

Estructura, composición y diversidad vegetal en bosques tropicales del

Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Manuel Safrirh Morales-Salazar¹
Braulio Vilchez-Alvarado²
Robin L. Chazdon³
Edgar Ortiz-Malavasi⁴
Mario Guevara-Bonilla⁵

Resumen

Se establecieron 14 parcelas permanentes (50 m x 100 m) distribuidas en diferentes bosques del Corredor Biológico Osa (CBO), Costa Rica. Se evaluó la composición florística, especies de alto valor para la conservación, composición de gremios ecológicos y estructura vertical en cuatro estadios de sucesión de bosque con edades diferentes: 5 a 15 años, 15 a 30 años, mayor de 30 años y primarios. Se identificaron los árboles con $d \geq 5$ cm, y se determinó su altura total, el dap y el gremio ecológico. Los resultados indicaron que los bosques secundarios poseen buen potencial para la conservación y conectividad de áreas con alto valor ecológico, pues resguardan y se desarrollan especímenes de bosques primarios, endémicas y con algún grado de amenaza. Los bosques primarios difieren a los secundarios en cuanto a la abundancia de especies esciófitas y palmas principalmente. Los bosques dentro

Abstract

Were established 14 permanent plots (50 m x 100 m) distributed in different forests of the Osa Biological Corridor (CBO), Costa Rica. We evaluated the floristic composition, species of high conservation value, ecological guild composition and vertical structure in four successional stages of forest ages: 5 to 15 years, 15 to 30 years, more than 30 years and primary. All trees with $d \geq 5$ cm were botanically identified; their diameter (d), total height and ecological group were determined. The results indicated that secondary forests have great potential for conservation and connectivity of areas with high ecological value, safeguard and develop as specimens of primary forests, endemic and threatened to some degree. Primary forests differ in terms of the secondary species abundance shade – tolerant and palms. Forests within the same geographical area or closer together were more similar floristically. It was

1. PanAmerican Woods Plantation; Guanacaste, Costa Rica; safrirhforestal@gmail.com, (506) 2655-1155

2. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal; Cartago, Costa Rica; bvilchez@itcr.ac.cr, (506) 2550-2288

3. University of Connecticut, Department of Ecology and Evolutionary Biology; USA; chazdon@uconnvm.uconn.edu

4. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal; Cartago, Costa Rica; eortiz@itcr.ac.cr, (506) 2550-2279

5. Reforestación Grupo Internacional; San Carlos, Alajuela, Costa Rica; magbo10@gmail.com

de una misma zona geográfica o más cercanos entre sí, fueron florísticamente más semejantes. El incremento de la altura máxima en los árboles, el aumento del número y área basal de especies tolerantes a la sombra en función de la edad, y el porcentaje de afinidad florística en los estratos verticales de los bosques secundarios respecto a los primarios, principalmente en el piso inferior, indicó que los bosques secundarios se están recuperando bien, con tendencia a asemejarse a los bosques primarios. Sin embargo, deberán pasar muchos años para que posean la composición y estructura vertical de los bosques primarios.

Palabras clave: bosque primario, bosque secundario, biodiversidad, especies endémicas, grado de amenaza, alto valor para la conservación, Corredor Biológico de Osa, Costa Rica.

Introducción

El Corredor Biológico Osa (CBO) pertenece a la Península de Osa, y está localizado al sudeste de Costa Rica. Administrativamente pertenece a la provincia de Puntarenas, y comprende los cantones de Osa, Golfito y Corredores (CT-CBO 2003). La creación de este corredor nace como una iniciativa sobre la importancia biológica de esta zona, y con el objetivo de unir dos grandes masas de bosque constituidas por el Parque Nacional Corcovado y Parque Nacional Piedras Blancas (CT-CBO 2003; Mack & Rivera 2001).

Los bosques del CBO se encuentran inmersos en una matriz de diferentes usos del suelo; incluyen remanentes de bosques naturales no intervenidos, similares a los protegidos en los Parques Nacionales Corcovado, Piedras Blancas, la Reserva Forestal Golfo Dulce, en proyectos privados de conservación y manejo forestal, así como bosques intervenidos y secundarios en distintos estadios de sucesión (Vílchez & Chazdon 2009; Kappelle *et al.* 2002). Kappelle *et al.* (2002) mencionan que el 44,7 % (190248 ha) de la cobertura del Área de Conservación Osa corresponde a bosques de diferentes tipos. Según el Atlas Digital de Costa Rica (Ortiz 2008), los bosques secundarios del CBO abarcan 6461 ha aproximadamente.

La cobertura forestal de la Península de Osa, y de Costa Rica en general, ha venido en aumento en los últimos años (Calvo *et al.* 1999; FAO 2009; Sánchez *et al.* 2002; Sánchez *et al.* 2006), producto de una disminución en las actividades agrícolas y pecuarias, la creación de políticas para financiar la ordenación forestal y el pago de servicios ambientales (Barrantes 2000; Berti 2001; Moreno 2005; FAO 2009). Esto ha favorecido principalmente el establecimiento y regeneración de bosques secundarios. Los bosques secundarios deben ser tomados en cuenta en la ordenación forestal de toda región, ya que

found that primary forests north of the CBO, differ from those in the south, and secondary forests differ in terms of species abundance shade – tolerant and palms. The increase in the maximum height of the trees, the increasing number and basal area of shade-tolerant species as a function of age, and the percentage of floristic affinity of the vertical strata secondary forests compared to primary, mainly on the lower floor, said that secondary forests are recovering well, with a tendency to resemble the primary forests. However, they will take many years to possess the composition and structure of forests.

Key words: primary forests, secondary forests, biodiversity, endemic species, threatened degree, high conservation value, Osa Biological Corridor, Costa Rica.

representan un enorme potencial para el desarrollo del sector forestal costarricense (CCT 1991; Segura *et al.* 1997), no sólo por su abundancia respecto a otros ecosistemas forestales, sino como proveedor de bienes y servicios ambientales para la sociedad (Berti 2001).

Se destacan para los bosques secundarios, funciones como fijación de carbono, acumulación de biomasa, fuente de productos maderables y no maderables, reservorios de biodiversidad y especies amenazadas, mejoramiento de las propiedades del suelo, entre otros (Chazdon & Coe 1999; Berrocal 1998; Letcher & Chazdon 2009; Ferreira *et al.* 2002; Norden *et al.* 2009; Fedlmeier 1996; Denslow 2000; Berti 2001; Redondo *et al.* 2001; Vílchez *et al.* 2008a; Chazdon 2003; Chazdon *et al.* 2007). Evaluar los cambios estructurales, florísticos y funcionales de los bosques en diferentes etapas de la sucesión, permite determinar el grado de evolución y potencial para la conservación de estos ecosistemas (Norden *et al.* 2009; Letcher & Chazdon 2009; Denslow 2000; Chazdon *et al.* 2007). Estas consideraciones son fundamentales para crear estrategias de conservación y tomar decisiones para el manejo de los bosques en general.

Con el presente trabajo se pretendió determinar las especies de árboles de alto valor para la conservación y mostrar la recuperación de la estructura y composición arbórea a través de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa (CBO).

