del bosque en estudio.

Piso inferior: número de individuos por especie que se encuentran en una altura menor a un tercio de la altura superior de vuelo del bosque en estudio.

Se utilizó el programa STATISTICA versión 8 (2007) para determinar si existen diferencias entre las alturas máximas para cada tipo de bosque, mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) y pruebas de Tukey con un alfa de 0,05. Además, por piso de altura para cada estadio de sucesión, se determinó el número de individuos (N/ha) y la diversidad (especies en 0,5 ha).

Productividad Potencial de los estadios de sucesión

Para evaluar el “potencial productivo” de los bosques, en las sub parcelas de 10 x 10 m, para cada estadio de sucesión de bosque se identificó un Deseable Sobresaliente (DS), según la metodología de Hutchinson (1993) y Quirós (1998) citado por Louman et al. (2001).

En las sub parcelas donde a nivel de campo no se asignó un DS se procedió a escoger un posible árbol potencial de la base de datos que fuera una especie comercial y con diámetro mayor a 10 cm y menor al diámetro mínimo de corta (60 cm), según el Código de Prácticas para los Principios, Criterios e Indicadores para el manejo de bosque natural de Costa Rica.

El análisis de productividad potencial de los tipos de bosque se determinó en función del número de DS por hectárea y área basal (m^2/ha). Además se analizó su distribución según grupo ecológico.

Estado de conservación de las especies

Para la determinación del estado de conservación de la flora muestreada, las especies se clasificaron según la categoría de conservación dada por la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (2008), los Apéndices CITES (2008) y el documento: Evaluación y categorización del Estado de Conservación de Plantas en Costa Rica (Estrada et al. 2005). Estos instrumentos clasifican las especies con algún grado de amenaza o en peligro de extinción.

Se identificaron las especies endémicas, basados en la lista publicada por Aguilar y Cornejo (2011) y Grúas II (2007). Además de las especies vedadas por el Decreto Ejecutivo de Veda No 25700 – MINAE (MINAE 1997).

Resultados y Discusión

Composición florística y diversidad

Análisis de familias de mayor importancia ecológica (FIV) por estadio de sucesión

Un total de 10013 árboles con un diámetro igual o superior a 5 cm se identificaron en los cuatro estadios de sucesión, representando a 519 especies de 66 familias. La familia de las Rubiaceae fue el grupo con mayor número de especies (37), seguido por la familia Fabaceae (Mim), Moraceae y Lauraceae, con 36, 34 y 31 especies respectivamente. La Moraceae, a pesar de, es la familia de árboles más importante para el bosque primario y el estadio mayor de 30 años, y la Tiliaceae para los estadios de 5 a 15 y 15 a 30 años de acuerdo con el Índice de Importancia Familiar (Figura 4).

En la figura 3 se muestra la agrupación de los diferentes estadios de sucesión según la relación entre las 10 familias con mayor %FIV a partir de un análisis de conglomerados. Este análisis establece en dos grupos los estadios de sucesión, ubicando el bosque primario en un grupo, y agrupando en otro los estadios de 5 a 15, 15 a 30 y mayor a 30 años. No obstante, determina que los grupos de 5 a 15 y 15 a 30 años son muy similares en cuanto a las familias de árboles identificados.

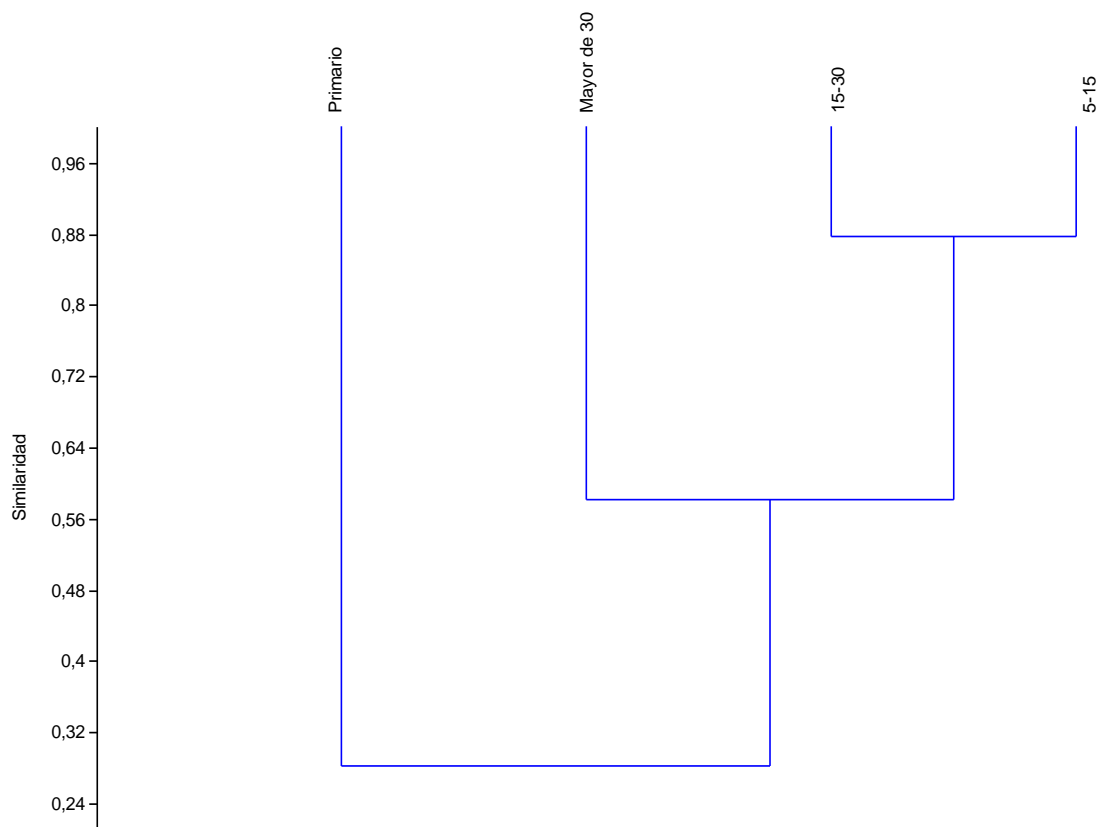


Figura 3. Análisis de conglomerados para los diferentes estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa a partir de las 10 familias con mayor %FIV.

Al analizar las familias que relacionan los bosques secundarios según %FIV (Figura 4), se encontró que éstas compartían características típicas de bosques secundarios tropicales, sobresaliendo Tiliaceae con la mayor abundancia (449 individuos) y dominancia con $14,1 \text{ m}^2$, Rubiaceae (152 individuos y 12 especies), Flacourtiaceae (219 individuos), Fabaceae (Mim) (17 especies), Moraceae (233 individuos y 16 especies) y Vochysiaceae (213 individuos y $10,89 \text{ m}^2$), representadas principalmente por especies herbáceas de crecimiento rápido las cuales empiezan con la fase de colonización, posteriormente, comienzan a establecerse especies arbóreas que permanecen en el bosque generalmente hasta 20 años, y que se les reconoce como pioneras (fase de heliófitas efímeras) con especies como *Laetia procera*, *Luehea*

semanii y *Trichospermum galeotii*. Luego, bajo el dosel de las especies efímeras se establecen otras especies, adaptadas a crecer en condiciones de sombra pero que necesitan de mucha luz para poder alcanzar el dosel, llamada fase de heliófitas durables (Finegan 1997; Finegan 1992), con especies como *Goethalsia meiantha*, *Chimarhis latifolia* y *Ficus insipida* las cuales se consideran como especies altamente demandantes de luz para establecerse en el dosel de los bosques (Louman et al. 2001).

Familias que aportan un importante peso ecológico pero solo están representadas en algunos estadios de sucesión secundaria son Urticaceae en bosques de 5 a 15 años, Combretaceae y Sterculiaceae en el estadio de 15 a 30 años, y presentes en los estadios mencionados Melastomataceae y Euphorbiaceae. Las familias Anacardiaceae y Anonaceae solo están presentes en bosques mayores de 30 años, familias que en su mayoría están conformadas por especies heliófitas efímeras y durables (Quesada et al. 2010). Moraes et al. (2001) mencionan que en bosques secundarios en el Municipio de San Carlos, Nicaragua las familias que predominan según número de individuos son Sterculiaceae, Rubiaceae y Fabaceae.

El bosque primario es representado por las familias Moraceae (327 individuos), Arecaceae (364 individuos), Burseraceae (199 individuos) y Myristicaceae (165 individuos) principalmente, las cuales dan el mayor peso ecológico a este tipo de bosque, siendo las más abundantes. En estudios realizados por Morales (2010) en el Corredor Biológico Osa y Leiva (2001) determinaron que los bosques primarios son dominados por las familias Moraceae, Fabaceae y Aracaceae esencialmente. Entre las especies que pertenecen a estas familias sobresalen *Perebea hispula*, *Brosimum lactescens*, *Brosimum guianense* y *Pseudolmedia spuria* pertenecientes al gremio esciófito, las cuales son tolerantes a la sombra, representativas de los bosques

lluviosos de las partes bajas del caribe costarricense y centroamericano (Richards 1996; Clark y Clark 2001; Louman et al. 2001).

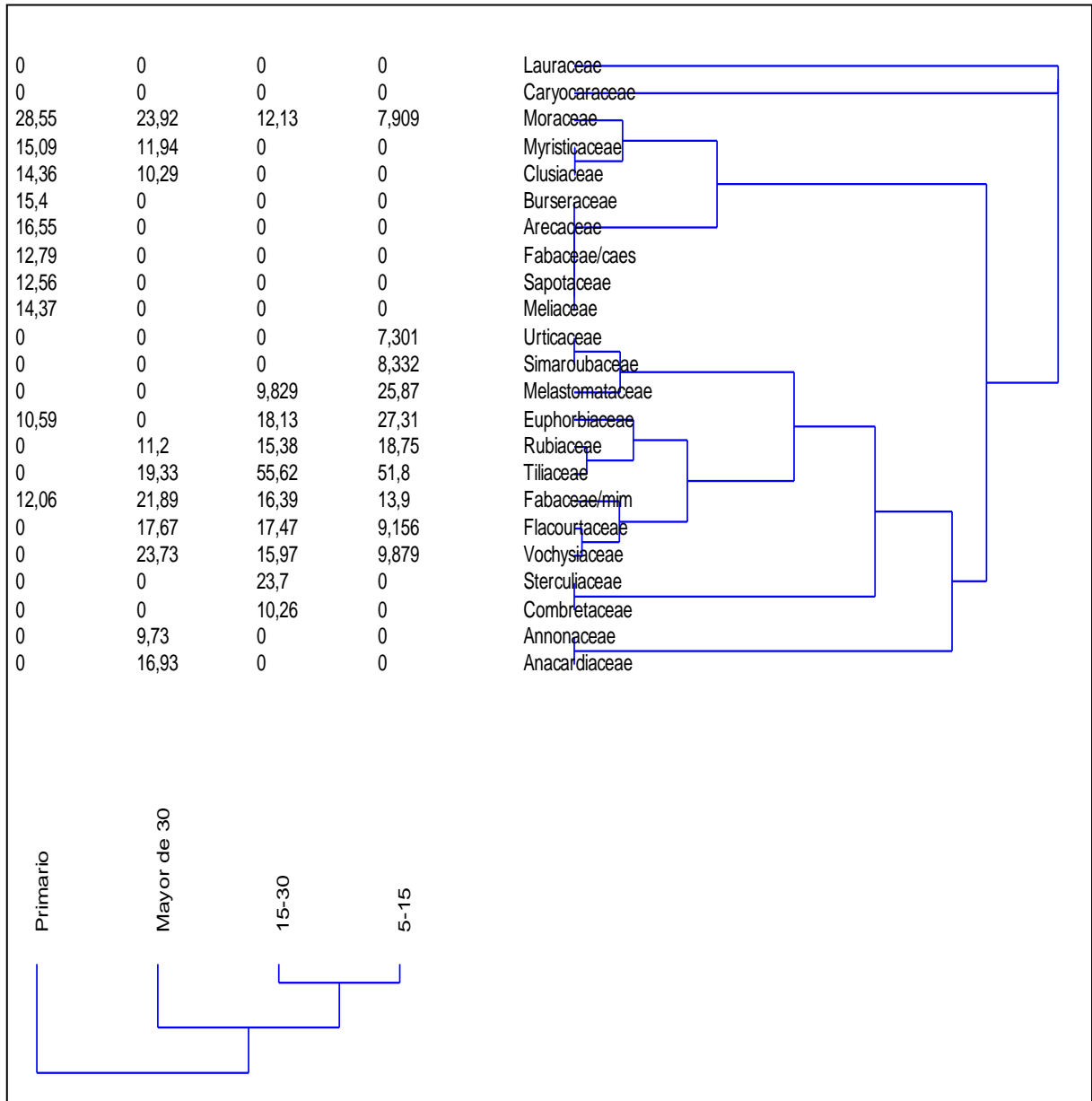


Figura 4. Análisis de conglomerados para las 10 familias con mayor %FIV según estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

No obstante, tanto bosques secundarios como primarios comparten familias que les aportan un gran peso ecológico, las familias Moraceae y Fabaceae presentes en los cuatro estadios de sucesión, Euphorbiaceae ausente en el estadio mayor a 30 años, Myristicaceae y Clusiaceae presentes en el estadio mayor a 30 años y en el bosque primario. Cascante y Estrada (2001) en un estudio en la Zona Protectora El Rodeo, en el cantón de Mora, Costa Rica, determinaron que la familia Moraceae presentaba el mayor índice de importancia familiar, y en otros estudios como el realizado por Acosta (1998) en la Zona Protectora La Cangreja y Hartshorn y Hammel (1994) en La Selva, Sarapiquí reportan la familia Fabaceae como la más diversa.

Diversidad y coeficiente de mezcla

Con el análisis estadístico realizado, se determinaron diferencias significativas entre los estadios de sucesión para el coeficiente de mezcla y el índice Shannon-Wiener, inverso de Simpson y Alpha Fisher. El coeficiente de mezcla y los índices de Alpha Fisher y Shannon–Wiener no presentan diferencias significativas entre los estadios de sucesión secundaria y determinaron que el bosque más diverso fue el primario.

Cuadro 2. Prueba de Tukey de los índices de diversidad de inverso de Simpson (1-D), Shannon- Wiener (H), Alpha Fisher y Coeficiente de Mezcla (CM) riqueza para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2011.

Estadio sucesión (años)	CM		H		Alpha Fisher		1-D	
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar
5 a 15	0,13a	0,01	3,06a	0,19	15,10a	3,89	0,92ab	0,01
15-30	0,12a	0,02	2,84a	0,53	19,42a	7,93	0,84b	0,10
Mayor 30	0,14a	0,02	3,45ab	0,28	25,14a	8,75	0,94a	0,02
Primario	0,23b	0,03	4,00b	0,33	50,16b	16,50	0,96a	0,03

Valores con las mismas letras son iguales estadísticamente.
Pruebas realizadas con un 95% de confianza.

El coeficiente de mezcla representa el grado general de diversidad en que los individuos se encuentran (Lamprecht 1990). Los bosques primarios estuvieron más mezclados (Cuadro 2) que los estadios de sucesión secundaria, es decir, para los bosques primarios la cantidad de especies que se presentan por número de individuos es mayor. Para lograr encontrar una especie distinta en los bosques primarios respecto a los secundarios es necesario muestrear una menor cantidad de individuos para encontrar una especie distinta entre los cuatro estadios (Lamprecht 1990).

En estudios acerca de la diversidad de bosques tropicales, se indica que los bosques primarios generalmente están más mezclados que los bosques secundarios (Richards 1996; Saldarriaga et al. 1998, citados por Guariguata y Ostertag 2002). Para los estadios de bosques secundarios analizados no se encontraron diferencias significativas con respecto al estado de mezcla, pese a, la tendencia es que conforme avanza el estado de sucesión la mezcla de especies será mayor (Guariguata y Ostertag 2002).

El índice Shannon- Wiener mide la heterogeneidad combinando el número de especies y la igualdad o desigualdad de la distribución de los individuos de las diversas especies (Mostacedo y Fredericksen 2000), según los resultados obtenidos para este índice, el bosque primario es el de mayor diversidad, el cual difiere estadísticamente de los estadios secundarios entre los cuales no se presentan diferencias. Los valores obtenidos para este índice indican que los cuatro estadios sucesionales presentan gran diversidad al variar sus valores entre 2,84 y 4, ya que según Magurran (1988) los valores de este índice oscilan entre 1,5 y 3,5 alcanzando rara vez valores mayores a 4.

El índice de Alpha Fisher caracteriza bosques que contienen pocas especies que son abundantes y muchas que son escasas, además, valoriza la diversidad independientemente del área y del tamaño de la muestra (Mostacedo y Fredericksen 2000). El valor de este índice indica al igual que el índice Shannon- Wiener que el bosque primario es el más diverso, el cual difiere estadísticamente de los bosques secundarios, para este índice la diversidad aumenta conforme se incrementa la edad del bosque.

El inverso de Simpson es un índice que permite determinar la diversidad y dominancia de las especies en el área de estudio, valores cercanos a 1 indican la poca dominancia de especies y la mayor riqueza en el sitio. El estadio secundario de 5 a 15 años y mayor a 30 años son similares estadísticamente al bosque primario, los cuales presentan mayor riqueza y una menor dominancia de especies comparado con el bosque de 15 a 30 años.

En estudios realizados por Mostacedo et al. (2006) en la Amazonia al sudeste de Bolivia y Leiva (2001) en la Estación la Selva, Sarapiquí, Costa Rica, indican que los bosques primarios están más mezclados y poseen mayor diversidad que los bosques secundarios de las mismas zonas, lo que indica que conforme avanza la edad de los bosques secundarios tropicales, el estado de mezcla, la diversidad y riqueza de especies incrementa, alcanzando valores similares a los bosques primarios, alrededor de los 40 años (Guariguata 1997; Saldarriga et al. 1998; citados por Guariguata y Ostertag 2002).

Composición florística de las unidades de bosque

El análisis de correspondencia permitió identificar grupos florísticos entre las unidades de bosques secundarios y primarios, además de las especies que provocaron las variaciones entre esas unidades. En la figura 5, se observan las agrupaciones florísticas derivadas del análisis de correspondencia. La menor distancia entre las unidades de bosque, tanto del eje X, como del eje Y, así como el porcentaje de similitud según índice de “Horn” (anexo 1) entre estas unidades, permitió establecer las agrupaciones.

El eje Y permitió separar florísticamente los bosques primarios de los secundarios; aunque, tres unidades (11, 15, 16) del estadio mayor a 30 años se agruparon con las unidades del bosque primario al lado izquierdo del gráfico, al lado derecho se agruparon la mayoría de unidades del bosque secundario. Esta distribución gráfica expone las diferencias florísticas existentes entre los bosques primarios y secundarios, y dentro de estos.

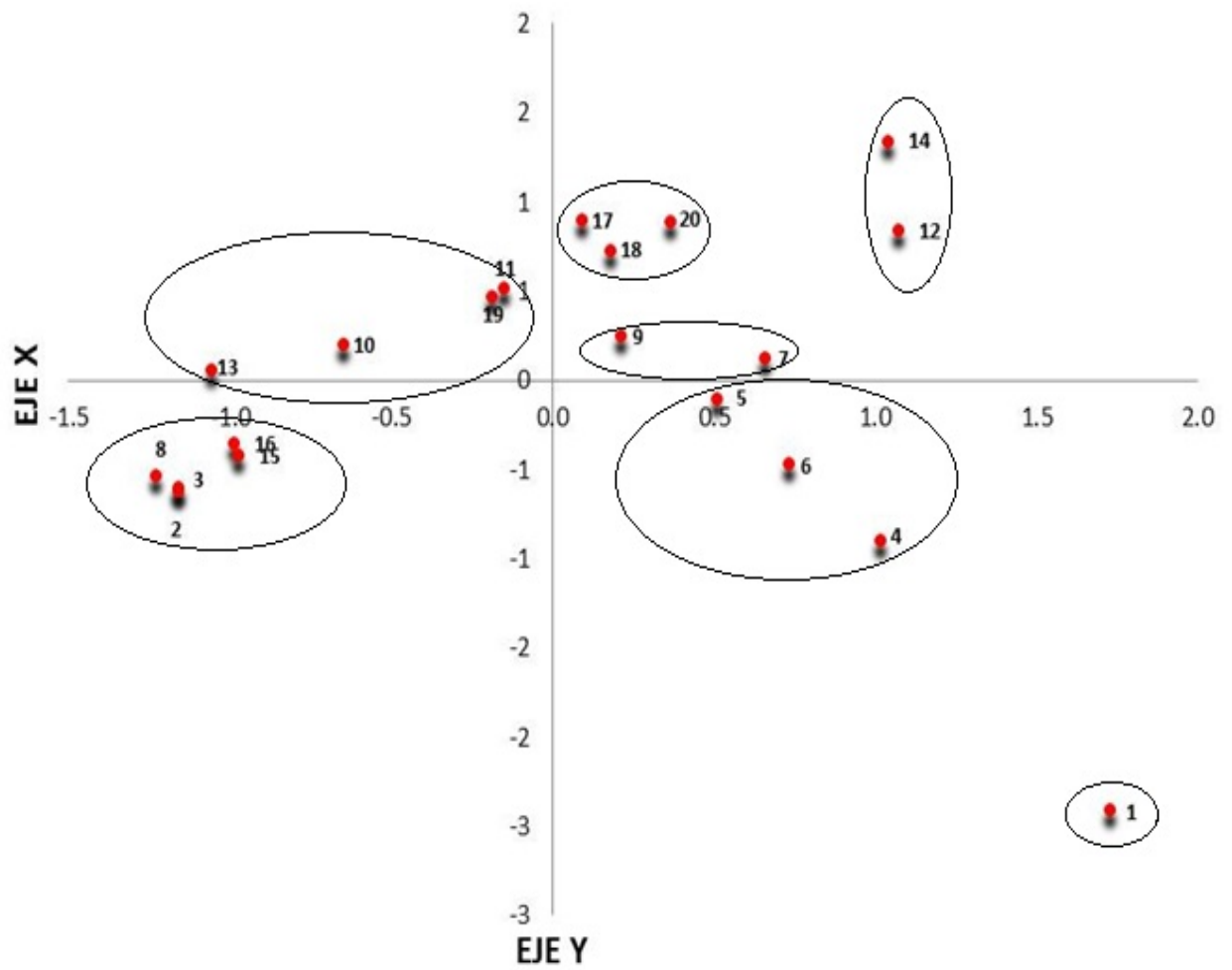


Figura 5. Análisis de correspondencia según composición florística de bosques secundarios de 5 a 15 años (7,12,14,17,20), 15 a 30 años (1,5,9,18), mayor a 30 años (4,6,11,15,16) y primarios (2,3,8,10,13,19) del Corredor Biológico Osa, 2011.

Para los bosques primarios se determinaron dos agrupaciones, dadas por el eje X. La primera (sobre el eje) conformada por unidades ubicadas al norte de la Península de Osa, en Bahía Chal (10) y en Mogos (13, 19 y 11); sin embargo, como se mencionó anteriormente, la unidad 11 pertenece al estadio mayor de 30 años. Las unidades 10 y 13, 10 y 19, 10 y 11, comparten respectivamente el 95,12%, 91% y 66% de la composición florística según el índice de similaridad de "Horn". Al analizar las especies que permitieron la agrupación de estas unidades (anexo 2), el 66 % pertenece al grupo ecológico de las esciófitas y el 27.33% son heliófitas durables, entre las principales especies del grupo esciófito destacan *Annona amazonica*, *Anthodiscus chocoensis*, *Apeiba membranacea*, *Ardisia dunlapiana*, *Byrsonima arthropoda*, *Caryodaphnopsis burgeri*, *Casearia arborea*, *Cassipourea elliptica*, *Chaunochiton kappleri*, *Dendropanax arboreus*, *Dystovomita paniculata*, *Faramea sessifolia*, *Guatteria gesneroides*, *Cordia cymosa* e *Inga acuminata*.

La segunda agrupación (debajo del eje X) fue dada por las unidades (2, 3, 8, 15 y 16) ubicadas al sur de la Península de Osa, en Río Piro, al igual que la primera agrupación, hay dos unidades que pertenecen al estadio mayor a 30 años (15 y 16). Para estas unidades la composición florística según el índice de similaridad de "Horn" varió desde un 100% (entre la 2 y 3) hasta un 65.8% (entre la 2 y 16), la similaridad entre las demás unidades corresponde a valores intermedios. De las especies que permitieron la agrupación de estas unidades (anexo 3), el 80% pertenecen al grupo ecológico de las esciófitas, entre ellas destacan: *Anaxagorea crassipetala*, *Brosimum lactescens*, *Compsonaura excelsa*, *Dialium guianense*, *Garcinia madruno*, *Guarea williamsii*, *Gustavia brachycarpa*, *Inga marginata*, *Perebea hispidula* y *Symphonia globulifera*.

La combinación de unidades pertenecientes al estadio mayor de 30 años (11, 15 y 16) con las unidades de los bosques primarios en las agrupaciones mencionadas, confirmó que los bosques secundarios del trópico húmedo tienden a recuperar su composición florística y estructura conforme aumenta la edad de la sucesión (Guariguata y Ostertag 2001; Guariguata et al. 1997; Laska 1997; Fedlmeier 1996), en semejanza con los bosques primarios. Hay estudios que demuestran la similitud marcada en cuanto a composición florística, entre los sotobosques de los bosques secundarios y los primarios adyacentes a ellos (Denslow 1987; Whitmore 1990; citados por Laska 1997).

Los bosques secundarios se concentraron en 4 agrupaciones, tres sobre y una debajo del eje X, la unidad 1 (debajo) no se integró a ningún grupo. Las unidades debajo del eje X están ubicadas en Río Piro, al sur de la Península de Osa, la primera está conformada por las unidades 4,6 (estadio mayor a 30 años) y 5 (estadio de 15 a 30 años). Las unidades 4 y 6, 5 y 6, 4 y 5, comparten respectivamente el 80,5%, 78.7% y 62% de la composición florística según el índice de similaridad de "Horn". Esta agrupación está formada en un 50% por especies heliófitas durables y un 34.1% de esciófitas (anexo 4). Entre las principales especies del grupo heliófito durable destacan *Byrsonima crassifolia*, *Crescentia cujete*, *Cupania rufescens*, *Ficus insípida*, *Guapira costaricana*, *Guettarda macrosperma*, *Guettarda turrialbana*, *Inga bella*, *Inga multijuga*, *Inga sapindoides*, *Lonchocarpus macrophyllus*, *Piper aequale*, *Piper reticulatum*, *Siparuna gesnerioides*, *Tabebuia chrysantha* y *Terminalia oblonga*.

La unidad 1 (15 a 30 años) presenta una composición florística distinta a las diferentes agrupaciones, al estar dominada por *Guazuma ulmifolia*, más del 50% de los individuos presentes pertenecen a esta especie. Además posee la menor riqueza y diversidad con respecto a las otras unidades. *G. ulmifolia* es una especie heliófita, característica de sitios abiertos y perturbados (CATIE 1991), es de esperar que las

diferencias en la composición florística de esta unidad respecto a las demás se deba al grado de intervención que ha sufrido. Diversos estudios han demostrado que la composición florística varía con las diferentes edades de abandono (Ferreira et al. 2002) y con la frecuencia e intensidad de la historia de perturbación (Delgado et al. 1997, Spittler 2000).

Las unidades 7 y 9 del estadio de 5 a 15 años y de 15 a 30 años respectivamente, ubicadas al Sur de la Península de Osa, se agruparon (encima del eje X) al presentar 65.5% de afinidad florística según el índice de Horn. De las especies presentes en esta agrupación (anexo 5), alrededor del 93% son del grupo ecológico de las heliófitas durables y efímeras, con poca presencia de especies esciófitas, lo cual se justifica por ser bosques de edades juveniles. Se destacan las especies *Aegiphila panamensis*, *Apeiba tibourbou*, *Borojoa panamensis*, *Callicarpa acuminata*, *Cordia bicolor*, *Ficus citrifolia*, *Ficus costaricana*, *Ficus nymphaeifolia* y *Miconia argentea*.

La tercera agrupación (encima del eje X) conformada por las unidades 12 y 14, al norte de la Península de Osa, en Mogos, pertenecen al estadio de 5 a 15 años. Su composición florística según el índice de "Horn" es de un 53%. De las especies que permitieron la agrupación de estas unidades (anexo 6), el 56.2% pertenecen al grupo de las heliófitas durables: *Alchornea costaricensis*, *Anacardium excelsum*, *Cestrum racemosum*, *Chimarrhis parviflora*, *Guatteria rostrata* y *Pachira aquatica*, 37.5% son heliófitas efímeras: *Margaritaria nobili*, *Miconia schlimii*, *Trema micrantha*, *Urera baccifera* y *Vismia baccifera*, entre otras, las cuales son características de bosques secundarios (Finegan 1996).

La última agrupación para el bosque secundario, está dada por unidades ubicadas en Mogos, al norte de la Península de Osa. Pertenecen al estadio de 5 a 15 años (17 y 20) y de 15 a 30 años (18), las especies que permiten a esta agrupación separarse de las demás corresponden al gremio de las esciófitas (50%) y heliófitas durables (35%) principalmente. En cuanto a su similaridad las unidades 17 y 20, 18 y 20, 17 y 18, comparten un 70%, 66.6% y 61.5% de composición florística respectivamente. La combinación de especies de ambos gremios (anexo 7) confirma que los bosques secundarios cambian rápidamente su composición florística en tiempos relativamente cortos (Guariguata y Ostertag 2001), primordialmente por la dinámica de los bosques en cuanto a la formación de claros. Entre las especies esciófitas destacan *Balizia elegans*, *Bourreria rinconensis*, *Condaminea corymbosa*, *Macrocnemum roseum*, *Meliosma donnellsmithii*, *Ocotea leucoxylon* y *Rinorea hummelii*. De las especies heliófitas: *Cedrela odorata*, *Ceiba pentandra*, *Ficus colubrinae*, *Hyeronima alchorneoides*, *Ilex skutchii*, *Rollinia mucosa* y *Schefflera morotoni*.

Los patrones generales indican que la riqueza y composición florística de especies en los bosques tropicales, dependen claramente de la ubicación geográfica del sitio, dado que las condiciones climáticas varían sustancialmente. La temperatura promedio anual, la disponibilidad de agua y de luz son los principales factores climáticos que inciden en la diversidad de las especies (Clark y Clark 1992; Richards 1996; Clark et al. 1996; Nicotra et al. 1999; Leigh 1999 citado por Louman et al. 2001). A esto se le suma la frecuencia e intensidad de la perturbación previa del sitio y la disponibilidad de semilla (Guariguata y Ostertag 2002).

Estructura Horizontal

Análisis del número de árboles, área basal y riqueza según estadio de sucesión

Según el análisis estadístico, el número de individuos no presenta diferencias significativas entre los estadios de sucesión, caso contrario para el área basal y el número de especies, en los cuales se determinaron diferencias significativas para los diferentes estadios. Estas tres variables aumentan conforme mayor es la edad del bosque. El área basal para los bosques secundarios es similar entre los estadios de 15 a 30 y Mayor a 30 años, ambas edades difieren estadísticamente del estadio de 5 a 15 años, el bosque mayor de 30 años se asemeja al bosque primario. El número de especies no varía estadísticamente entre los bosques secundarios pero solo el estadio mayor de 30 años se asemeja al bosque primario. En el cuadro 3 se muestran los resultados.

Cuadro 3. Prueba de Tukey para el número de individuos, área basal y riqueza para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2011.

Estadio sucesión (años)	N/ha		G (m ² /ha)		Riqueza (# especies/0,5 ha)	
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar
5 a 15	781a	210	12,09a	4,54	49,60a	12,76
15-30	1049a	179	21,94b	5,54	64,25a	21,44
Mayor 30	1121a	236	29,12bc	2,97	78,60ab	23,16
Primario	1054a	287	34,79c	3,13	121,67b	33,89

Valores con las mismas letras son iguales estadísticamente.
Pruebas realizadas con un 95% de confianza.

Diversos estudios destacan la tendencia de los bosques en recuperación a asemejarse a los bosques primarios (Redondo et al. 2001; Ruschel et al. 2009) siendo estos últimos los bosques con promedios superiores en número de árboles, área basal y riqueza en comparación con los estadios secundarios. El número de árboles por hectárea no presenta diferencias significativas entre los estadios de sucesión, posiblemente por el rango de oscilación de los valores mínimos y máximos (anexo 8) con respecto al promedio obtenido en cada edad de sucesión. En relación al área basal el estadio mayor a 30 años tiende a recuperarse e igualar los valores del bosque primario (Saldarriaga et al. 1988 y Denslow 2000), ambos estadios no presentan diferencias significativas entre sí.