Materiales y métodos

Ubicación de los sitios

El estudio se desarrolló dentro del Corredor Biológico Osa, Cantón de Osa, Puntarenas, Costa Rica, en las coordenadas 8°46'50.65" y 8°22'2.07" Latitud Norte, y 83°31'39.71" y 83°18'58.17" Longitud Oeste. Los

Cuadro 1. Características ambientales y distribución de las 14 parcelas permanentes de monitoreo dentro del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Bosque	# Parcela	Zona	Sector	Elevación (m)	Zona de vida Holdridge**	Precipitación (mm/año)**	Meses secos**
5-15	7	Sur	Matapalo	305	bmh - T*	4500 - 5000	3
5-15	12	Norte	Los Mogos	130	bmh - T*	3500 - 4000	1
5-15	14	Norte	Los Mogos	245	bmh - T*	3500 - 4000	1
15-30	1	Sur	Río Piro	33	bmh - T*	4500 - 5000	3
15-30	5	Sur	Río Piro	39	bmh - T*	4500 - 5000	3
15-30	9	Sur	Matapalo	242	bmh - T*	4500 - 5000	3
>30	4	Sur	Río Piro	38	bmh - T*	4500 - 5000	3
>30	6	Sur	Río Piro	39	bmh - T*	4500 - 5000	3
>30	11	Norte	Los Mogos	104	bp - P6**	3500 - 4000	1
Primario	2	Sur	Río Piro	47	bmh - T*	4500 - 5000	3
Primario	3	Sur	Río Piro	38	bmh - T*	4500 - 5000	3
Primario	8	Sur	Matapalo	322	bmh - T*	4500 - 5000	3
Primario	10	Norte	Bahía Chal	290	bmh - T*	3500 - 4000	1
Primario	13	Norte	Los Mogos	200	bmh - T*	3500 - 4000	1

1 Zona: sector norte o sur del Corredor Biológico Osa

2 Zonas de vida: bmh - T=Bosque Muy Húmedo Tropical; bp - P6=Bosque Pluvial Premontano Transición a Basal

3 Fuente: Atlas Digital de CR (Ortiz 2008).

sectores específicos fueron Los Mogos y Bahía Chal, al norte de la península, y Piro y Matapalo en el sector sur.

Se establecieron 14 parcelas permanentes de monitoreo de 5000 m² (50 x 100 m), divididas en subparcelas de 10 x 10 m, según la metodología propuesta por Camacho (2000). Las parcelas se ubicaron en parches de bosque privado y de acuerdo a la siguiente cronosecuencia de bosques tropicales (edades de bosque): potreros recientemente abandonados o bosques jóvenes de 5 a 15 años edad, 15 a 30 años de edad o bosques intermedios, mayor a 30 años de edad o bosques maduros y bosques primarios. Tres repeticiones por bosque secundario y cinco para el primario conformaron las 14 parcelas. Posiblemente los bosques de 15 - 30 años y mayor a 30 años también fueron potreros arbolados según consultas a personas de la zona, sin embargo; no se puede asegurar con certeza.

Se presentaron dos órdenes de suelos, ultisoles (toda las parcelas excepto 5 y 6) 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 %. El otro orden (parcelas 5 y 6) corresponde a Inceptisoles, caracterizado por un suelo joven con horizonte B cambico (apenas se forma un B), sin otro horizonte diagnóstico, terreno suavemente ondulado y pendientes de 2 - 15 % (Ortiz 2008).

El muestreo consistió en un diseño completo aleatorizado, donde los tratamientos fueron las edades de bosque, y las repeticiones las parcelas de medición (Figuras 1 y 2).

En el cuadro 1 se resume las características ambientales generales para las parcelas, así como su distribución.

Recolección de datos

Se midió el diámetro (cm) de referencia de todos los árboles con diámetro mayor o igual a 5 cm; de acuerdo a la metodología expuesta por Camacho (2000). El diámetro (cm) se midió con cinta diamétrica.

La identificación taxonómica se realizó a nivel de familia, género y especie. Se recolectaron muestras botánicas y se compararon en el herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) de Costa Rica. Se contó con la colaboración del ingeniero forestal Alexander Rodríguez (INBio, TEC) en la identificación de muestras recolectadas en campo, y con el experto botánico Reinaldo Aguilar de la reserva forestal privada Los Charcos de Osa en la identificación de especies desconocidas en el campo.

Para la determinación de la altura total (m) de todos los árboles en las parcelas, se eligió el árbol más alto en cada sub parcela de 10 x 10 m (dentro de las parcelas) y se midió su altura con clinómetro y cinta métrica. A partir de esta altura máxima, se estimaron los demás árboles en la sub parcela, y consecuentemente de todas las parcelas. Cuando esto no fue posible realizarlo, las alturas se estimaron seccionando el árbol en trozas de 3 m (con una vara de madera) hasta completar la altura total.

Se determinó el gremio ecológico de las especies identificadas en heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas, de acuerdo a la clasificación desarrollada

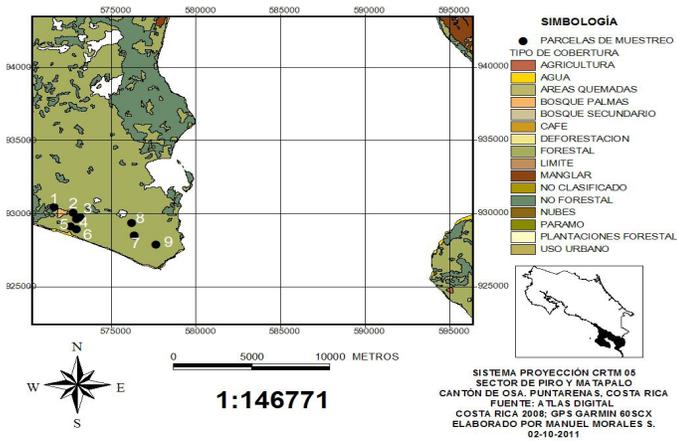


Figura 1. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Río Piro y Matapalo, Península de Osa, Costa Rica.

por Finegan (1993) y la utilizada en los “Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales” de Costa Rica. Los gremios fueron adjudicados de acuerdo a revisión de literatura, experiencia y observación de campo, consultas con los expertos botánicos antes mencionados y los científicos integrantes del proyecto “Línea base de estudio de la biodiversidad, servicios ambientales y valores para la conservación de bosques secundarios y maduros en el Corredor Biológico Osa”.

Para el análisis de la composición florística, diversidad, similitud y gremios, no se incluyeron las especies desconocidas, o aquellos especímenes a nivel de género o familia que no aseguraban ser una especie distinta a las ya identificadas.

Análisis de los datos

Especies de alto valor para la conservación

Se determinaron especies de alto valor para la conservación, en función de su grado de amenaza o/y endemismo, de acuerdo a diferentes bases de datos nacionales e internacionales: Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN (UICN 2008), Apéndices CITES (CITES 2008), Evaluación y categorización del Estado de Conservación de Plantas en Costa Rica (Estrada *et al.* 2005), Especies vedadas por el Decreto No 25700 – MINAE (Quesada 2004), Especies de Plantas Amenazadas de la Península de Osa (Soto & Jiménez 1992), Lista de especies endémicas utilizadas por Grúas II (2007) y Especies endémicas citadas por Aguilar y Cornejo (2010).