El comportamiento de los bosques secundarios, expresado en número de especies no varía estadísticamente según su edad de sucesión ;no obstante, al compararse con los bosques primarios estos valores disminuyen, y se presenta una mayor afinidad con los bosques mayores de 30 años, este comportamiento general puede deberse a que los bosques secundarios tropicales se asemejan en estructura y riqueza de especies a los primarios (Guariguata et al. 1997, Saldarriaga et al. 1988; citados por Guariguata y Ostertag 2002).

En la figura 6 se observa la distribución de los individuos en las diferentes clases diamétricas para todos los estadios de sucesión, en la cual se muestra la forma característica de “J invertida”, característica que permite asegurar la viabilidad de las poblaciones de las especies, ya que los individuos con d menores a 10 cm, con el tiempo pasan a ocupar las clases diamétricas mayores, renovando así la población (Garzón 2001 citado por Tenorio et al. 2009). En las clases diamétricas menores (0-10 y 10-20 cm) se acumulan más del 80% del total de individuos para cada estadio.

En los bosques secundarios conforme aumenta la edad de sucesión se da un incremento-recuperación del número de individuos por clase de diámetro. Los bosques mayores a 30 años presentan igual cantidad de individuos que los bosques primarios a partir de la clase de 30 cm, comportamiento que demuestra que los bosques secundarios tropicales incrementan su grado de semejanza con los bosques primarios conforme aumentan su edad de desarrollo (Saldarriaga et al. 1988; Guariguata et al. 1997; citados por Guariguata y Ostertag 2001).

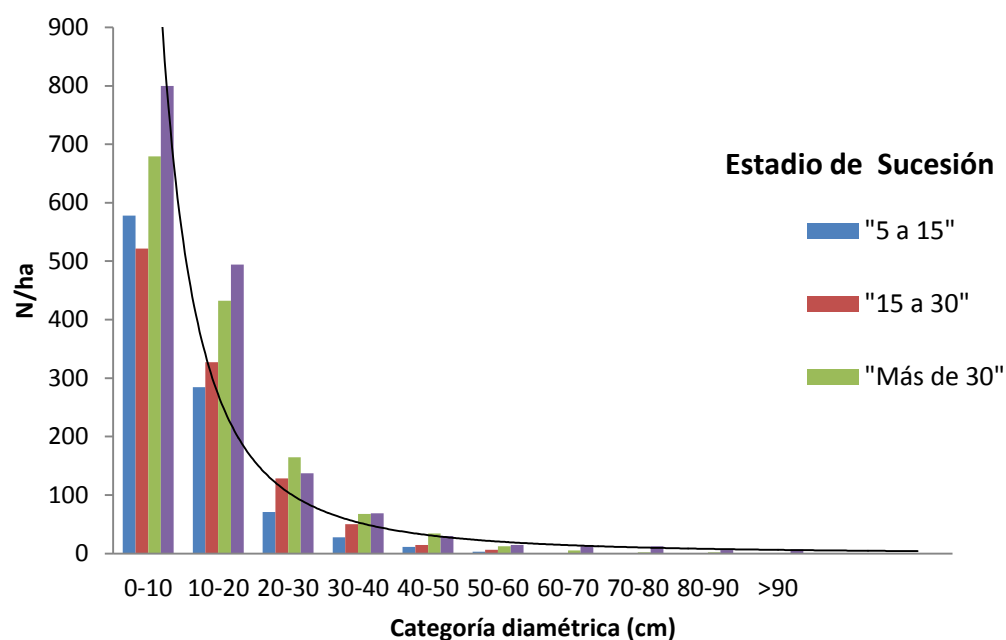


Figura 6. Distribución diamétrica del número de individuos promedio para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

La tendencia de los estadios secundarios es recuperar su riqueza de especies conforme incrementa la edad, en semejanza con los bosques primarios (Guariguata y Ostertag 2001), condición que se refleja en la figura 7. La diversidad en términos de riqueza disminuye al aumentar la clase de diámetro situación que está altamente relacionada con la disminución del número de individuos en cada clase, ya que las

especies se acumulan en función del número de individuos muestreados (Condit et al. 1996 citado por Morales 2010).

Otros estudios destacan que el número de especies disminuye en los bosques jóvenes en comparación con los bosques de mayor edad (Finegan 1996; Moraes et al. 2001) siendo estos más diversos y ricos, aproximándose a los bosques primarios. Guariguata y Ostertag (2002) explican como en las clases de menor diámetro se acumulan mayor cantidad de individuos de tamaño pequeño, permitiendo, la acumulación de mayor riqueza en las clases inferiores.

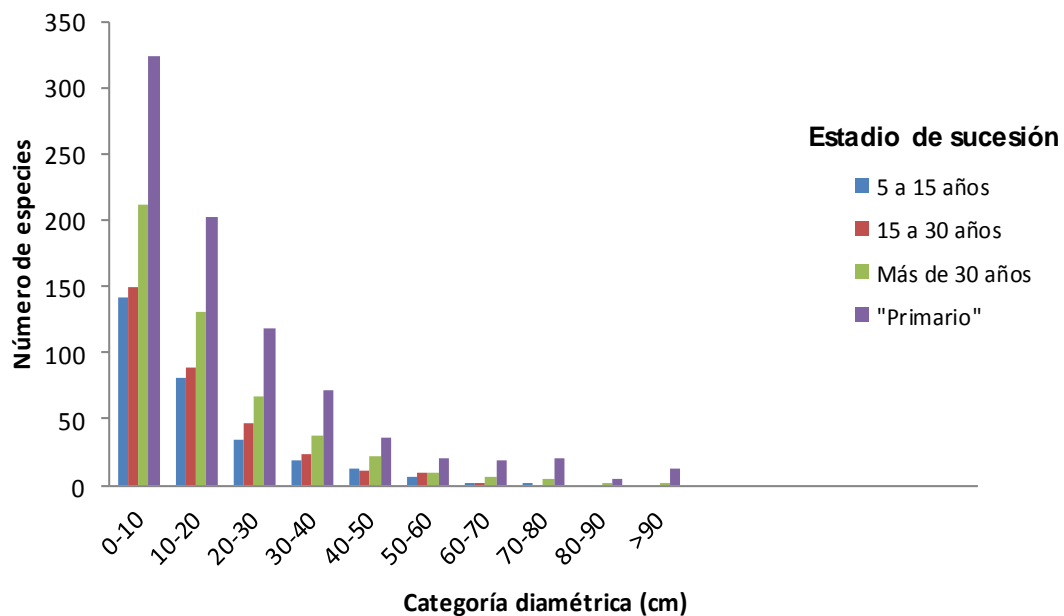


Figura 7. Distribución diamétrica del número de especies promedio en 0,5 ha para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

Con respecto al comportamiento promedio de área basal por estadio de sucesión, esta variable mostró una tendencia de aumento a medida que los bosques incrementaban su edad, variando de 3,10 a 9,18 m²/ha en la edad de 5 a 15 años, de

8,74 a 15,00 m²/ha en el bosque de 15 a 30 años, entre 12,96 a 16,3 m²/ha en el estadio con edades superiores a 30 años y los valores para el bosque primario oscilaron entre 15,78 a 19,32 m²/ha (anexo 9), tendencia de aumento que también ha sido reportado por otros estudios (Saldarriaga et al. 1988; Steininger 2000; Salazar 2001; Leiva 2001), comportamiento bastante predecible ya que los árboles aumentan el diámetro con el pasar de los años.

La distribución del área basal por clase de diámetro para cada estadio de sucesión se muestra en la figura 8, donde se observa como los estadios secundarios muestran mayor acumulación de área basal en las clases diamétricas de 10 a 20 cm y de 20 a 30 cm, Quirós (1999) y Salazar (2001) reportaron este mismo comportamiento para bosques secundarios estudiados en la Selva, Sarapiquí. Es importante destacar que el estadio de 15 a 30 años para estas categorías de diámetro presenta mayor dominancia que los bosques mayores a 30 años y el bosque primario, condición que se explica al analizar los individuos presenten en los tipos de bosque, aunque la cantidad de árboles es menor en la edad de 15 a 30 años respecto al estadio mayor a 30 años y el bosque primario sus dimensiones son mayores.

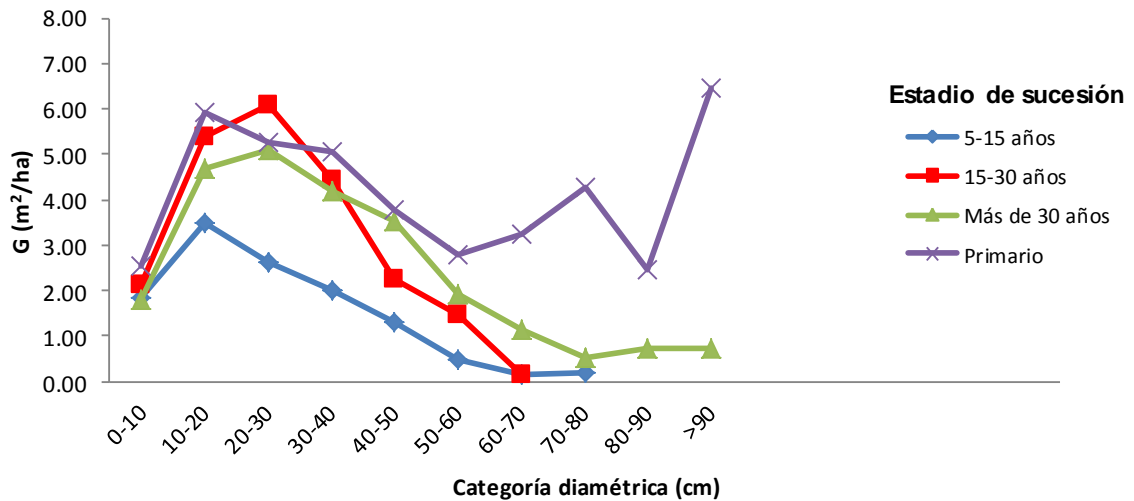


Figura 8. Distribución diamétrica del área basal promedio para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

En general la tendencia tanto de los bosques secundarios como en primarios es la disminución del área basal conforme aumenta la clase diamétrica; aunque, para el bosque primario en el rango de 60 a 70 cm, inicia un incremento del área basal. Según Louman et al. (2001) en bosques primarios intervenidos es normal la acumulación de área basal en las últimas clases de diámetro.

Grupos ecológicos y grupos comerciales por estadio de sucesión

Para los grupos ecológicos por estadio de sucesión, se determinaron diferencias significativas en el número de especies en relación a la edad ($p < 0,000001$), grupo ecológico ($p < 0,000000$) y la interacción edad - grupo ecológico ($p < 0,000000$) (anexo 10). En la figura 9 se observa el comportamiento del número de especies por grupo ecológico conforme avanza la edad del bosque.

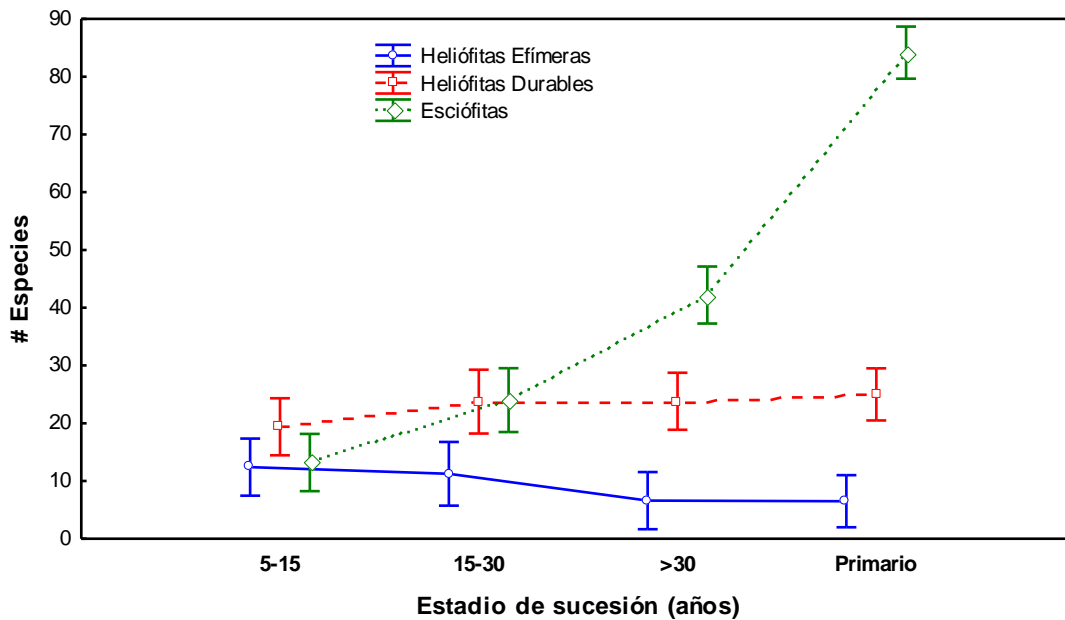


Figura 9. Número de especies promedio (0,5 ha) desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo ecológico para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

El grupo de las esciófitas muestra un incremento considerable de especies, presenta diferencias significativas entre los estadios de sucesión del bosque, alcanzando la riqueza máxima en el bosque primario. La presencia de especies heliófitas durables aumenta levemente de un estadio a otro; sin embargo, no presenta diferencias significativas entre los bosques. El grupo de las heliófitas efímeras disminuye en número de especies conforme avanza el estadio de sucesión; no obstante, no hay diferencias significativas para este grupo de especies.

Otros estudios, que describen la recuperación de especies esciófitas conforme aumenta la edad de desarrollo de los bosques (Nicotra et al. 1999; Leiva 2001; Ruschel 2009), mencionan que la estructura del dosel de bosques secundarios es más homogénea al ser comparada con los bosques primarios y por lo tanto la calidad de la luz que llega a los estratos bajos del bosque es mayor. Finegan (1992) y Clark

y Clark (2001) mencionan que la especies esciófitas tienen un crecimiento más lento que las especies heliófitas durables del dosel de los bosques secundarios jóvenes, por lo que necesitan mayores periodos de tiempo para terminar su establecimiento, por ende, estas especies se encuentran en gran cantidad en bosques secundarios maduros y bosques primarios. Welden et al. (1991) citados por Asquith (2002) menciona que las condiciones que brinda el bosque primario en cuanto a heterogeneidad de ambiente permite la presencia de especies con diferente grado de exigencias, induciendo la existencia de mayor diversidad y número de especies en comparación con los bosques secundarios.

En lo que respecta al comportamiento del área basal según grupo ecológico por estadio de sucesión de bosque, se determinaron diferencias significativas en relación a la edad ($p < 0,000001$) y la interacción edad - grupo ecológico ($p < 0,000001$), no hay diferencias entre grupos ecológicos ($p > 0,060180$) (anexo 11), en la figura 10 se observan los resultados.

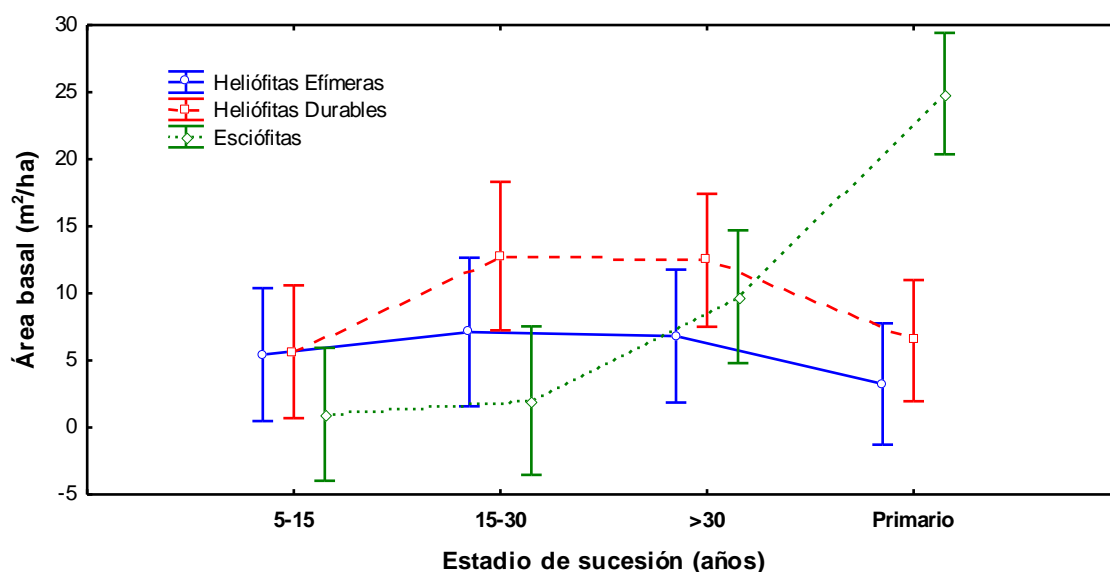


Figura 10. Área basal promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo ecológico para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

El grupo de las heliófitas durables presenta los valores en área basal superiores, ubicados en los estadios de 15 a 30 y mayores de 30 años; sin embargo, disminuye su área basal en el bosque primario, comportamiento similar presenta el grupo de las heliófitas efímeras, además, para ambos grupos ecológicos no hay diferencias significativas entre los diferentes estadios de sucesión ni entre ellos. Las especies esciófitas no difieren estadísticamente entre los estadios secundarios, muestran la tendencia de incrementar su área basal conforme avanza en edad el bosque, así, en el bosque primario se presenta su máximo en área basal, debido a la acumulación de un alto número de individuos de gran tamaño.

La razón por la cual se da una acumulación de especies esciófitas en el bosque primario en comparación con los bosques secundarios en estudio, resulta de la dinámica y continuo cambio estructural que sufren los bosques. Autores como Contreras y Pariona (2001), indican que en general, la tolerancia a la sombra se vincula con el estado de sucesión de un bosque, y destacan que los árboles que aparecen al inicio de la sucesión, después de producirse alguna alteración, generalmente son intolerantes a la sombra, conocidos como “heliófitas” pero por otra parte, existen árboles que tienen cierta tolerancia a la sombra y no requieren de grandes alteraciones para regenerarse (esciófitas). Conforme pasa el tiempo la tasa de remplazo se dará en forma progresiva, hasta que pasan muchos años y las condiciones de adaptación al medio favorecen a las especies con requerimientos menores de luz (Guariguata et al. 1997).

Algunas especies heliófitas efímeras presentes en los cuatro estadios de sucesión en estudio se tiene *Apeiba tibourbou*, *Castilla tunu*, *Luehea seemannii*, *Miconia multispicata*, *Miconia trinervia*, *Ochroma pyramidale*, *Palicourea guianensis*, *Spondias mombin*, *Trattinnickia aspera* y *Trichospermum galeotii*. Dentro de las heliófitas durables *Bombacopsis sessilis*, *Casearia arbórea*, *Chimarrhis latifolia*, *Cordia bicolor*, *Dendropanax arboreus*, *Ficus insípida*, *Hyeronima alchorneoides*,

Inga alba, *Jacaranda copaia*, *Simaba cedron*, *Tapirira myriantha* y *Xylopia sericophylla*. Y ejemplos de esciófitas son *Abarema adenophora*, *Brosimum guianense*, *Casearia sylvestris*, *Guatteria amplifolia*, *Gustavia brachycarpa*, *Heisteria acuminata*, *Lacistema aggregatum*, *Pleurothyrium golfodulcensis*, *Protium panamense*, *Sloanea zuliaensis*, *Tetrathylacium macrophyllum* y *Virola macrocarpa*.

Según los resultados obtenidos en el análisis estadístico (anexo 12), en lo que respecta a los grupos comerciales por estadio de sucesión, se determinaron diferencias significativas para el número de especies en relación a la edad del bosque ($p < 0,000000$), grupo comercial ($p < 0,000000$) y la interacción edad-grupo comercial ($p < 0,00804$) (figura 11).

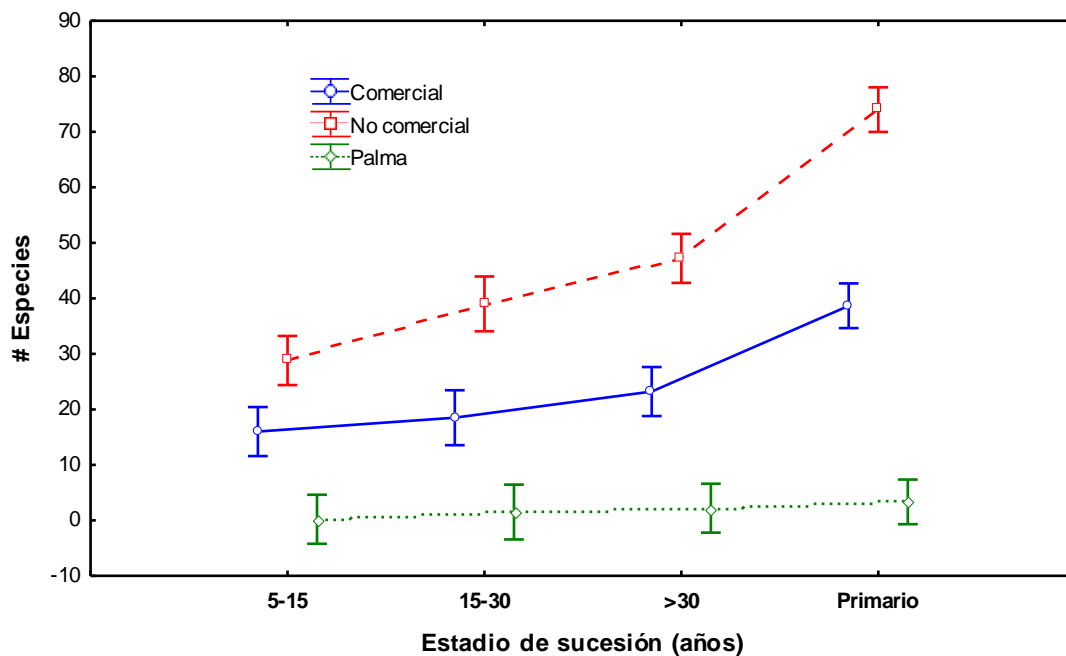


Figura 11. Número de especies promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo comercial para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

En general la tendencia del grupo comercial, no comercial y palmas, es al aumento del número de especies conforme la edad del bosque es mayor. El grupo de especies no comerciales presenta mayor riqueza en todos los estadios de sucesión, manifestando su máximo en el bosque primario con 39,2% de las especies de este grupo, difiere estadísticamente de los bosques secundarios. Las especies del grupo comercial de igual forma, agrupan la mayor cantidad de especies (40%) en el bosque primario, el cual difiere estadísticamente de los estadios secundarios.

El grupo de las palmas presenta el número de especies inferior, valores que no difieren estadísticamente entre los estadios; pese a, se presenta un leve aumento del número de especies al incrementar la edad del bosque; en el estadio de 5 a 15 años se encontró 1 especie: *Iriartea deltoidea*, de 15 a 30 años se detectó 4 especies *Astrocaryum alatum* y *A. standleyanum*, *Euterpe precatoria* y *Socratea exorrhiza*. En el estadio mayor a 30 años se halló 5 especies: *Astrocaryum standleyanum*, *Attalea butyracea*, *Bactris baileyana*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia*. El bosque primario albergó la mayor cantidad de especies de Arecaceae, un total de 7: *Astrocaryum standleyanum*, *Cryosophila guagara*, *Euterpe precatoria*, *Geonoma deversa*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia*.

Lamprecht (1990), Whitmore (1993), Berry (2002) y Asquith (2002), entre otros, han indicado que en los bosques tropicales, existen muchas especies, con lo cual la diversidad es enorme; sin embargo el número de individuos por especie es bajo, y en especial aquellas que son empleadas como comerciales. Solo en casos especiales como la formación de rodales o en bosques secundarios se podrá contar con una cantidad alta de individuos, aunque sean todos de una misma categoría de tamaño.

En lo que respecta al comportamiento del área basal por grupo comercial para los estadios de sucesión, se determinaron diferencias significativas (anexo 13) en relación a la edad del bosque ($p < 0,000003$), grupo comercial ($p < 0,000000$) y la interacción edad-grupo comercial ($p < 0,000011$) (figura 12).

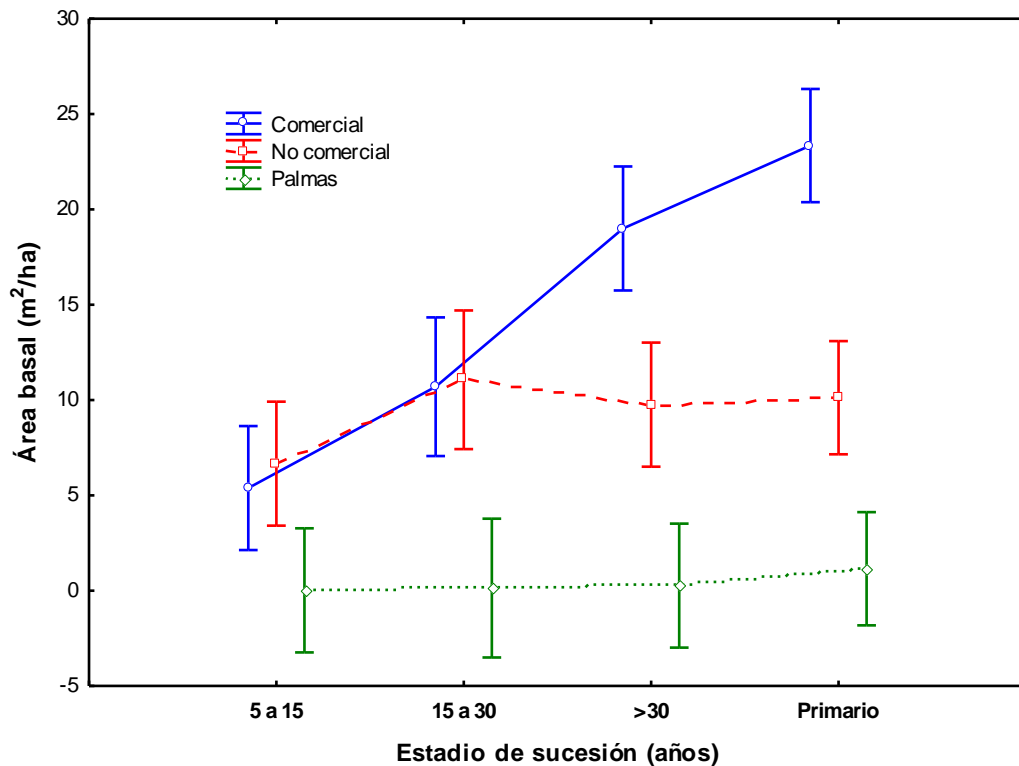


Figura 12. Área basal promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas Tukey por grupo comercial para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

El área basal para las especies comerciales se incrementa al avanzar en edad el bosque, presenta además, diferencias significativas entre los estadios de sucesión; sin embargo, las edades de 5 a 15 y 15 a 30 años no difieren respecto a los valores reportados para las especies no comerciales en esas mismas edades, especies que a partir del estadio mayor a 30 años sufre una disminución en área basal para aumentar levemente en el bosque primario. El grupo de las palmas muestra igual comportamiento del área basal con respecto al número de especies por estadio de

sucesión, ya que, presenta los valores más bajos de área basal, valores que no difieren estadísticamente entre las distintas edades del bosque.

Otros estudios determinan que en bosques secundarios el grupo de las especies comerciales, incrementa su área basal al aumentar la edad de los sitios, y que este grupo presenta los mayores porcentajes respecto al grupo de las no comerciales; sin embargo, enfatizan que el número de especies no comerciales siempre es mayor para los bosques analizados (Tenorio et al. 2009; Redondo et al. 2001; Pérez et al. 2001 y Redondo 1998).

El valor de área basal promedio para las especies del grupo comercial y no comercial de este estudio es de 33,47 m²/ha, valores altos comparados con los reportados (23,20 m²/ha) por Tenorio et al. (2009) en bosques primarios de la Zona Norte de Costa Rica; no obstante, ambos valores concuerdan con el obtenido por Finegan et al. (1996), citados por Louman et al. (2001), quienes reportan valores de área basal para bosques en Costa Rica que varían entre los 24 y 32 m²/ha, midiendo los árboles con *d* mayor o igual a 10 cm.

Es importante mencionar las especies comerciales que presentan mayor área basal para este estudio *Vochysia ferruginea*, *Caryocar costarricense*, *Brosimum utile*, *Vantanea barbourii*, *Spondias mombin*, *Luehea seemannii*, *Hyeronima alchorneoides*, *Symphonia globulifera*, *Peltogyne purpurea*, *Carapa nicaraguensis*, *Goethalsia meiantha*, *Terminalia amazonia*, *Laetia procera*, *Tetragastris panamensis*, *Virola koschnyi*, *Tapirira myriantha*, *Ficus insípida*, *Jacaranda copaia*, *Virola sebifera*, *Apeiba membranacea*, *Simarouba amara*, *Dialium guianense*, *Chimarrhis latifolia*.

En lo que respecta a la comerciabilidad de la madera es importante mencionar que es una característica subjetiva, la cual depende de varios factores, entre los cuales destacan sus características físicas y mecánicas, para determinado uso, así como la tecnología y gusto de las personas.

Estructura Vertical

En lo que respecta al comportamiento de las alturas máximas por estadio de sucesión, se puede observar en la figura 13 como estas se incrementan al avanzar en edad el bosque, mostrando el estadio primario la mayor altura ($p < 0,003$), además de presentar diferencias significativas con respecto al estadio de 5 a 15 años y 15 a 30 años. Entre los estadios secundarios no se presentaron diferencias significativas.

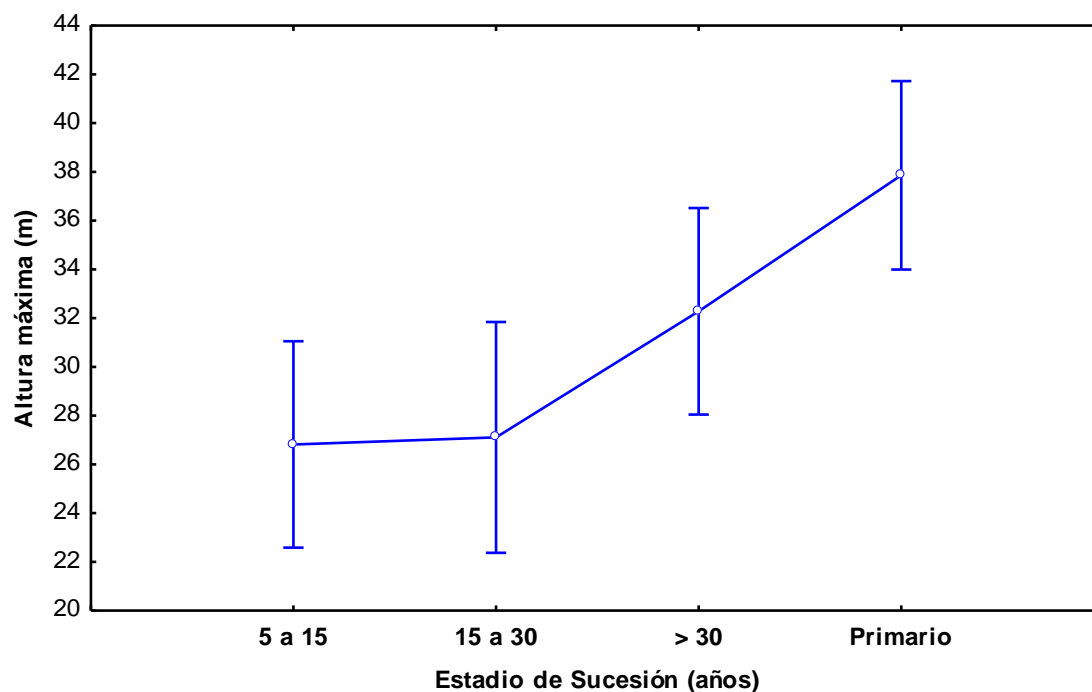


Figura 13. Altura máxima promedio, desviaciones estándar y comparaciones según pruebas tukey por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

Autores como Brown y Lugo (1990) y Dewalt et al. (2003) citados por Toledo et al. (2005) mencionan que en estudios similares de comparación de bosques secundarios con primarios, la tendencia es del aumento de la altura conforme avanza en edad el bosque; sin embargo, destacan que los bosques secundarios presentan un dosel más bajo respecto al bosque primario.