Composición de la comunidad de árboles

Se ordenaron espacialmente las unidades de bosque, y se determinaron agrupaciones florísticas entre las parcelas mediante el análisis multivariado Escalonamiento No Métrico Multidimensional (siglas en inglés NMDS), el cual utilizó el índice de similitud Chao – Jaccard. El método

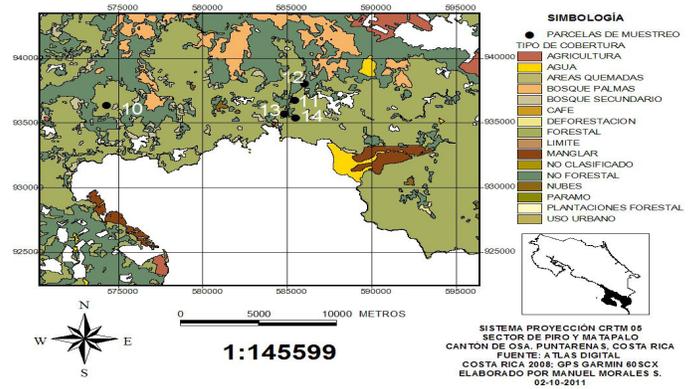


Figura 2. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos y Bahía Chal, Península de Osa, Costa Rica.

coloca los datos en un sistema de coordenadas de dos o tres dimensiones (para este caso se utilizará los ejes 1 y 2), basado en una matriz de abundancia de especies. En las filas se colocan las especies, y las columnas son las parcelas. El programa de cómputo utilizado fue PRIMER-E v. 6 (Clarke & Gorley 2006).

Para comprobar diferencias significativas entre la composición de los tipos de bosque, se utilizó la prueba no paramétrica “Análisis de Similitud” de una sola vía (siglas en inglés one - way ANOSIM), el cual se basa en la comparación de distancias entre los grupos de bosque, por medio de la abundancia de las especies. La medida de distancia utilizada fue Bray Curtis. Se utilizaron los valores de R y significancia ($p=0,05$) para las comparaciones específicas entre las etapas de sucesión. Valores de R positivos y cercanos o iguales a uno indican diferencia entre grupos. El método ANOSIM es usado frecuentemente para comparar grupos de muestras de acuerdo a la composición de los taxones (Clarke 1993). El programa utilizado para estos análisis fue PAST (Hammer *et al.* 2001).

Las especies que fueron responsables de las diferencias entre los grupos de bosque fueron determinadas a partir de un análisis de Porcentaje de Similitud (siglas en inglés SIMPER). El índice de similitud Bray – Curtis está implícito en este tipo de análisis, basado en la abundancia de las especies. Permite mostrar cuales especies contribuyen más en la similitud dentro de un mismo grupo, tipo o etapa de sucesión, y también permite observar cuales especies son responsables de la diferencia entre diferentes grupos, tipos o etapas de sucesión. El valor de disimilitud se expresa en porcentaje. La importancia global en la diferencia entre grupos a menudo es evaluada por ANOSIM, por consiguiente, si no se encuentran diferencias según ANOSIM, no se evaluará SIMPER. El programa utilizado para estos análisis fue PAST (Hammer *et al.* 2001).

Cuadro 2. Número de especies por tipo de bosque incluidas en las listas de CITES (2008), IUCN (2008), Estrada *et al.* (2005), Decreto 25700, Soto y Jiménez (1992) y endémicas (Aguilar y Cornejo 2010, SINAC 2007). Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio	CITES (2008)	IUCN (2008)	Estrada et al. (2005)	Decreto 25700	Soto y Jiménez (1992)	Endémicas
5 - 15 años		1	2		1	
15 - 30 años	1	6	2		2	1
> 30 años	1	7	11		7	11
Primario	1	14	20	2	11	21

Composición de gremios ecológicos

El análisis de gremios ecológicos se realizó en función del número de especies (en 0,5 ha) y área basal extrapolada a hectárea, de las especies esciófitas, heliófitas durable y heliófitas efímeras para cada tipo de bosque. Los resultados fueron comparados mediante un arreglo factorial de 4 x 3, donde los factores fueron los cuatro tipos de bosque, y los niveles los tres gremios ecológicos. Las diferencias entre los promedios fueron calculadas a partir de las pruebas de Duncan con un alfa de 0,05. El programa utilizado fue STATISTICA 6.1 (StatSoft 2003).

Estructura vertical

La estructura vertical en los diferentes estadios de sucesión de bosque se estimó a partir de la metodología expuesta por IUFRO (Leibundgut 1958, citada por Lamprecht 1990), que determina tres pisos de altura en función de la altura máxima por cada tipo de bosque: piso inferior (árboles con altura total menor a 1/3 de la altura máxima de la edad del bosque), piso medio (árboles con altura entre 1/3 y 2/3 de la altura máxima de la edad del bosque) y piso superior (árboles con altura total mayor a 2/3 de la altura máxima de la edad del bosque). Para analizar los resultados de estructura vertical se determinó la afinidad florística entre los tipos de bosque por cada piso de altura, basado en el índice de similitud de "Horn", el cual toma en cuenta la abundancia de las especies; el programa utilizado fue PAST (Hammer *et al.* 2001). Las alturas máximas promedio por edad de bosque fueron comparadas mediante un análisis de varianza y pruebas de Duncan con un alfa de 0,05 en el programa STATISTICA 6.1 (StatSoft 2003).

Resultados y Discusión

Especies arbóreas de alto valor para la conservación

Se encontraron 5955 árboles y 432 especies, de las cuales el 4,6 % (20 especies) quedaron a nivel de morfoespecie (concepto de especie basado solamente en las características morfológicas de los individuos, sin considerar ningún otro factor biológico; ver Sarmiento 2000), 15,3 % (66 especies) a nivel de género, y 0,7 %

(3 especies) a nivel de familia. El número de árboles desconocidos fue de 20, principalmente por ausencia de hojas o alta abundancia de lianas en la copa. Este alto porcentaje de especies con taxonomía no clara indicó que se necesita más trabajo aún en el proceso de identificación de especies (Aguilar 2010).

Un total 46 especies fueron clasificadas con algún grado de amenaza o restricción de exportación e importación en diferentes bases de datos nacionales e internacionales. Un total 26 especies son endémicas de Costa Rica, correspondiente al 6,2 % de las especies encontradas en el presente estudio (432 especies). Las familias que presentan mayor número de especies endémicas son Lauraceae (6 especies), Fabaceae (4 especies), Annonaceae (3 especies) y Myrsinaceae (2 especies). De las especies endémicas, solo cinco están también clasificadas de acuerdo algún grado de amenaza: *Aiouea obscura*, *Inga bella*, *Inga jimenezii*, *Inga litoralis* y *Williamodendron glaucophyllum* (Cuadros 2 y 3).

Anthodiscus chocoensis y *Caryodaphnopsis burgeri* correspondieron a especies vedadas según el Decreto 25700 del MINAET. Cinco especies se valoraron con una taxonomía que no es clara, ellas son *Laetia* spp, *Trichilia* spp, *Virola* spp, *Hirtella* spp, y *Garcinia* spp, y posiblemente puedan ser nuevas para la ciencia según consultas en el INBio, por ende actualmente no se puede conocer su especie.