Los valores de la representación gráfica de la figura 13, se muestran en el cuadro 4.

Cuadro 4. Prueba de Tukey para la altura máxima promedio (Ht max), y pisos de altura para cuatro estadios de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica, 2011.

Estadio (años)	Ht max (m)	Desviación estándar	2/3 Ht max (m)	1/3 Ht max (m)
5-15	26,8a	4,0	17,9	8,9
15-30	27,1a	1,6	18,1	9,0
> 30	32,3ab	5,0	21,5	10,8
Primario	37,9b	5,5	25,2	12,6

Valores con las mismas letras son iguales estadísticamente. Pruebas realizadas con un 95% de confianza.

El número de individuos presentes en el piso superior y medio (Figura 14) presentan una tendencia similar, aumentando en el estadio de 15 a 30 años para luego disminuir en la edad mayor a 30 años y en el bosque primario, contrario al comportamiento del piso inferior, donde se presenta una disminución de los individuos en la edad de 15 a 30 años para luego aumentar el número de individuos en el estadio mayor a 30 años y en el bosque primario.

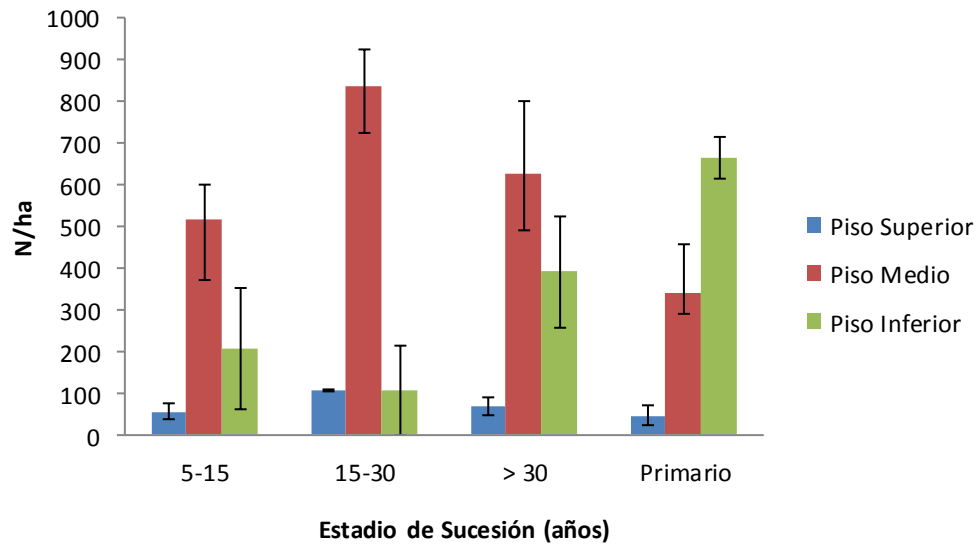


Figura 14. Número de individuos (N/ha) por piso de altura (m), desviaciones estándar por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

La predisposición del aumento de individuos en el piso inferior conforme aumenta la edad del bosque se puede explicar basándose en el comportamiento de los grupos ecológicos, ya que en las partes bajas del bosque la iluminación es más reducida (Richards 1996), por lo que es de esperarse que estas condiciones ambientales determinen funciones biológicas en las especies arbóreas que se establecen en los diferentes estratos. Anteriormente se mencionó que el número de especies del grupo esciófito aumentaba a mayor edad del bosque, y una de las principales características de este grupo es presentar una altura inferior (dosel bajo o sotobosque) con respecto a las especies pertenecientes a los demás grupos ecológicos.

Es de esperar que conforme aumenta la edad de desarrollo de los bosques secundarios jóvenes (< 40 años), la estructura del dosel sea mucho más homogénea al ser comparada con los bosques primarios (Nicotra et al. 1999); sin embargo, para el presente estudio, esta tendencia según el número de especies por piso de altura en cada estadio de sucesión (Figura 15), se refleja para edades mayores a 30 años.

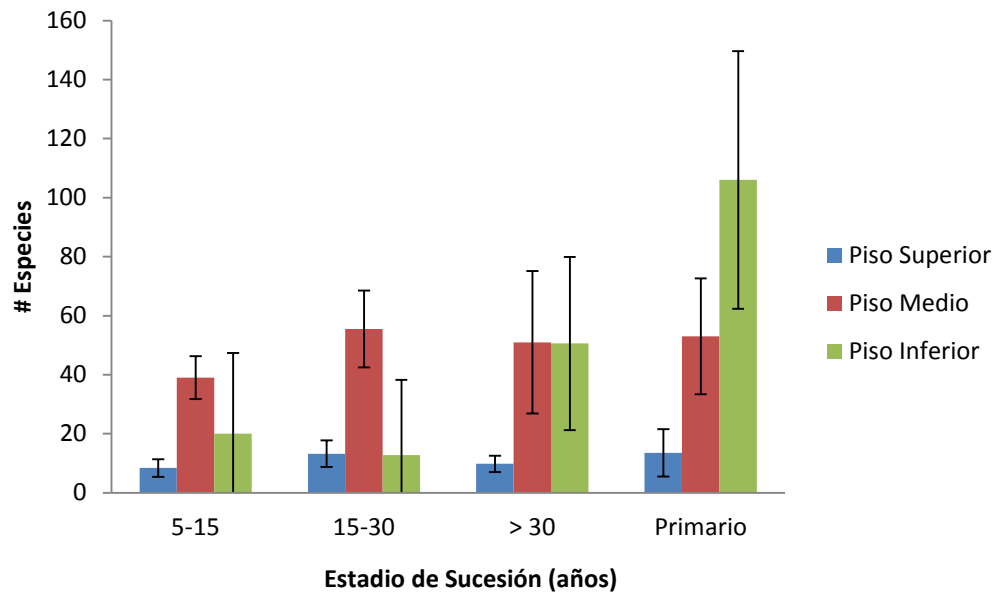


Figura 15. Número de especies (0,05 ha) por piso de altura (m), desviaciones estándar por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, 2011.

Los estadios de 5 a 15 y 15 a 30 años presentan un mayor número de especies en el piso medio, debido probablemente al mayor número de individuos que se muestran en este piso. En el piso inferior se da un aumento del número de especies al avanzar los años del bosque; sin embargo, en el estadio de 15 a 30 años esta cantidad disminuye. En general para el piso medio no se presentan diferencias grandes conforme la edad del bosque se incrementa.

Para el estadio mayor de 30 años y el bosque primario se observa un aumento considerable del número de especies en el piso inferior, debido principalmente a que los bosques al crecer se asemejan estructuralmente a los bosques maduros, lo que genera que exista una mayor cantidad de área en el sotobosque con condiciones ideales de crecimiento para un grupo de especies determinado según requerimientos de luz, lo cual podría explicar la gran proporción de especies que se establecen (esciófitas). De esta forma el dosel de rodales secundarios puede ser remplazado por especies esciófitas semejantes a la de bosques primarios, y que se establecen

generalmente en el sotobosque (Finegan 1993; Finegan 1996; Guariguata et al.1997; Ruschel 2009); no obstante, durarían cientos de años para que un bosque secundario alcance la composición florística de uno primario (Guariguata y Ostertag 2002).

Productividad potencial de los estadios de sucesión

A través de este análisis se pretende pronosticar la productividad potencial de los tipos de bosque, en cuanto al posible número de árboles Deseables Sobresalientes (DS) y su área basal. Aunque no se cuente con la información necesaria para cuantificar de forma real y exacta esta productividad, el fin es establecer una aproximación de la existencia de individuos de especies deseables. En el cuadro 5 se expone la cantidad de DS por estadio de sucesión.

Cuadro 5. Posible número de árboles* sobresalientes (N/ha) y área basal (m²/ha) con pruebas de Tukey para cuatro estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio (años)	N (ha)	Desviación estándar	G (m ² /ha)	Desviación estándar
5 a 15	53a	21,3	3,11a	2,0
15-30	72ab	24,1	5,09ab	3,2
Mayor de 30	88b	8,3	7,2b	1,5
Primario	79ab	7,1	6,75b	1,4

Valores con las mismas letras son iguales estadísticamente.

Pruebas realizadas con un 95% de confianza.

*Diámetros ≥ 10 cm

En lo que respecta al número de DS (ha), se determinaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre el estadio de 5 a 15 años y el mayor a 30 años, ambos estadios no difirieron respecto al estadio de 15 a 30 años y el bosque primario. Comportamiento contrario para el área basal ($p < 0,05$), el cual presentó diferencias significativas entre el estadio de 5 a 15 con el bosque mayor a 30 años y el primario, siendo igual al

estadio de 15 a 30 años. Ambas variables muestran valores superiores en los bosques mayores a 30 años y primarios.

El estadio de sucesión en el cual se presentaron mayor cantidad de sub parcelas sin un posible DS fue el estadio de menor edad (47 unidades vacías), esto se explica por ser el estadio con menor número de árboles en las categorías diamétricas superiores a 10 cm y el que presenta mayor número de árboles en la categoría inferior a 10 cm; además, presenta el menor número de individuos comerciales.

El estadio secundario con edad superior a los 30 años muestra la mayor cantidad de sub parcelas ocupadas por posibles DS, así como la mayor área basal (7,2 m²/ha), seguido por el bosque primario con 79 posibles DS. La cantidad de DS según grupo ecológico se muestra en el cuadro 6.

Cuadro 6. Posible número de árboles* sobresalientes (N/ha) y área basal (m²/ha) por grupo ecológico para cuatro estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio (años)	Gremio Ecológico					
	Heliófita efímero		Heliófita durable		Esciófita	
	N	G	N	G	N	G
5 a 15	7	0,61	42	2,30	4	0,20
15-30	14	0,86	55	4,11	4	0,12
Mayor de 30	31	1,96	30	3,13	27	2,10
Primario	6	0,31	21	2,10	52	4,34

*Diámetros ≥ 10 cm

Para los bosques secundarios jóvenes de 5 a 15 y 15 a 30 años los posibles DS pertenecen en su mayoría al grupo de las heliófitas durables, disminuyendo el número de individuos y área basal marcadamente en el grupo de las esciófitas. Comportamiento contrario para el bosque primario el cual concentra la mayoría de sus individuos en el grupo de las esciófitas.

Lamprecht (1990) menciona que 40 individuos/ha es el valor de ocupación mínimo para asegurar próximas cosechas y Louman et al. (2001) destaca que valores de 33 individuos/ha cumple los mismos objetivos. Según estos criterios los cuatro estadios de sucesión analizados aseguran el aporte de DS para ser aprovechados en los siguientes años; sin embargo, es de gran importancia considerar que los DS elegidos para este análisis simplemente cumplen con los requisitos de ser especies comerciales y poseer un diámetro mayor a 10 cm y menor al diámetro mínimo de corta.

Según literatura, para determinar la productividad potencial de un bosque, un DS debe cumplir con criterios de selección cuantificables solamente en el sitio de estudio, criterios como: presentar un solo eje, sano, bien formado, con una sección recta de por lo menos 4 m de largo, libre de defectos, deformaciones o nudos grandes, poseer una copa bien formada y vigorosa (Quesada 2003; Hutchinson 1993), ya que según Quesada (2003) la toma de decisiones se debe basar en buena medida sobre el análisis de la posición y forma de copa de los DS.

A parte del desconocimiento de los valores de otras variables cuantificables para la selección de DS, existen estudios que mencionan que los bosques secundarios jóvenes no proporcionan los DS suficientes para asegurar próximas cosechas, siendo necesaria la aplicación de tratamientos que induzcan tanto el establecimiento como regeneración de especies comerciales (Lamprecht 1990; Louman et al. 2001; Morales 2010). Lo que contradice los resultados obtenidos, por ende lo que conviene es realizar un análisis afondo de todas las variables necesarias para la selección de los DS.

Estado de conservación de los bosques

De las 519 especies analizadas, en la literatura se reportan 37 como endémicas, 2 vedadas (*Anthodiscus chocoensis* y *Caryodaphnopsis burgeri*), 1 incluida en CITES (2008) y 45 especies categorizadas con algún tipo de peligro según la UICN (2008) y Estrada et al. (2005).

Las especies endémicas (Aguilar y Cornejo 2011; GRUAS 2007) representan 7,13% del total en estudio, están distribuidas en todos los estadios de sucesión pero la mayor cantidad de especies e individuos se encuentran en el bosque primario. Las especies son: *Aiouea obscura*, *Ardisia dunlapiana*, *Bourreria rinconensis*, *Caryodaphnopsis burgeri*, *Coccoloba standleyana*, *Desmopsis heteropetala*, *Desmopsis verrucipes*, *Duguetia confusa*, *Duroia costaricensis*, *Faramea suerrensis*, *Ficus osensis*, *Guarea aguilarii*, *Guatteria púdica*, *Hirtella lemsii*, *Inga bella*, *Inga jimenezii*, *Inga litoralis*, *Licania operculipetala*, *Licaria pergamentacea*, *Meliosma donnellsmithii*, *Miconia osaensis*, *Mortoniiodendron cauliflorum*, *Ocotea multiflora*, *Ouratea rinconensis*, *Parathesis acostensis*, *Pleurothyrium golfodulcensis*, *Pleurothyrium pauciflorum*, *Pouteria lecythidicarpa*, *Ruptiliocarpon caracolito*, *Sapium allenii*, *Sloanea guapilensis*, *Solanum rubidum*, *Talauma gloriensis*, *Unonopsis osae*, *Unonopsis theobromifolia*, *Vachellia allenii* y *Williamodendron glaucophyllum*.

Es importante destacar que la Península de Osa y el Golfo Dulce por razones geográficas, ambientales e históricas presentan uno de los niveles de endemismo y diversidad más altos del planeta (Lobo y Bolaños 2005). A nivel de plantas se han registrado alrededor de 2400 especies en la zona y se ha calculado la existencia de unas 750 especies de árboles (Quesada et al. 1997), muchos de ellos amenazados por la sobrexplotación maderera o pérdida de hábitat. Por esto existen diversos esfuerzos para promover la conservación y asegurar la existencia de las especies, basados en el estudio de la probabilidad de extinción de una especie en las

circunstancias actuales y a través de la asignación de categorías de amenaza a las especies (UICN 2001; CITES 2008). Las diferentes categorías del estado de conservación de las especies analizadas en este estudio se muestran en el cuadro 7.

El Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica, estableció en enero de 1997 el Decreto Ejecutivo de Veda N° 25700-MINAE (MINAE 1997), el cual basado en argumentos técnicos, expone, los riesgos que puede provocar en la continuidad y permanencia de las especies, su uso indiscriminado. De las 18 especies forestales incluidas en este decreto, solamente: *Anthodiscus chocoensis* (2 árboles/ha) y *Caryodaphnopsis burgeri* (4 árboles/ha) se encuentran en este estudio, ambas presentes en el bosque primario. En Costa Rica, *A. chocoensis* solo se ha reportado en Golfito y en la Península de Osa, se le conoce también en Colombia y Panamá (Jiménez 1999). *C. burgeri* es endémica, conocida únicamente en la costa pacífica, específicamente en Santa Rosa de Puriscal, Fila San Jerónimo-Acosta, Golfito y Península de Osa (Jiménez 1999).

Un aspecto muy importante de considerar es que Costa Rica, en el Código de Prácticas (Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales) define la forma de intervenir el bosque, con el fin de cumplir con el objetivo privado y público de manejo pero que a la vez garantice el menor impacto posible sobre el ecosistema, siguiendo los Principios, Criterios e Indicadores para Manejo de Bosques Naturales. En el Principio 2 de este código: Sobre el mantenimiento de las funciones ecosistemáticas del bosque natural disetáneo, se establece en el Criterio 2.2: “De mantenimiento de la condición disetánea del bosque natural”, los criterios para la selección de árboles a cosechar, donde una de las características que deben cumplir estos árboles es que no pueden pertenecer a una especie con una abundancia menor o igual a 0,3 árboles por hectárea (especies poco abundantes), según lo estimado por el inventario preliminar de los árboles con $d \geq 30$ cm. Este punto del criterio aunque no fue definido estrictamente como regla para conservar el estado de

las especies en Costa Rica, es una medida indirecta para velar por la protección y conservación de las especies. Como lo demuestra este estudio la mayoría de especies del país no cumplen esta condición.

CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres), es un acuerdo internacional entre diferentes países que tiene como finalidad velar por que el comercio internacional de especímenes de animales y plantas silvestres, no constituya una amenaza para su supervivencia (CITES 2011). Según este acuerdo *Caryocar costaricense* es la única especie incluida en el apéndice II, el cual incluye a las especies que no necesariamente están en peligro de extinción; pero su comercio debe controlarse para no amenazar su supervivencia. El comercio de las especies incluidas en el Apéndice II puede autorizarse, si se concede un permiso de exportación o un certificado de reexportación (CITES 2011). Se encontraron árboles de *Caryocar costaricense* en los estadios de 15 a 30 años, mayor a 30 años y en bosque primario con 4, 6 y 20 árboles /ha respectivamente.

Cuadro 7. Estado de conservación de especies según Decreto 25700, CITES (2008), IUCN (2008), Estrada et al. (2005) y endémicas (Aguilar y Cornejo, 2010; GRUAS II, 2007) por estadio de sucesión del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio (años)	Nombre científico	Endémicas	Vedadas DE - 25700	CITES 2008	UICN 2008	Estrada et al..2005	N*	
5-15	<i>Balizia elegans</i>					VU	6	
	<i>Brosimum utile</i>					VU	9	
	<i>Cedrela odorata</i>					VU	1	
	<i>Ceiba pentandra</i>					VU	1	
	<i>Chaunochiton kappleri</i>					EN	3	
	<i>Peltogyne purpurea</i>					VU	1	
	<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i>	x					1	
	<i>Protium panamense</i>					LR/NT	9	
	<i>Qualea polychroma</i>					NT	1	
	<i>Tachigali versicolor</i>					EN	2	
	<i>Terminalia amazonia</i>					VU	36	
	<i>Vachellia allenii</i>	x					1	
<i>Virola surinamensis</i>					EN	2		
15-30	<i>Aegiphila panamensis</i>					VU	8	
	<i>Astrocaryum alatum</i>					LR/NT	5	
	<i>Bourreria rinconensis</i>	x					7	
	<i>Caryocar costaricense</i>			II		VU	VU	2
	<i>Cecropia obtusifolia</i>					LR/LC		2
	<i>Cedrela odorata</i>					VU	2	
	<i>Ceiba pentandra</i>					VU	1	
	<i>Guarea tonduzii</i>					LR/NT	4	
	<i>Ilex skutchii</i>					NT	1	
	<i>Inga litoralis</i>	x				EN	25	
	<i>Meliosma donnellsmithii</i>	x					1	
	<i>Parathesis acostensis</i>	x					1	
	<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i>	x					1	
	<i>Protium panamense</i>					LR/NT	2	
	<i>Stemmadenia donnell smithii</i>						LC	1
	<i>Terminalia amazonia</i>						VU	67
	<i>Unonopsis theobromifolia</i>	x						3
<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	x						3	
<i>Zanthoxylum panamense</i>						EN	6	

*Número de individuos por especie, VU= Vulnerable, EN= En peligro, NT=Casi amenazada, LC=Preocupación menor, LR/NT=Casi amenazada, LR/LC= Preocupación menor, CR= Peligro crítico.

Continúa cuadro 7.

Estadio (años)	Nombre científico	Endémicas	Vedadas DE - 25700	CITES 2008	UICN 2008	Estrada et al..2005	N*
	<i>Batocarpus costaricensis</i>					VU	1
	<i>Brosimum utile</i>					VU	27
	<i>Caryocar costaricense</i>			II	VU	VU	3
	<i>Coccoloba standleyana</i>	x					3
	<i>Couratari guianensis</i>				VU	EN	1
	<i>Dicranostyles ampla</i>					EN	1
	<i>Duguetia confusa</i>	x					3
	<i>Guarea aguilarii</i>	x					3
	<i>Guatteria pudica</i>	x					1
	<i>Inga bella</i>	x			EN		16
	<i>Inga jimenezii</i>	x			EN		3
	<i>Inga litoralis</i>	x			EN		10
	<i>Licania operculipetala</i>	x					6
	<i>Miconia osaensis</i>	x					5
Mayor a 30	<i>Ocotea multiflora</i>	x					3
	<i>Oxandra venezuelana</i>					VU	2
	<i>Parathesis acostensis</i>	x					1
	<i>Peltogyne purpurea</i>					VU	6
	<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i>	x					1
	<i>Pleurothyrium pauciflorum</i>	x					2
	<i>Protium panamense</i>				LR/NT		1
	<i>Stemmadenia donnell smithii</i>					LC	1
	<i>Tabebuia chrysantha</i>					VU	3
	<i>Tachigali versicolor</i>					EN	5
	<i>Terminalia amazonia</i>					VU	15
	<i>Terminalia oblonga</i>					VU	1
	<i>Vachellia allenii</i>	x					1
	<i>Vantanea barbourii</i>					EN	43
	<i>Virola surinamensis</i>				EN		4
	<i>Zanthoxylum panamense</i>				EN		6
Primario	<i>Aiouea obscura</i>	x			EN		2
	<i>Anthodiscus chocoensis</i>	x					1
	<i>Ardisia dunlapiana</i>	x					8
	<i>Batocarpus costaricensis</i>					VU	9
	<i>Cecropia obtusifolia</i>				LR/LC		1
	<i>Ceiba pentandra</i>					VU	1

Continua cuadro 7.

Estadio (años)	Nombre científico	Endémicas	Vedadas DE - 25700	CITES 2008	UICN 2008	Estrada et al..2005	N*	*Número de individuos
	<i>Brosimum utile</i>					VU	18	duos
	<i>Capparidastrium discolor</i>				LR/NT		1	por
	<i>Caryocar costaricense</i>			II	VU	VU	14	espe
	<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>	x	x			CR	2	cie,
	<i>Cecropia obtusifolia</i>				LR/LC		1	VU=
	<i>Ceiba pentandra</i>					VU	1	Vuln
	<i>Chaunochiton kappleri</i>					EN	2	erabl
	<i>Coccoloba standleyana</i>	x					10	e,
	<i>Couratari guianensis</i>				VU	EN	1	EN=
	<i>Crossopetalum parviflorum</i>				LR/NT		2	En
	<i>Cryosophila guagara</i>				LR/NT		2	peligr
	<i>Desmopsis heteropetala</i>	x					1	o,
	<i>Desmopsis verrucipes</i>	x					1	NT=
	<i>Duguetia confusa</i>	x					17	Casi
	<i>Duroia costaricensis</i>	x					3	amen
	<i>Dussia macrophyllata</i>					VU	1	azad
	<i>Faramea suerrensis</i>	x					2	a,
	<i>Ficus osensis</i>	x					1	LC=P
Primario	<i>Guarea tonduzii</i>				LR/NT		15	reocu
	<i>Guatteria pudica</i>	x					1	pació
	<i>Hirtella lemsii</i>	x					2	n
	<i>Humiriastrum diguense</i>					VU	2	meno
	<i>Inga jimenezii</i>	x			EN		1	r,
	<i>Inga litoralis</i>	x			EN		3	LR/N
	<i>Licania operculipetala</i>	x					2	T=Ca
	<i>Licaria pergamentacea</i>	x					1	si
	<i>Maranthes panamensis</i>					VU	1	amen
	<i>Minquartia guianensis</i>				LR/NT	VU	1	azad
	<i>Mortoniiodendron cauliflorum</i>	x					1	a,
	<i>Ocotea multiflora</i>	x					1	LR/L
	<i>Ouratea rinconensis</i>	x					1	C=
	<i>Oxandra venezuelana</i>					VU	2	Preo
	<i>Parathesis acostensis</i>	x					4	cupa
	<i>Peltogyne purpurea</i>					VU	14	ción
	<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i>	x					1	meno
	<i>Pleurothyrium pauciflorum</i>	x					1	r,
	<i>Pouteria fossicola</i>					VU	3	CR=

Continúa cuadro 7.

Estadio (años)	Nombre científico	Endémicas	Vedadas DE - 25700	CITES 2008	UICN 2008	Estrada et al..2005	N*	
Primario	<i>Pouteria lecythidicarpa</i>	x					3	
	<i>Protium panamense</i>				LR/NT		11	
	<i>Qualea polychroma</i>					NT	16	
	<i>Quararibea platyphylla</i>				EN		2	
	<i>Rinorea crenata</i>				LR/NT		1	
	<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>	x				VU	2	
	<i>Sapium allenii</i>	x					5	
	<i>Sloanea guapilensis</i>	x					2	
	<i>Solanum rubidum</i>	x					1	
	<i>Tachigali versicolor</i>						EN	13
	<i>Talauma gloriensis</i>	x						1
	<i>Terminalia amazonia</i>						VU	2
	<i>Tocoyena pittieri</i>					VU		2
	<i>Unonopsis osae</i>	x						5
	<i>Unonopsis theobromifolia</i>	x						20
	<i>Vachellia allenii</i>	x						17
	<i>Vantanea barbourii</i>						EN	12
	<i>Vatairea lundelli</i>						VU	1
	<i>Virola surinamensis</i>					EN		15
	<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	x						5

*Número de individuos por especie, VU= Vulnerable, EN= En peligro, NT=Casi amenazada, LC=Preocupación menor, LR/NT=Casi amenazada, LR/LC= Preocupación menor, CR= Peligro crítico.

La lista roja de especies amenazadas de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), es considerada como la fuente de información más completa acerca del estado de conservación mundial de las especies vegetales y animales. Se basa en un sistema objetivo de evaluación del riesgo de extinción de una especie. Las especies en peligro crítico (CR), en peligro (EN) o vulnerables (VU) se describen colectivamente como amenazadas (UICN 2011). Según esta lista y el estudio sobre la “Evaluación y categorización del estado de la conservación de plantas de Costa Rica” realizado por Estrada et al. (2005). Para este estudio un 8,67% de las especies presentaron algún grado de amenaza, la mayor cantidad de

estas especies se ubican en los bosques primarios (31); a pesar de, los bosques secundarios albergan gran cantidad, las cuales aumentan (11, 13 y 19 especies), conforme el estadio de sucesión es mayor.

En general las áreas con mayor número de especies endémicas y con algún grado de amenaza se concentran en los bosques primarios, específicamente en los sitios de Bahía Chal y Mogos, ubicados en los alrededores de Río Rincón, donde, según Quesada et al. (1997), Maldonado (1997) y Aguilar (2010) citados por Morales (2010) se concentra la mayor diversidad florística y endemismo de la Península de Osa.

Conclusiones

El índice de importancia familiar, permitió separar en dos grupos la cronosecuencia de bosques analizados. El primer grupo, el bosque primario, dominado por las familias Moraceae, Fabaceae, Arecaceae, Myristicaceae y Clusiaceae, representadas en su mayoría por especies esciófitas, característica típica de los bosques maduros. La segunda agrupación conformada por los tres estadios secundarios, relacionados por las familias Tiliaceae, Rubiaceae y Flacourtiaceae, constituidas principalmente por especies herbáceas de crecimiento rápido.

El bosque primario presentó la mayor diversidad según el índice Alpha de Fisher y Shannon – Wiener, además de ser el estadio más mezclado, sin embargo, los estadios secundarios al incrementar su edad, tienden a alcanzar valores similares a estos, aumentando el estado de mezcla, diversidad y riqueza de especies.

El análisis de correspondencia realizado con base en el IVI de las especies, ubicó las unidades de muestreo situadas al Norte de la Península de Osa (Bahía Chal y Mogos) sobre el eje X del gráfico, y agrupó las unidades situadas al Sur de la Península de Osa (Rio Piro y Matapalo) debajo de este eje. Esta separación de agrupaciones, refleja el comportamiento de las especies según sus necesidades climáticas: la temperatura promedio anual, humedad y disponibilidad de agua principalmente, definiendo su distribución geográfica; de esta manera, las especies que se ubicaron al sur de la Península de Osa, se desarrollan o presentan necesidad de un ambiente con mayor humedad y temperatura.

Los bosques secundarios tienden a recuperar su composición florística y estructura, conforme aumenta la edad de sucesión, en relación con el bosque primario. Este comportamiento se refleja en el análisis de correspondencia donde unidades del estadio secundario mayor a 30 años se agruparon con las unidades de bosque primario.

La distribución diamétrica en cuanto al número de individuos por hectárea para la mayoría de especies en los cuatro estadios de sucesión, presentó una curva que se asemeja en forma típica a una J invertida. Esta característica permite asegurar la viabilidad de las poblaciones de las especies y muestra la tendencia del bosque a entrar en equilibrio.

Las especies heliófitas efímeras dominaron los primeros estadios de sucesión; no obstante, conforme aumento la edad del bosque, estas disminuyeron, y el número de especies heliófitas durables y esciófitas se incrementó, alcanzando estas últimas, los valores superiores en el bosque primario, este comportamiento de especies según grupo ecológico mostró la tendencia natural de las especies en cuanto a las etapas de colonización.

Los bosques primarios de la Península de Osa, concentran el mayor número de especies endémicas y con algún grado de amenaza, posiblemente por sus características y aislamiento con respecto a otras áreas con bosques, estos ecosistemas tienen alta fragilidad de conservación, y su flora constituye una reserva de mucha importancia a nivel mundial.

Recomendaciones

Utilizar las parcelas ya establecidas, para realizar tanto estudios acerca de la dinámica en crecimiento como mortalidad y reclutamiento de las especies, en los distintos estadios de sucesión, con el fin de aportar información en el proceso de silvigénesis, he intentar predecir el comportamiento de las especies a futuro. Con esta información se conseguiría tomar decisiones acerca de políticas o estrategias de conservación de las especies con poca probabilidad de mantenerse en el tiempo.

Emplear correctamente la metodología de Hutchinson (1993) para la selección de los Deseables Sobresalientes, esto con el fin de obtener la información idónea para el análisis de la productividad de los bosques.

Incluir estudios del comportamiento y dinámica de especies no maderables en el desarrollo de los bosques secundarios, con el propósito de generar información acerca de los beneficios y posibilidades de comercialización de estos productos, como una opción más, a aparte del uso de madera comercial.

Bibliografía

Acosta Vargas, LG. 1998. Análisis de la composición florística y estructura para dos tipos de bosque según gradiente altitudinal en la Zona Protectora la Cangreja, Puriscal. Práctica de especialidad. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 86 p.

Aguilar, H. 2011. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques tropicales en la Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 67p.

Aguilar, R y Cornejo, X. 2011. Plants endemic to the Osa Peninsula (en línea). The New York Botanical Garden. Consultado 11 nov 2011. Disponible en <http://sweetgum.nybg.org/osa/endemics.php>

Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In: Biología y conservación de bosques neotropicales. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 377 – 406 p.

Baltodano, J. 2009. Décimo tercer Informe Estado de la Nación en Desarrollo Humano Sostenible. Informe Final: Bosque, Cobertura y uso forestal. (en línea). Consultado 02 dic. 2010. Disponible en <http://unpan1.un.org/intradoc/groups/public/documents/ICAP/UNPAN029939.pdf>

- Barrantes, G. 2000. Aplicación de incentivos a la conservación de la biodiversidad en Costa Rica (en línea). CR. Consultado 10 dic 2010. Disponible <http://www.inbio.ac.cr/es/biod/estrategia/Paginas/PDF/Pago%20de%20Servicios%20Ambientales/PSA%20Estudio%20Caso%20CR.pdf>.
- Berti, G. 2001. Estado actual de los bosques secundarios en Costa Rica: perspectivas para su manejo. (en línea). Revista Forestal Centroamericana. 35 (1): 29-34. Consultado 29 nov 2010. Disponible en <http://web.catie.ac.cr/información/RFCA/>.
- Berry, P. E. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de baja. En: Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago, CR. LUR. p. 83-96.
- Brown, S; Lugo, A. E. 1994 Rehabilitation of tropical lands: A key to sustaining development. Restorat. Ecol. 2: 97-111.
- Budowski, G. 2000. Los bosques secundarios en el mundo: como comparar su manejo con bosques primarios y con plantaciones. En: Seminario sobre avances en el manejo de los bosques secundarios en Costa Rica. (ITCR. 2000. Cartago, Costa Rica). 1-4 p.
- Calvo, J; Sánchez, A. 2007. Estudio de Monitoreo de Cobertura Forestal de Costa Rica 2005 (en línea). Consultado 02 dic. 2010. Disponible <http://www.sirefor.go.cr>

- Cascante, A; Estrada, A. 2001. Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica (en línea). *Revista Biología Tropical*. 49(1): 213 – 225. Consultado 27 nov 2010. Disponible en http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S003477442001000100020&script=sci_abstract
- Castillo Ugalde, M. 2002. Caracterización y valoración de la comunidad herbácea en los bosques secundarios de la Región Huetar Norte de Costa Rica. Informe Final de Proyecto. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 55p.
- CATIE, 1991. Guácimo *Guazuma ulmifolia* Especie de árbol de uso múltiple en América Central. CATIE, Serie Técnica Informe Técnico no. 165. Turrialba, Costa Rica. 71 pp.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life – history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315 – 344 p.
- Clark, D.A; Clark, D.B. 2001. *Getting to the canopy: Tree height growth in a Neotropical Rain Forest*. *Ecology*. 82(5): 1460-1472.
- Clark, D.A; Clark, D.B; Rich, P.M; Weiss, S.; Oberbauer, S.F. 1996. Landscape-scale analyses of forest structure and understory light environments in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 26: 747-757.
- Contreras, F; Pariona, W. 2001. Guía de silvicultura para bosques tropicales de Bolivia. BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia. 1-81p.