Los bosques primarios presentaron mayor cantidad de especies con algún grado de peligro y endémicas respecto a los bosques secundarios. Sin embargo; se nota un aumento de estas especies conforme el estadio de sucesión es mayor; y por consiguiente los bosques secundarios también resguardan especies amenazadas o/y endémicas.

Composición de árboles

Según la prueba ANOSIM basado en la abundancia de la especies, se encontraron diferencias estadísticas en la composición de árboles entre las etapas de sucesión ($R=0,665$; $p=0,0005$). Sin embargo, cuando se realizaron las comparaciones específicas, entre los bosques secundarios no se encontraron diferencias (joven - intermedio $R=0,11$; joven - maduros $R=0,222$; intermedio

– maduro $R=-0,296$), mientras que los bosques primarios fueron diferentes florísticamente a los secundarios (valores de $R >0,7$).

El análisis multivariado NMDS determinó la agrupación espacial de las 14 parcelas permanentes, en función de la abundancia de las especies de árboles (Figura 4). Los bosques primarios se localizaron al lado derecho del gráfico, mientras que los bosques secundarios al lado izquierdo, reforzando las diferencias florísticas dentro de los dos tipos de bosque, demostradas por el análisis ANOSIM. A nivel del 20 % de similitud se encontraron 3 grupos, mientras a 40 % se identificaron 5 grupos de florísticos.

Un gran grupo de parcelas está conformado por bosques secundarios jóvenes, intermedios y maduros, a un nivel de similitud del 20 % (Figura 3). Al nivel de similitud del 40 %, los bosques intermedios no conformaron un grupo. Las unidades 4 y 6 con edad mayor a 30 años fueron muy similares entre sí, pero muy diferentes a la parcela 11. Las unidades 12 y 14 (5 – 15 años) ubicadas en Los Mogos fueron también muy similares florísticamente, pero no tan similar a la parcela 7, que a su vez fue más similar a la parcela 9 de 15 – 30 años.

La prueba ANOSIM no mostró diferencias entre los bosques secundarios, por ende no se realizó el análisis SIMPER para determinar especies que determinaron diferencias dentro los bosques secundarios. Los resultados indicaron que la edad de los bosques no fue el único factor que explicó ciertas agrupaciones. En general estas fueron las principales especies presentes en estos bosques: *Apeiba tibourbou*, *Spondias mombin*, *Vochysia ferruginea*, *Luehea seemannii*, *Inga multijuga*, *Alchornea costaricensis*, *Miconia argentea*, *Hyeronima alchorneoides*, *Trichospermum galeotii*, *Goethalsia meiantha*, *Ficus insipida*, *Inga thibaudiana*, entre otras especies; características de bosques secundarios tropicales y pertenecientes al gremio de heliófitas durables y efímeras (Finegan 1996; Sanchú & González 2006).

Las unidades de bosque de crecimiento secundario no presentaron una agrupación tan clara, y posiblemente el factor edad por sí solo no explicó completamente su variación florística. Pérez *et al.* (2001) encontraron que la variación florística entre bosques de Nicaragua, se pudo asociar a diferencias en el terreno como pendiente, textura del suelo, profundidad, pH y materia orgánica. Por otro lado Ferreira *et al.* (2002), determinaron que la variación florística de bosques secundarios en Nicaragua no pudo ser únicamente explicada por la edad de sucesión. Por consiguiente, se hace necesario analizar también la historia de cada unidad de bosque secundaria, como el uso anterior del suelo y la intensidad de uso, el momento de la formación de los claros, tamaño de los claros, distancia de fragmentos de bosques primarios, fenología de fructificación, la distancia de las fuentes de semilla, banco de semillas, capacidad de rebrote de las especies,

biología de las especies, entre otros (Guariguata & Ostertag 200; Vélchez *et al.* 2008b; Chazdon *et al.* 2007).

La parcela 1 con edad de 15 – 30 años se alejó florísticamente de los demás bosques secundarios (al extremo izquierdo del gráfico), y por ende no presentó una agrupación tan clara, como consecuencia del fuerte peso ecológico de *Guazuma ulmifolia* y la menor presencia de especies comunes en los demás bosques secundarios. Posiblemente la fuerte intensidad de uso del suelo en el pasado provocó estas fuertes diferencias, ya que *G. ulmifolia* se asocia a matrices agrícolas y silvopastoriles (Ferreira *et al.* 2002; CATIE 2003).

La parcela 11 (> 30 años) también estuvo más distante de los demás bosques secundarios, y florísticamente estuvo más cerca de los bosques primarios. Las especies más abundantes fueron *Vochysia ferruginea*, *Laetia procerá*, *Casearia arborea* y *Vochysia allenii*, sin embargo, especies esciófitas de bosques primarios comenzaron a regenerar en mayor medida en este bosque: *Peltogyne purpurea*, *Aspidosperma spruceanum*, *Carapa nicaraguensis*, *Couratari guianensis*, *Eschweilera biflora*, *Guarea spp.*, *Lacmellea panamensis*, *Parathesis acostensis*, *Ocotea multiflora*, *Pleurothyrium golfodulcensis*, *Pouteria spp.*, *Terminalia amazonia*, *Vantanea barbourii*, *Welfia regia*, entre otras.

Dentro de los bosques primarios se presentaron dos grupos florísticos, el primero compuesto por las parcelas 10 y 13 ubicadas dentro de una misma zona geográfica, en las regiones de Los Mogos y Bahía Chal. El segundo grupo compuesto por las parcelas 2, 3 y 8, ubicadas en los sectores de Piro y Matapalo. El análisis SIMPER para estas parcelas estimó 80,52 % como promedio de disimilitud entre los dos grupos. Especies como *Iriartea deltoidea*, *Peltogyne purpurea*, *Pouteria laevigata*, *Unonopsis theobromifolia*, *Miconia multispicata*, *Drypetes brownii*, *Pausandra trianae*, *Amphirrhox longifolia* se destacaron en el primer grupo, mientras que en los bosques primarios del segundo grupo fueron *Tetragastris panamensis*, *Symphonia globulifera*, *Caryocar costaricense*, *Socratea exorrhiza*, *Gustavia brachycarpa*, *Brosimum utile*, *Cheiloclinium cognatum*, *Compsonera excelsa*, *Vantanea barbuorii*, entre otras especies.

De acuerdo a estos resultados, el número y abundancia de especies esciófitas y palmas fue la principal causa de las diferencias florísticas entre bosques primarios y secundarios del Corredor Biológico Osa, determinado principalmente por la edad del bosque y el grado de intervención (bosques primarios muy posiblemente nunca han sido intervenidos). Dentro de los bosques primarios, el factor distribución geográfica fue la principal razón en la desigualdad de especies. Los bosques que estuvieron más cercanos entre ellos, o dentro de una zona geográfica común, fueron más similares entre sí. Mientras que los bosques primarios más distanciados, compartieron menos especies y fueron menos similares. Quesada *et*

Cuadro 3. Familia taxonómica y especies que se encuentran categorizadas bajo algún grado de amenaza o/y endemismo de acuerdo a la región y edad de bosque dentro del Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Familia	N. Científico	Región ¹	Bosque ²	CITES (2008)	IUCN (2008) ³	Estrada et al. (2005) ³	Decreto No 25700	Soto y Jiménez (1992)	Endémicas
Annonaceae	<i>Desmopsis verrucipes</i>	P	IV						x
	<i>Guatteria pudica</i>	LM	III						x
	<i>Oxandra venezuelana</i>	P	IV			VU			
	<i>Unonopsis osae</i>	P, MA	IV						x
Apocynaceae	<i>Stemmadenia donnell smithii</i>	P	II, III			LC			
Arecaceae	<i>Astrocaryum alatum</i>	P	II		NT				
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i>	P	III			VU			
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	LM	I			VU			
	<i>Quararibea platyphylla</i>	P	IV		EN				
Burseraceae	<i>Protium panamense</i>	M, BA	I, III, IV		LR/nt				
Capparaceae	<i>Capparidastrium discolor</i>	P	IV		LR/nt				
Caryocaraceae	<i>Anthodiscus chocoensis</i>	BA	IV		VU	CR	Vedada		
	<i>Caryocar costaricense</i>	P, MA, LM, BA		II	VU	VU			
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	P, MA	II, IV		LR/lc				
Celastraceae	<i>Crossopetalum parviflorum</i>	MA	IV		LR/nt				
Chrysobalanaceae	<i>Licania operculipetala</i>	P, LM	IV						x
	<i>Maranthes panamensis</i>	P	IV			VU			
Clusiaceae	<i>Garcinia madruno</i>	LM	IV			NT			
	<i>Symphonia globulifera</i>	P, MA, LM, BA	II, IV			NT			
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i>	LM	III, IV			VU			
	<i>Terminalia oblonga</i>	P	III			VU			
Convolvulaceae	<i>Dicranostyles ampla</i>	LM	III			EN			
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guapilensis</i>	LM	IV						x
Euphorbiaceae	<i>Sapium allenii</i>	BA	IV						x
Fabaceae	<i>Dussia macrophyllata</i>	BA	IV			VU		x	
	<i>Inga bella</i>	P	III		EN				x
	<i>Inga jimenezii</i>	P	III		EN				x
	<i>Inga litoralis</i>	P	II, III, IV		EN				x
	<i>Peltogyne purpurea</i>	LM, BA	III, IV			VU		x	
	<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	BA	IV			EN			
	<i>Tachigali versicolor</i>	P, MA	III, IV			EN		x	
	<i>Vachellia allenii</i>	LM, BA	III, IV						x
Humiriaceae	<i>Humirastrum diguense</i>	BA	IV			VU			
	<i>Vantanea barbourii</i>	P, MA, LM, BA				EN		x	
Lauraceae	<i>Aiouea obscura</i>	BA	IV		EN				x
	<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>	BA	IV			CR	Vedada		
	<i>Licaria pergamentacea</i>	BA	IV						x
	<i>Ocotea multiflora</i>	LM	III, IV						x
	<i>Pleurothyrium golfodulcensis</i>	LM, BA	III, IV						x
	<i>Pleurothyrium pauciflorum</i>	LM	III						x
	<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	BA	IV					x	x
Lecythidaceae	<i>Couratari guianensis</i>	LM	III		VU	EN		x	
Lepidobotryaceae	<i>Rupiliocarpon caracolito</i>	BA	IV			VU			
Magnoliaceae	<i>Talauma gloriensis</i>	LM	IV			NT			
Melastomataceae	<i>Miconia osaensis</i>	LM	III						x

Cuadro 3. (continuación). Familia taxonómica y especies que se encuentran categorizadas bajo algún grado de amenaza o/y endemismo de acuerdo a la región y edad de bosque dentro del Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Familia	N. Científico	Región ¹	Bosque ²	CITES (2008)	IUCN (2008) ³	Estrada et al. (2005) ³	Decreto No 25700	Soto y Jiménez (1992)	Endémicas
Meliaceae	<i>Guarea aguilarii</i>	LM	III						x
	<i>Guarea tonduzii</i>	P	II, IV		LR/nt				
Moraceae	<i>Batocarpus costaricensis</i>	P, LM	III, IV			VU		x	
	<i>Brosimun costaricanum</i>	P, MA	IV					x	
	<i>Brosimun utile</i>	P, MA, LM, BA				VU			
	<i>Ficus osensis</i>	P	IV						x
Myrsinaceae	<i>Ardisia dunlapiana</i>	LM, BA	IV						x
	<i>Parathesis acostensis</i>	MA, LM, BA	III, IV						x
Ochnaceae	<i>Ouratea rinconensis</i>	BA	IV						x
Olacaceae	<i>Chaunochiton kappleri</i>	LM	IV			EN			
	<i>Minuartia guianensis</i>	MA	IV		LR/nt			x	
Polygonaceae	<i>Coccoloba standleyana</i>	LM, BA	III, IV						x
Rubiaceae	<i>Duroia costaricensis</i>	LM, BA	IV						x
	<i>Tocoyena pittieri</i>	MA	IV		VU				
Rutaceae	<i>Zanthoxylum panamensis</i>	P	III		EN				
Sapotaceae	<i>Pouteria fossicola</i>	LM	IV		VU				
	<i>Pouteria lecythidicarpa</i>	LM	IV						x
Simaroubaceae	<i>Simaba cedron</i>	P, MA	I, II, III, IV					x	
Tiliaceae	<i>Mortoniendron cauliflorum</i>	BA	IV						x
Verbenaceae	<i>Aegiphila panamensis</i>	MA	II		VU				
Violaceae	<i>Rinorea crenata</i>	LM	IV		LR/nt				
Vochysiaceae	<i>Qualea polychroma</i>	LM, IV				NT		x	

1. Región: P=Piro; MA=Matapalo, LM=Los Mogos, BA=Bahía Chal.

2. Bosque: I=5 – 15 años, II=15 – 30 años, III= > 30 años, IV=Primario.

3. Clasificación IUCN (2008) y Estrada et al (2005): EN=En Peligro, VU=Vulnerable, LC=Preocupación menor, NT=Casi amenazada., LR/lc=Preocupación menor, LR/nt=Casi amenazada.

al. (1997) también describen tipos de vegetación en función de la zona geográfica, topografía y otros factores para la Península de Osa, basados principalmente en experiencias de campo y recolecciones botánicas.

Este factor de ubicación geográfica también fue posible observarlo dentro de los mismos bosques secundarios, pero en menos grado que los primarios. Por ejemplo, los bosques más cercanos entre sí y ubicados en las zonas de Mogos y Bahía Chal, fueron más semejantes y se ubicaron en la parte inferior de la gráfica (parcelas 11, 12 y 14) (Figura 3). Mientras que los bosques secundarios zonificados en Piro y Matapalo (1, 4, 5, 6, 7 y 9), resultaron más semejantes florísticamente y se ubicaron más arriba en la gráfica (Figura 3).