- Denslow, J.S; Guzman, S. 2000. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *J. Veg. Sci.* 11: 201-212.
- Dewalt, S. J; Maliakal; Denslow, J. S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management.* 182:139–151.
- Emrich, A; Pokorny, B; Sepp, C. 2000. Importancia del manejo de los bosques secundarios para la política de desarrollo. Trads. A Carrillo y P Spittler. Eschborn, DE. GTZ. 98p.
- Estrada Chavarría, A; Rodríguez González, A; Sánchez González, J. 2005. Evaluación y Categorización del Estado de Conservación de Plantas en Costa Rica. (en línea). San José, CR. Museo Nacional de Costa Rica. 229 p. Consultado el 11 nov. 2011. Disponible en: http://documentacion.sirefor.go.cr/archivo/CBM/categorizacion/categorizacion_especies.pdf
- Fedlmeier, C. 1996. Desarrollo de bosques secundarios en zonas de pastoreo abandonadas de la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Ph. D. Traducción O. Murrillo. Gottingen, DE, Universidad de Georg-August. 177 p.
- Ferreira, C. M.; Finegan, B.; Kanninen, M.; Delgado, L. D.; 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. The Management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.

Finegan, B. 1993. Bases Ecológicas de la Silvicultura. In: VI Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales. CATIE, Turrialba, C.R. 229 p.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends. Ecol. Evol.* 11: 119-124.

Finegan, B. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques húmedos tropicales secundarios. En *Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina*. Pucalpa, Perú.

Finegan, B; Delgado, D. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques tropicales. 1. Los ambientes forestales tropicales y el ajuste de las especies vegetales. 2. Comunidades de bosques tropicales: historia, perturbación y el efecto del ambiente físico. *Apuntes del curso Manejo y silvicultura de los bosques tropicales. Curso. 1998. Turrialba. C.R, CATIE. 14 – 19 p.*

González Jiménez, E. 1990. Estudio estructural y de composición en dos tipos de bosques de la zona norte húmeda de Costa Rica, y sus posibilidades de manejo. Tesis de licenciatura. Heredia, CR, Universidad Nacional. 149 p.

Guariguata, M.R; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 591 – 624 p.

Guariguata, M. R.; Arias-Le Claire, H.; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotrópica* 34(3): 405-415.

Guariguata, M; Chazdon, R; Denslow, J; Dupuy, J. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132:107-120.

Hartshorn, G. S; Hammel, B.E. 1994. Vegetation types and floristic patterns, p.73-89. En L. McDade, K.S; Bawa, H. A; Hespeneide, G. S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago, Chicago, Illinois.

Hernández Salas, Z. 1999. Cronosecuencia del bosque seco tropical en el Parque Nacional Palo Verde, Bagaces, Costa Rica. *Práctica de especialidad*. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 72 p.

Houghton RA (1991) Tropical deforestation and atmospheric carbon dioxide. *Climatic Change* 19: 99-118.

Hutchinson, I. 1993. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: caso de Pérez Zeledón, Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 2: 13 – 18.

IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, UK). 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. (en línea). Cambridge, UK. Consultado 11 nov 2011. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/>

- Jiménez, Q. 1998. Árboles Maderables en peligro de Extinción en Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 163 p.
- Kappelle, M; et al. 2002. Ecosistemas del área de Conservación Osa (ACOSA). Heredia, CR. INBIO. 249p.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Trad. A Carrillo. Eschborn, AD. GTZ. 335 p.
- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotrópica*. 29 (1): 29-37.
- Leiva, J. 2001. Comparación de las estrategias de regeneración natural entre los bosques primarios y secundarios en las zonas bajas del atlántico costarricense. Práctica de especialidad. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 102 p.
- Lobo, J; Bolaños, F (eds). 2005. Historia Natural de Golfito. INBio, 1ed. Heredia, Costa Rica. 264p.
- Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados tropicales con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. 265 p.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 179 p.

- Maldonado, T. 1997. Uso de la tierra y fragmentación de bosques. Algunas áreas críticas en el Área de Conservación Osa, Costa Rica. Centro de Estudios Ambientales y Políticas Fundación Neotrópica. San José, CR. 71 p.
- Manzanero Cano, M. 1999. Evaluación de la estructura y composición florística de la sucesión secundaria en áreas disturbadas, Bosque Húmedo subtropical en la concesión forestal comunitaria de Carmelita, San Andrés, Peten. Tesis de Licenciatura. Petén, GT. Universidad de San Carlos de Guatemala. 190 p.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales, veinte años de investigación. (en línea). Scielo. 28 (10): 581-589. Consultado 29 nov 2010. Disponible en http://www2.bvs.org.ve/scielo.php?pid=S0378-18442003001000006&script=sci_arttext
- Melo Cruz, O; Vargas Ríos, R. 2003. Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. Ibagué, CO, Universidad de Tolima. 183 p.
- MINAE (Ministerio del Ambiente y Energía, CR). 1997. Decreto Ejecutivo N° 25700-MINAE. La Gaceta. Diario Oficial (CR). ene. 16:9-10. (Vol. 119, no. 11. Veda de 18 especies forestales).
- Moraes F.; Finegan, B.; Kanninen, M.; Delgado, D.; Segura, M. 2001. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Revista Forestal Centroamericana. 38: 44-50.

- Morales Salazar, M. 2010. Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 115 p.
- Moreno, M. 2005. Pago por servicios ambientales, la experiencia de Costa Rica (en línea). CR. Consultado 20 abr 2009. Disponible <http://www.rlc.fao.org/foro/psa/pdf/jimenez>
- Mostacedo, B.; Fredericksen, T. 2000. Manual de Métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal (en línea). BOL. Consultado 11 nov 2011. Disponible en <http://www.bio-nica.info/biblioteca/Mostacedo2000EcologiaVegetal.pdf>
- Mostacedo, B.; Balcazar, J.; Montero, J.C. 2006. Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la Amazonia Sudeste de Bolivia (en línea). Ecología en Bolivia 41(2): 99-116. Consultado 11 nov 2011. Disponible en <http://www.bio-nica.info/biblioteca/Mostacedo2000EcologiaVegetal.pdf>
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L.; Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forest. Ecology. 80 (6): 1908 – 1926.
- Ortiz, R; Ramírez, O; Finegan, B. 1998. CO2 mitigation service of Costa Rican secondary forests as economic alternative for joint implementation initiatives. En Guariguata, M; Finegan, B. eds. Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people and policy. Turrialba, CR, CATIE. p. 213 - 227. (CATIE. Serie Técnica. Reuniones Técnicas no.4)

- Pérez F., M. A.; Finegan, B.; Delgado, D.; Louman, B. 2001. Composición y diversidad de los bosques de la región autónoma atlántico norte de Nicaragua: una base para el manejo sostenible. *Revista Forestal Centroamericana* 34:66-72
- Quesada Monge, R. 2010. Los Bosques de Costa Rica. **In** Congreso Nacional de Ciencias: Exploraciones fuera y dentro del aula, (9, 2010, Cartago, CR). (en línea). Consultado el 2 dic. 2010. Disponible en <http://www.cientec.or.cr/exploraciones/ponencias2007/RupertoQuesada.pdf>
- Quesada M, R; Castillo U; M. 2010. Demografía de especies maderables de la Península de Osa. Informe Final de Proyecto. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 141p.
- Quirós Brenes, K. 2002. Composición florística y estructura para el bosque primario del Hotel La laguna del Lagarto Lodge, Boca Tapada de Pital, San Carlos, Alajuela, Costa Rica. Práctica de especialidad. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 88 p.
- Quirós Muñoz, S. 1999. Determinación y aplicación de tratamientos silviculturales en un bosque secundario, Pénjamo, Florencia, San Carlos. Práctica de especialidad. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 91 p.
- Ramírez Alfaro, E. 2000. Estudio de la Regeneración en Bosques intervenidos, La Virgen, Sarapiquí, Sector Boca Tapada, Costa Rica. Práctica de especialidad. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 114 p.

- Redondo, A. 1998. *Estudio del potencial de uso del recurso forestal maderable del bosque secundario tropical de la Región Huetar Norte, Sarapiquí, Costa Rica*. Tesis de Bachiller en Ingeniería Forestal. Cartago, Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica. 117 p.
- Redondo, B; Vílchez, B; Chazdon, R. 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 p.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. 2da ed. With corrections. Cambridge University Press. 575 p
- Ruschel, A; Mantovani, M; Sedrez, M; Onofre, R. 2009. Caracterização e dinâmica de duas fases sucessionais em floresta secundária da Mata Atlântica. *Revista Árvore*. 33(1): 101 – 115 p.
- Salazar Blanco, M. 2001. Estudio de la dinámica y estructura de dos bosques secundarios húmedos tropicales ubicados en la estación biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Práctica de especialidad*. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 77 p.
- Saldarriaga, J; West, D; Tharp, M; Uhl, C. 1988. Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela (en línea). *Journal of Ecology*. 76(4): 938 – 958. Consultado 24 feb 2010. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/2260625>.

Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica (2009). Informe sobre la Conservación de las Especies Vegetales: Una revisión de los progresos realizados en la aplicación de la Estrategia Mundial para la Conservación de Plantas (GSPC). 2009. 48 p. (en línea). Consultado 1 dic. 2010. Disponible en <http://www.cbd.int/doc/publications/plant-conservation-report-es.pdf>

Steininger, M. K. 2000. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia (Bolivia-Brazil). *Journal of Tropical Ecology*. 16(5):689–708.

SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). 2007a. Grúas II: Propuesta de ordenamiento territorial para la conservación de la biodiversidad de Costa Rica. Vol 1: Análisis de Vacíos en la Representatividad e Integridad de la Biodiversidad Terrestre. 100 p. (en línea). San José, CR. Consultado 1 dic. 2010. Disponible en http://www.acto.go.cr/descargas/GRUAS_II_VOL_II.pdf

SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). 2007b. Estrategia para la sostenibilidad de la producción forestal en Costa Rica, Periodo 2006 – 2010. Gerencia para manejo de Recursos Naturales. San José, CR (SINAC: Documento para consulta).

Spittler, P. 1997. Ecología de Bosques Tropicales: Descripción de siete especies nativas del bosque húmedo tropical en el Sur de Costa Rica. Eschborn, DE. GTZ. 77 p.

- Spittler, P. 2000. Dinámica de los bosques secundarios secos de la región Chorotega, Costa Rica. En Avances en el manejo del bosque secundario en Costa Rica (San José, CR). Memorias. Ed. Quesada M., R. TEC, COSEFORMA, GTZ. p. 182-198.
- Tenorio, C; Solano, J; Castillo, M. 2009. Evaluación de la composición florística y estructural en un bosque primario intervenido en la zona norte de Costa Rica, Kurú: Revista Forestal (Costa Rica) 6 (16).
- Toledo, M; Salick, J; Loiselle, B; Jorgensen, P. 2005. Composición florística y usos de bosques secundarios en la provincia Guarayos, Santa Cruz, Bolivia. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 18: 1-16.
- Valerio, J; Salas, C. 1997. Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales. Manual Técnico. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR). Ministerio de desarrollo sostenible y ambiente (MDSMA). Santa Cruz, BO. Bolivia. 85 p.
- Vásquez, A. 1989. Cartografía y clasificación de suelos de Costa Rica (1:200.000) Proyecto GCP/COS/009/ITA/MAG/FAO. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia. Digitalizado en Centro Científico Tropical (CCT). **En** Atlas Digital Costa Rica 2008. Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Whitmore T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. En Laurence, W.F; Bierregaard, R.O (Eds.) Tropical forest remnants. Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press. EEUU. pp. 3-12.

Whitmore, T. C; Sayer, J. A. 1992. Deforestation and species extinction in Tropical Forest. En Tropical deforestation and species extinction. IUCN. Chapman and Hall. Londres, Inglaterra. pp. 1-14.

Anexos

Anexo 1. Matriz de porcentajes de similitud florística de “Horn” para las veinte unidades de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

		5 a 15 años					15 a 30 años				
		P7	P12	P14	P17	P20	P1	P5	P9	P18	
5 a 15 años	P7	100	20.5	29.4	31.6	37.5	27.5	34.7	65.1	20.4	
	P12	20.5	100	52.9	22.0	34.3	21.0	38.0	22.5	28.3	
	P14	29.4	52.9	100	22.4	27.6	12.7	20.8	42.6	29.5	
	P17	31.6	22.0	22.4	100	70.1	6.5	32.5	40.1	61.5	
	P20	37.5	34.3	27.6	70.1	100	8.4	44.1	45.3	66.6	
15 a 30 años	P1	27.5	21.0	12.7	6.5	8.4	100	33.9	17.5	15.7	
	P5	34.7	38.0	20.8	32.5	44.1	33.9	100	53.1	43.3	
	P9	65.1	22.5	42.6	40.1	45.3	17.5	53.1	100	43.5	
	P18	20.4	28.3	29.5	61.5	66.6	15.7	43.3	43.5	100	
Mayor a 30 años	P4	32.7	35.7	15.4	19.4	20.2	54.7	61.9	28.2	25.6	
	P6	37.2	31.4	16.8	30.5	33.5	37.7	78.7	52.0	33.5	
	P11	30.2	19.2	21.1	56.1	45.4	8.3	36.8	58.6	42.6	
	P15	18.2	2.3	7.0	19.4	9.9	4.2	31.3	36.2	15.5	
	P16	10.9	4.0	7.7	20.3	12.0	1.2	21.1	33.2	10.9	
Primario	P2	7.1	4.5	2.1	16.3	4.6	7.3	22.1	16.4	15.2	
	P3	8.5	4.5	5.0	14.7	8.8	5.9	25.0	19.1	18.7	
	P8	9.1	6.2	9.5	19.0	13.5	2.3	18.4	24.9	20.1	
	P10	23.9	28.5	16.1	44.6	27.9	8.7	30.2	34.7	37.9	
	P13	4.8	13.2	9.6	19.0	11.3	0.3	10.5	16.3	19.1	
	P19	32.0	35.2	39.0	51.7	51.6	9.5	44.5	61.0	68.5	

Continua anexo 1.