Muy posiblemente dentro de los bosques secundarios, las diferencias florísticas no solo se explican por la edad de sucesión, sino que también por otras variables como tipos de suelo, banco de semillas, uso anterior del suelo, limitaciones especiales en la dispersión de semillas,

presencia de bosques primarios remanentes, biología de las especies y variaciones fenológicas, que también son descritas por diversos autores (Ruschel *et al.* 2009; Venancio *et al.* 2008; Norden *et al.* 2009; Saldarriaga *et al.* 1988; Guariguata *et al.* 1997; Guariguata & Ostertag 2002; Louman *et al.* 2001; Lamprecht 1990; Gentry 1998; citado por Asquith 2002; Moraes *et al.* 2002; Letcher & Chazdon 2009).

Composición de gremios ecológicos

Según el análisis de la estructura horizontal, se determinaron diferencias estadísticas en el número de especies con relación a la edad del bosque, al gremio ecológico y a la interacción edad – gremio ($p < 0,0001$). Igual comportamiento se presentó para el área basal por gremio ecológico (Edad bosque; Gremio; Interacción edad – gremio: $p < 0,00001$). El número de especies y área basal del gremio esciófito incrementó con el avance de la sucesión y alcanzó un máximo en los bosques primarios. El área basal y cantidad de especies heliófitas durables incrementó hasta los bosques >30 años, para luego

disminuir en los bosques primarios. Las especies heliófitas efímeras disminuyeron con el avance de la sucesión; de forma similar se comportó el área basal (Figura 4).

El aumento del número especies tolerantes a la sombra y su área basal a lo largo de la sucesión, es un indicador de la recuperación y fase de cambio estructural de los bosques secundarios, con una posible convergencia hacia los primarios, resultado también explicado por otros autores (Ruschel *et al.* 2009; Higuchi *et al.* 2008). Un número promedio muy similar de especies esciófitas (33/0,5 ha) y heliófitas durables (34,7/0,5 ha), pero una mucho menor área basal (2,2 m²/ha) de especímenes tolerantes a la sombra (esciófitas) en los estadios >30 años, indican que árboles que toleran las condiciones de bosques primarios se están regenerando en estos bosques secundarios, pero que sus diámetro son pequeños y están en los estratos bajos del bosque (sotobosque), por eso su aporte de área basal es bajo. Conforme avance el tiempo, aperturas en el dosel en estos bosques secundarios podrían permitir un mayor ingreso de luz para estos individuos, y consecuentemente puedan alcanzar el dosel de estos bosques; sin embargo, deberán pasar muchos años para que el dosel alcance la composición de un bosque primario (Saldarriaga *et al.* 1988; Guariguata *et al.* 1997), ya que las especies heliófitas que colonizan un determinado sitio, generalmente se mantienen por varias décadas con el avance de la sucesión (Finegan 1996).

Estructura vertical

El análisis de varianza de la estructura vertical determinó diferencias estadísticas significativas en las alturas máximas por tipo de bosque ($p < 0,000001$). Estos resultados mostraron una recuperación en la estructura vertical, donde la altura máxima aumentó en función del avance de la sucesión, siendo mayor en bosques primarios (Cuadro 4). Denslow (2000) determinó una altura máxima promedio de 40 m en bosques maduros del Monumento Natural Barro del Colorado, Panamá, con árboles emergentes de 50 m; mientras que Saldarriaga *et al.* (1988) encontraron en bosques también maduros del sitio Río Negro, Venezuela, alturas máximas mayores o iguales a 25 m.

A partir de las alturas máximas se obtuvieron los pisos de altura, se determinaron las especies y se calculó la similitud florística entre los tipos de bosques, basado en el índice de afinidad de "Horn" (Cuadro 5). La principal similitud florística entre -los bosques secundarios y primarios se presentó en el piso inferior, donde la edad >30 años fue la más afín con 32 %. Para todos los pisos de altura, las edades de 15 – 30 años y >30 años fueron los más afines, y la edad de 5 – 15 años y los bosques primarios las menos afines. El piso superior muestra que los bosques secundarios comparten un bajo porcentaje de la composición florística con bosques los primarios, comportamiento descrito por Guariguata & Ostertag (2002).

Estos resultados muestran que la composición florística en los estratos bajos (o sotobosque) de los bosques secundarios, se recupera y converge hacia una conformación de especies de bosques primarios, pero a niveles o porcentajes distintos, dependiendo de la edad de abandono, presencia de árboles remanentes, tasa de formación de claros, tamaño de los claros, presencia de bosques primarios cercanos, distancia de fuentes de semillas, abundancia de polinizadores y dispersores, grado de fragmentación, bancos de semillas (Guariguata & Ostertag 2002; Chazdon *et al.* 2007; Vélchez *et al.* 2008a). Conforme se aumentó el nivel del vuelo de los bosques secundarios, su similitud fue menor respecto a los sitios con bosques primarios; aun así, siempre se compartieron especies.

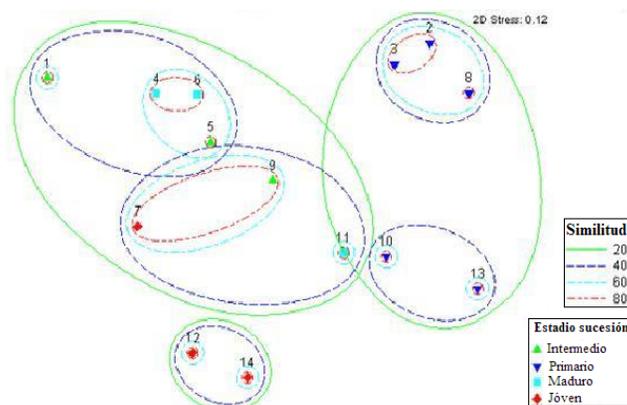


Figura 3. Ordenación espacial de las unidades de bosque según el escalonamiento no métrico multidimensional (NMDS). Números corresponden a la identificación de cada parcela dentro del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Tipos de bosques: 5 – 15 años=7, 12 y 14; 15 – 30 años =1, 5 y 9; >30 años=4, 6 y 11; Primarios=2, 3, 8, 10 y 13.

Cuadro 4. Altura máxima promedio (h max pro en metros), desviaciones estándar (De), pisos de altura para diferentes estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Estadio sucesión	h max pro	De	2/3 h max pro	1/3 h max pro
5-15 años	17,0 a	3,6	11,3	5,7
15-30 años	23,7 b	3,2	15,8	7,9
>30 años	29,0 b	2,6	19,3	9,7
Primario	39,6 c	3,2	26,4	13,2

Valores con la misma letra son estadísticamente iguales, según la prueba de Duncan.

2/3 h max pro: dos terceras partes de la altura máxima de vuelo por tipo de bosque.

1/3 h max pro: una tercera parte de la altura máxima de vuelo por tipo de bosque.

Conclusiones

La presencia de especies con algún grado de amenaza y/o endemismo dentro de los bosques secundarios y primarios de propiedad privada dentro del CBO, permite concluir que estos bosques presentan un alto potencial para la conservación y conectividad de áreas de alto valor ecológico, como lo son el Parque Nacional Corcovado y Piedras Blancas. Aunque los bosques primarios presentaron mayor número de especies amenazadas y endémicas, los bosques secundarios también resguardaron este tipo de especies, en especial en bosques de mayor edad del bosque, reafirmando su alto potencial de conservación y conectividad.

Los resultados de la composición de árboles demostraron que los bosques primarios presentaron una composición florística diferente a la de los bosques secundarios, marcada principalmente por la abundancia de especies tolerantes a la sombra y palmas como *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*. Dentro de los bosques primarios, la diferencia en la composición se pudo asociar al factor distribución geográfica: los bosques del sector norte fueron diferentes a los del sector sur del CBO.

Dentro de los bosques secundarios no se presentaron agrupaciones tan claras, y posiblemente el factor edad por sí solo no explica completamente la variación florística entre las parcelas. Factores como el uso e intensidad anterior del suelo, tipo de suelo, grado de fragmentación y cercanía a bosques primarios y muchos otros aspectos podrían explicar mejor la identidad florísticas de estos bosques.

El aumento del número de especies y área basal de especies tolerantes a la sombra conforme incrementó la edad de los bosques secundarios, indicó que estos bosques se están recuperando bien, con una tendencia a asemejarse a los bosques primarios. Sin embargo, deberán pasar muchos años para que estos bosques posean el número de especies y área basal de esciófitas, heliófitas durables y efímeras que poseen los bosques primarios.

Se concluye que el mayor desarrollo en la estructura vertical (altura máxima total) se presentó en los bosques primarios, sin embargo la altura total incrementó proporcionalmente con el aumento de la edad de los bosques, demostrando también una recuperación estructural a lo largo de la cronosecuencia.

Dentro de los estratos de altura de las diferentes edades de los bosques, los bosques secundarios fueron más similares entre sí, siendo el piso superior el de mayor afinidad florística. El piso inferior de los bosques primarios fue el de mayor afinidad con respecto a los secundarios, lo que indicó que aquí están regenerando y desarrollándose especies de bosques primarios. El estrato superior presentó mayor diferencia, y deberán pasar muchos años para que los bosques secundarios se parezcan a los primarios en este piso de altura, sin embargo, se comparte un bajo porcentaje de especies (2 % - 7 %).

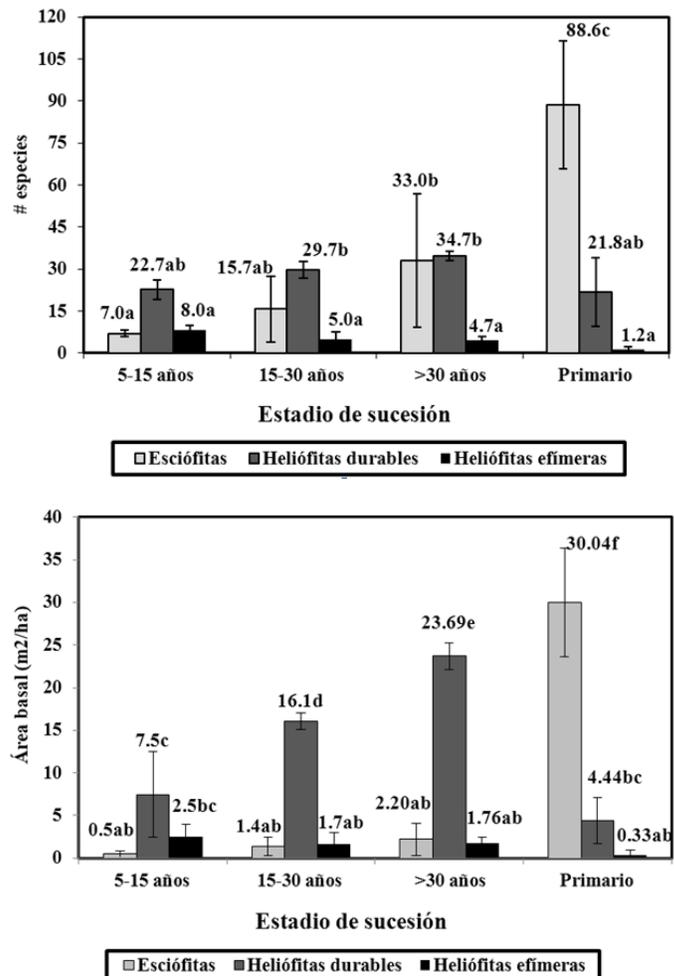


Figura 4. Número de especies (en 0,5 ha) y área basal (m²/ha) por gremio ecológico a través de la cronosecuencia del CBO.

Las líneas sobre las barras corresponden a las desviaciones estándar. Las letras indican diferencias estadísticas entre grupos según pruebas de Duncan.

Cuadro 5. Porcentaje de afinidad florística por piso de altura y tipo de bosque para la cronosecuencia del CBO, según el índice de similitud de Horn.

Piso altura	Tipo bosque	Tipo bosque		
		5-15 años	15-30 años	> 30 años
PI	15-30 años	29,6		
	> 30 años	26,0	54,5	32,0
	Primario	10,1	22,3	
PM	15-30 años	53,8		
	> 30 años	40,6	59,9	15,0
	Primario	12,3	15,5	
PS	15-30 años	59,7		
	> 30 años	39,8	60,4	2,2
	Primario	2,5	7,4	

Piso altura: PI=piso inferior, PM=piso medio, PS=piso superior

Agradecimientos

El presente trabajo se desarrolló gracias al financiamiento de Blue Moon Fund, en colaboración con el Instituto Tecnológico de Costa Rica, la Universidad de Connecticut (Estados Unidos), el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Extensión (CATIE) y la Universidad de Mc Gill (Canadá). Se agradece también a la Organización “Amigos de Osa”, por facilitar y ayudar en la búsqueda de muchos de los bosques primarios y secundarios donde se realizó el estudio.