	Mayor a 30 años					Primario					
	P4	P6	P11	P15	P16	P2	P3	P8	P10	P13	P19
5 a 15 años	32.7	37.2	30.2	18.2	10.9	7.1	8.5	9.1	23.9	4.8	32.0
	35.7	31.4	19.2	2.3	4.0	4.5	4.5	6.2	28.5	13.2	35.2
	15.4	16.8	21.1	7.0	7.7	2.1	5.0	9.5	16.1	9.6	39.0
	19.4	30.5	56.1	19.4	20.3	16.3	14.7	19.0	44.6	19.0	51.7
	20.2	33.5	45.4	9.9	12.0	4.6	8.8	13.5	27.9	11.3	51.6
15 a 30 años	54.7	37.7	8.3	4.2	1.2	7.3	5.9	2.3	8.7	0.3	9.5
	61.9	78.7	36.8	31.3	21.1	22.1	25.0	18.4	30.2	10.5	44.5
	28.2	52.0	58.6	36.2	33.2	16.4	19.1	24.9	34.7	16.3	61.0
	25.6	33.5	42.6	15.5	10.9	15.2	18.7	20.1	37.9	19.1	68.5
Mayor a 30 años	100	80.5	12.9	14.0	6.5	18.8	19.4	9.1	14.7	5.7	19.7
	80.5	100	25.8	21.6	17.6	19.0	23.0	13.5	22.9	9.7	34.9
	12.9	25.8	100	44.8	44.0	24.8	25.3	23.8	66.4	32.8	71.5
	14.0	21.6	44.8	100	100	89.6	89.6	61.3	47.6	48.9	41.4
	6.5	17.6	44.0	100	100	65.8	70.5	54.7	43.3	39.3	27.4
Primario	18.8	19.0	24.8	89.6	65.8	100	100	88.1	56.3	57.9	37.3
	19.4	23.0	25.3	89.6	70.5	100	100	86.7	49.2	50.0	39.1
	9.1	13.5	23.8	61.3	54.7	88.1	86.7	100	53.4	42.7	44.0
	14.7	22.9	66.4	47.6	43.3	56.3	49.2	53.4	100	95.1	91.2
	5.7	9.7	32.8	48.9	39.3	57.9	50.0	42.7	95.1	100	65.3
	19.7	34.9	71.5	41.4	27.4	37.3	39.1	44.0	91.2	65.3	100

Anexo 2. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque primario (10,13, 11, 19) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

<i>Aiouea obscura</i>	<i>Guatteria dyospiroides</i>	<i>Protium glabrum</i>
<i>Alchornea grandis</i>	<i>Guatteria gesneroides</i>	<i>Protium pecuniosum</i>
<i>Alchorneopsis floribunda</i>	<i>Guatteria sp</i>	<i>Protium retinosa</i>
<i>Amphitecna kennedyi</i>	<i>Guettarda foliacea</i>	<i>Protium schippii</i>
<i>Annona amazonica</i>	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	<i>Protium sp</i>
<i>Anthodiscus chocoensis</i>	<i>Henriettea succosa</i>	<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>
<i>Apeiba membranacea</i>	<i>Henriettea tuberculosa</i>	<i>Psychotria elata</i>
<i>Ardisia dunlapiana</i>	<i>Hirtella sp</i>	<i>Psychotria remota</i>
<i>Ardisia sp</i>	<i>Inga acrocephala</i>	<i>Qualea polychroma</i>
<i>Byrsonima arthropoda</i>	<i>Inga acuminata</i>	<i>Quiina cruegeriana</i>
<i>Byrsonima crispa</i>	<i>Inga oerstediana</i>	<i>Randia grandifolia</i>
<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>	<i>Inga sertulifera</i>	<i>Rauvolfia sp</i>
<i>Casearia arborea</i>	<i>Inga sp</i>	<i>Rinorea deflexiflora</i>
<i>Cassipourea elliptica</i>	<i>Lacmellea panamensis</i>	<i>Rinorea sp</i>
<i>Cestrum sp</i>	<i>Laetia procera</i>	<i>Rollinia pittieri</i>
<i>Chaunochiton kappleri</i>	<i>Licaria pergamentacea</i>	<i>Rollinia sp</i>
<i>Chromolucuma rubriflora</i>	<i>Licaria sp</i>	<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>
<i>Coccoloba sp</i>	<i>Mabea occidentalis</i>	<i>Sapium allenii</i>
<i>Coccoloba standleyana</i>	<i>Malvaviscus concinnus</i>	<i>Sapium laurifolium</i>
<i>Cordia cymosa</i>	<i>Meliosma grandiflora</i>	<i>Saurauria yasicae</i>
<i>Cordia megalantha</i>	<i>Miconia gracilis</i>	<i>Schizolobium parahyba</i>
<i>Cordia sp</i>	<i>Miconia matthaei</i>	<i>Simaba polyphylla</i>
<i>Couratari guianensis</i>	<i>Miconia multispicata</i>	<i>Simarouba amara</i>
<i>Coussapoa sp</i>	<i>Miconia osaensis</i>	<i>Sloanea guianensis</i>
<i>Coussarea hondensis</i>	<i>Mollinedia costaricensis</i>	<i>Sloanea sulcata</i>
<i>Coussarea nigrescens</i>	<i>Mortoniendendron cauliflorum</i>	<i>Sloanea zuliaensis</i>
<i>Cryosophyla guagara</i>	<i>Myrcia sp</i>	<i>Solanum rubidum</i>
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Naucleopsis ulei</i>	<i>Solanum sp</i>
<i>Dichapetalum nervatum</i>	<i>Nectandra salicifolia</i>	<i>Sorocea affinis</i>
<i>Dicranostyles ampla</i>	<i>Neea elegans</i>	<i>Sterculia recordiana</i>
<i>Duroia costaricensis</i>	<i>Neea sp</i>	<i>Swartzia ochracea</i>
<i>Dussia macrophyllata</i>	<i>Ocotea multiflora</i>	<i>Theobroma simiarum</i>
<i>Dystovomita paniculata</i>	<i>Ocotea sp6</i>	<i>Trattinnickia aspera</i>
<i>Erythroxyllum macrophyllum</i>	<i>Ouratea rinconensis</i>	<i>Trichilia septentrionales</i>
<i>Eschweilera sp</i>	<i>Parathesis acostensis</i>	<i>Trichilia sp</i>
<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Pausandra trianae</i>	<i>Unonopsis theobromifolia</i>

Continúa anexo 2.

<i>Faramea sessifolia</i>	<i>Pera arborea</i>	<i>Vachellia allenii</i>
<i>Ficus sp</i>	<i>Piper sp</i>	<i>Vaitarea lundelli</i>
<i>Garcinia intermedia</i>	<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i>	<i>Vochysia allenii</i>
<i>Garcinia sp</i>	<i>Pleurothyrium pauciflorum</i>	<i>Welfia regia</i>
<i>Grias cauliflora</i>	<i>Pouteria laevigata</i>	<i>Williamodendron glaucophyllum</i>
<i>Guarea aguilarii</i>	<i>Pouteria lecythidicarpa</i>	<i>Xylopia frutescens</i>
<i>Guarea grandifolia</i>	<i>Pouteria sp</i>	<i>Xylopia sericophylla</i>
<i>Guarea sp</i>	<i>Preslianthus pittieri</i>	<i>Zygia cognata</i>
<i>Guatteria chiriquensis</i>	<i>Protium araucouchini</i>	<i>Zygia sp</i>

Anexo 3. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque primario-secundario (2, 3, 8, 15, 16) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

<i>Allophyllus gentryi</i>	<i>Guarea pterorhachis</i>	<i>Pouteria sp</i>
<i>Ampelocera macrocarpa</i>	<i>Guarea sp</i>	<i>Pouteria subrotata</i>
<i>Anaxagorea crassipetala</i>	<i>Guarea tonduzii</i>	<i>Pouteria torta</i>
<i>Ardisia dodgei</i>	<i>Guarea williamsii</i>	<i>Protium copal</i>
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	<i>Guatteria pudica</i>	<i>Protium costaricense</i>
<i>Bactris baileyana</i>	<i>Guettarda sanblasensis</i>	<i>Protium ravenii</i>
<i>Batocarpus costaricensis</i>	<i>Gustavia brachycarpa</i>	<i>Protium sp</i>
<i>Borojoa patinoi</i>	<i>Heisteria concinna</i>	<i>Pseudolmedia spuria</i>
<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Hirtella sp</i>	<i>Psychotria panamensis</i>
<i>Brosimum guianense</i>	<i>Inga alba</i>	<i>Quadrella isthmensis</i>
<i>Brosimum lactescens</i>	<i>Inga coruscans</i>	<i>Quararibea platyphylla</i>
<i>Brosimum sp</i>	<i>Inga marginata</i>	<i>Quiina macrophylla</i>
<i>Brosimum utile</i>	<i>Inga sp</i>	<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>
<i>Calophyllum longifolium</i>	<i>Inga umbellifera</i>	<i>Rinorea sylvatica</i>
<i>Capparidastrium discolor</i>	<i>Inga venusta</i>	<i>Roupala montana</i>
<i>Carapa nicaraguensis</i>	<i>Laetia sp</i>	<i>Sarcaulus brasiliensis</i>
<i>Caryocar costaricense</i>	<i>Licania operculipetala</i>	<i>Sloanea sp</i>
<i>Celtis schippii</i>	<i>Licaria misantlae</i>	<i>Socratea exorrhiza</i>
<i>Chione silvestris</i>	<i>Lonchocarpus heptaphyllus</i>	<i>Sorocea pubivena</i>
<i>Chrysochlamys grandifolia</i>	<i>Maranthes panamensis</i>	<i>Symphonia globulifera</i>
<i>Chrysochlamys longifolium</i>	<i>Marila laxiflora</i>	<i>Tachigali versicolor</i>
<i>Chrysophyllum cainito</i>	<i>Micropholis melinoniana</i>	<i>Talisia allenii</i>
<i>Cinnamomun sp</i>	<i>Mosannonna costaricensis</i>	<i>Talisia nervosa</i>
<i>Coccoloba obovata</i>	<i>Mouriri cyphocarpa</i>	<i>Tapirira myriantha</i>
<i>Compsonera excelsa</i>	<i>Mouriri gleasoniana</i>	<i>Tetragastris panamensis</i>
<i>Desmopsis verrucipes</i>	<i>Myrcia splendens</i>	<i>Theobroma angustifolium</i>
<i>Dialium guianense</i>	<i>Ocotea mollifolia</i>	<i>Tovomita longifolia</i>
<i>Drypetes brownii</i>	<i>Ocotea sp</i>	<i>Trichilia sp</i>
<i>Erblichia odorata</i>	<i>Ormosia coccinea</i>	<i>Trichilia tuberculata</i>
<i>Eschweilera biflava</i>	<i>Oxandra venezuelana</i>	<i>Vantanea barbourii</i>
<i>Eugenia sp</i>	<i>Perebea hispidula</i>	<i>Virola sebifera</i>
<i>Fairchildia panamensis</i>	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	<i>Virola surinamensis</i>
<i>Ficus bullenei</i>	<i>Pouroma bicolor</i>	<i>Xylopia macrantha</i>
<i>Ficus moraziana</i>	<i>Pouteria acuminata</i>	<i>Guarea bullata</i>
<i>Ficus osensis</i>	<i>Pouteria chiricana</i>	<i>Pouteria juruana</i>
<i>Garcinia madruno</i>	<i>Pouteria filipes</i>	
<i>Gordonia brandegeei</i>	<i>Pouteria glomerata</i>	

Anexo 4. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundarios (4, 5 y 6) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

<i>Astrocaryum alatum</i>	<i>Licania sparsipilis</i>
<i>Bunchosia argentea</i>	<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>
<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Luehea seemannii</i>
<i>Chomelia venulosa</i>	<i>Nectandra membranacea</i>
<i>Coccoloba tuerckheimii</i>	<i>Ochroma pyramidale</i>
<i>Conostegia tenuifolia</i>	<i>Ocotea sp</i>
<i>Crescentia cujete</i>	<i>Palicourea guianensis</i>
<i>Cupania rufescens</i>	<i>Persea americana</i>
<i>Cupania sp</i>	<i>Piper aequale</i>
<i>Ficus insipida</i>	<i>Piper reticulatum</i>
<i>Guapira costaricana</i>	<i>Piper sp</i>
<i>Guettarda macrosperma</i>	<i>Piper spp</i>
<i>Guettarda turrialbana</i>	<i>Randia sp</i>
<i>Hamelia magnifolia</i>	<i>Siparuna gesnerioides</i>
<i>Inga bella</i>	<i>Spondias mombin</i>
<i>Inga jimenezii</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
<i>Inga multijuga</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
<i>Inga nobilis</i>	<i>Theobroma cacao</i>
<i>Inga sapindoides</i>	<i>Trophis racemosa</i>
<i>Inga sp</i>	

Anexo 5. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundario (7 y 9) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

<i>Abarema adenophora</i>	<i>Cordia collococa</i>
<i>Aegiphila panamensis</i>	<i>Ficus citrifolia</i>
<i>Apeiba tibourbou</i>	<i>Ficus costaricana</i>
<i>Borojoa panamensis</i>	<i>Ficus nymphaeifolia</i>
<i>Callicarpa acuminata</i>	<i>Miconia affinis</i>
<i>Casearia sylvestris</i>	<i>Miconia argentea</i>
<i>Cordia bicolor</i>	

Anexo 6. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundario (12 y 14) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

<i>Acalypha diversifolia</i>	<i>Miconia schlimii</i>
<i>Alchornea costaricensis</i>	<i>Nectandra sp</i>
<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Pachira aquatica</i>
<i>Cestrum racemosum</i>	<i>Psychotria sp</i>
<i>Chimarrhis parviflora</i>	<i>Siparuna sp</i>
<i>Guatteria rostrata</i>	<i>Trema micrantha</i>
<i>Lonchocarpus sp</i>	<i>Urera baccifera</i>
<i>Margaritaria nobilis</i>	<i>Vismia baccifera</i>

Anexo 7. Principales especies asociadas a la agrupación de parcelas del bosque secundario (17, 18 y 20) ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

<i>Arachnothyx bertieroides</i>	<i>Inga sp</i>
<i>Ardisia sp</i>	<i>Macrocnemum roseum</i>
<i>Balizia elegans</i>	<i>Meliosma donnellsmithii</i>
<i>Bouyeria rinconensis</i>	<i>Miconia prasina</i>
<i>Cecropia sp</i>	<i>Myrcia sp</i>
<i>Cedrela odorata</i>	<i>Nectandra sp</i>
<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Ocotea leucoxylon</i>
<i>Condaminea corymbosa</i>	<i>Psychotria solitudinum</i>
<i>Croton smithianus</i>	<i>Rinorea hummelii</i>
<i>Ficus colubrinae</i>	<i>Rollinia mucosa</i>
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>	<i>Schefflera morotoni</i>
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	<i>Sloanea sp</i>
<i>Ilex skutchii</i>	

Anexo 8. Número de árboles por hectárea de las unidades de muestreo ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio de Sucesión	Repetición	Número de árboles /ha
5-15	7	724
	12	916
	14	484
	17	1036
	20	744
15-30	1	804
	5	1028
	9	1164
	18	1198
Mayor de 30	4	1002
	6	1206
	11	1484
	15	1042
	16	870
Primario	2	870
	3	776
	8	788
	10	1258
	13	1156
	19	1476

Anexo 9. Área basal por hectárea de las unidades de muestreo ubicadas en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio de Sucesión	Repetición	Área basal /ha
5-15	7	9,90
	12	13,97
	14	6,20
	17	18,36
	20	12,03
15-30	1	17,48
	5	20,68
	9	19,58
	18	30,01
Mayor de 30	4	25,93
	6	26,16
	11	30,82
	15	30,00
	16	32,67
Primario	2	35,68
	3	32,74
	8	38,11
	10	32,03
	13	38,64
	19	31,56

Anexo 10. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del número de especies (en 0,5 ha) por grupo ecológico y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Efecto	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio del Error	F	Probabilidad
Intercepto	34865,23	1	34865,23	285,6911	0,000000
Grupo E.	9901,41	2	4950,70	40,5668	0,000000
Edad	5153,09	3	1717,70	14,0751	0,000001
Edad-Grupo E.	11124,78	6	1854,13	15,1930	0,000000
Error	5857,83	48	122,04		

Anexo 11. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del área basal (ha) por grupo ecológico y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Efecto	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio del Error	F	Probabilidad
Intercepto	3888,093	1	3888,093	128,0680	0,000000
Grupo E.	181,039	2	90,519	2,9816	0,060180
Edad	503,845	3	167,948	5,5320	0,002412
Edad-Grupo E.	1745,183	6	290,864	9,5806	0,000001
Error	1457,261	48	30,360		

Anexo 12. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del número de especies (en 0,5 ha) por grupo comercial y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Efecto	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio del Error	F	Probabilidad
Intercepto	34944,80	1	34944,80	358,2041	0,000000
Grupo C.	20230,53	2	10115,27	103,6872	0,000000
Edad	5206,27	3	1735,42	17,7891	0,000000
Edad-Grupo C.	2738,67	6	456,44	4,6788	0,000804
Error	4682,67	48	97,56		

Anexo 13. Análisis de varianza (ANDEVA) (Arreglo factorial) del área basal (ha) por grupo comercial y estadio de sucesión de bosque, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Efecto	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio del Error	F	Probabilidad
Intercepto	3888,093	1	3888,093	296,8737	0,000000
Grupo C.	2027,657	2	1013,829	77,4105	0,000000
Edad	503,845	3	167,948	12,8236	0,000003
Edad-Grupo C.	586,450	6	97,742	7,4630	0,000011
Error	628,646	48	13,097		