Referencias

- Aguilar, R. 2010. Familias taxonómicas de árboles con dificultades de identificación. (entrevista). Península de Osa, CR, Osa Biodiversity Center. (Email: raguilar@osaresearch.org).
- Aguilar, R; Cornejo, X. 2010. Plantas endémicas de la Península de Osa. (en línea). New York, US, The New York Botanical Garden. Consultado 10 ene. 2010. Disponible en http://sweetgum.nybg.org/osa/endemics_sp.php
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. I. Biología y conservación de bosques neotropicales. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Cartago, CR, Libro Universitario Regional. p. 377- 406.
- Barrantes, G. 2000. Aplicación de incentivos a la conservación de la biodiversidad en Costa Rica. Heredia, CR, INBio. 28 p.
- Berrocal, A. 1998. Estudio etnobotánico y de mercado de productos no maderables de bosques secundarios en la Región Chorotega, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad, Bach. Cartago, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Esc. Ing. Forestal. 135 p.
- Berti, G. 2001. Estado actual de los bosques secundarios en Costa Rica: Perspectivas para su manejo (en línea). Revista Forestal Centroamericana. 35:29-34. Consultado 15 abr 2009. Disponible e. <http://web.catie.ac.cr/informacion/RFCA>
- Calvo, J; Vicente, W; Bolaños, R; Quesada, C; Sánchez, A; González, P; Ramírez, M. 1999. Estudio de cobertura forestal de Costa Rica empleando imágenes LANSAT 1986/87 y 1996/97. In Congreso Agronómico Nacional y de Recursos Naturales. (11°, 1999, San José, CR). Conferencia. Revista del Colegio de Ingenieros Agrónomos de Costa Ric. 3:461-466.
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical. Turrialba, CR, CATIE. 52 p.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CR). 2003. Árboles de centroamérica: Un manual para extensionistas. Eds. J Cordero y DH Boshier. Turrialba, CR, CATIE. 1079 p.
- CCT (Centro Científico Tropical, CR); WRI (World Resources Institute, US). 1991. La depreciación de los recursos naturales en Costa Rica y su relación con el sistema de cuentas nacionales. Washington, DC, US, CCT/WRI. 160 p.
- Chazdon, RL. 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematic. 6:51-71.
- Chazdon, R; Coe, F. 1999. Abundance and diversity of useful woody species in second-growth, old growth and selectively-logged forest of NE Costa Rica. I. Guariguata, M.; Finegan, B. Eds. Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people and policy. Turrialba, CR, CATIE. p.165-190. (CATIE. Serie Técnica. Reuniones Técnicas n°4).
- Chazdon, R; Letcher, S; van Breugel, M; Martínez, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of range in tree communities of secondary forest following major disturbance. (en línea). Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Science. 362:273-289. Consultado 10 jun 2010. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/362/1478/273.full.pdf+html>
- CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre, CH). 2008. Apéndices 1,2,3. (en línea). Ginebra, CH. 47 p. Consultado 10 jun 2009. Disponible e. <http://www.cites.org/esp/app/S-Jul01.pdf>
- Clarke, KR. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. Australian Journal of Ecology. 18:117-143.
- Clarke, KR, Gorley, RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/ Tutorial. Plymouth, US, PRIMER-E.
- CT-CBO (Coalición Técnica Corredor Biológico Osa, CR). 2003. Corredor Biológico Osa. (en línea). Consultado 15 jun 2011. Disponible e. <http://www.ctcbo.org/corredor.html>
- Denslow, JS. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. I. IAVS Symposium Vegetation Science in Retrospect and Perspective. Uppsala, SE). Proceedings. Eds. White, PS., Mucina, L, Leps, J, van der Maarel, E. Uppsala, SE, Opulus Press. p. 237-241.
- Estrada, A; Rodríguez, A; Sánchez, 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 20 jul. 2008. Disponible en http://documentacion.sirefor.go.cr/archivo/CBM/categorizacion/categorizacion_especies.pdf
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2009. Situación de los bosques del mundo 2009. (en línea). Roma, IT, FAO. 151 p. Consultado 20 abr 2009. Disponible e. <http://www.fao.org/docrep/011/i0350s/i0350s00.htm>
- Fedlmeier, C. 1996. Desarrollo de bosques secundarios en zonas de pastoreo abandonadas de la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Ph.D. Trad. O. Murillo. Gottingen, DE, Universidad Georg-August. 177 p.
- Finegan, B. 1993. Bases ecológicas de la silvicultura. I. Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales. (6°, 1993, Turrialba, CR). Turrialba, CR, CATIE. 229 p.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. Trends in Ecology and Evolutio. 11:119-124.

- Guariguata, M; Chazdon, R; Denslow, J; Dupuy, J. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecol.* 132:107-120.
- Guariguata, MR; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. I. Biología y conservación de bosques neotropicales. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Cartago, CR, Libro Universitario Regional. p. 591- 624.
- Hammer, O; Harper, DAT; Ryan, PD. 2001. PAST (Paleontological Statistics). (Programa de cómputo en línea). 20 oct. 2010. Disponible e. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Higuchi, P; Oliveira-Filho, A; da Silva, A; Mendonça, EL; dos Santos, R; Salgado, D. 2008. Dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais, em diferentes classes de solos. *Revista Árvor.* 32(3):417-426.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, UK). 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. (en línea). Cambridge, UK. Consultado 8 jun 2009. Disponible e. <http://www.iucnredlist.org/>
- Kappelle, M; Castro, M.; Acevedo, H; González, L; Monge, H. 2002. Ecosistemas del Área de Conservación Osa. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 496 p.
- 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, DE, GTZ. 335 p.
- Letcher, S; Chazdon, R. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica.* 41(5):606-617.
- Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. 2001. Silvicultura de bosques latifoliados tropicales con énfasis en América Central. Turrialba, CR, CATIE. 265 p.
- Mack, S; Rivera, J. 2001. Corredor Biológico Osa. (en línea). Ambientico n°95. Consultado 25 ago. 2011. Disponible e. <http://www.una.ac.cr/ambi/Ambien-Tico/95/index.htm>
- Moraes Ferreira, C; Finegan, B; Kanninen, M; Delgado, L; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. (en línea). *Revista Forestal Centroamericana* 38:44-50. Disponible en <http://web.catie.ac.cr/informacion/RFCA/rev38/ct7.pdf>
- Moreno, M. 2005. Pago por servicios ambientales, la experiencia de Costa Rica. (en línea). Consultado 20 abr 2009. Disponible e. <http://www.rlc.fao.org/foro/psa/pdf/jimenez>
- Norden, N; Chazdon, R; Chao, A; Jland, Y; Vilchez A, B. 2009. Resilience of tropical rain forest, tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letter.* 12(5):385-394.
- Ortiz, E. 2008. Atlas digital de Costa Rica. 2008 (CD-Rom). Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 1 CD-Rom.
- Pérez, MA; Finegan, B; Delgado, D; Louman; B. 2001. Composición y diversidad de los bosques de la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua. (en línea). *Revista Forestal Centroamericana.* 34:66-72. Consultado 23 feb 2010. Disponible en <http://web.catie.ac.cr/informacion/RFCA/rev34/pag66.pdf>
- Quesada, R. 2004. Especies forestales vedadas y bajo otras categorías de protección en Costa Rica. *Kurú: Revista Foresta.* 1(2):1-5. Consultado 10 dic. 2009. Disponible en http://www.tec.ac.cr/sitios/Docencia/forestal/Revista_Kuru/antecedentes/antecedentes2/pdf/Nota_%203.pdf
- Quesada, F; Jiménez Madrigal, Q; Zamora, N; Aguilar, R; González; J. 1997. Árboles de la Península de Osa. Heredia, CR, INBio. 412 p.
- Redondo, B; Vilchez Alvarado, 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.
- Ruschel, A; Mantovani, M; Sedrez, M; Onofre, R. 2009. Caracterização e dinâmica de duas fases sucessionais em floresta secundária da Mata Atlântica. *Revista Árvor.* 33(1):101-115.
- 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 Ecolog.* 76(4):938- 958. Consultado 24 feb 2010. Disponible e. <http://www.jstor.org/stable/2260625>
- Sánchez, A; Foley, S; Hamilton, S; Calvo, J; Arroyo, P; Jiménez, V. 2002. Estudio de cobertura forestal de Costa Rica con Imágenes LANSAT TM 7 para el año 2000. (en línea). Consultado 11 abr. 2009. Disponible e. <http://www.sirefor.go.cr>
- Sánchez, A; Calvo Alvarado J; Chong, M; Castillo, M; Jiménez, W. 2006. Estudio de cambios de cobertura forestal de Costa Rica 2000-2005. I. Parte: Clasificación de la cobertura forestal con Imágenes Landsat ETM+2005. Alberta University / Instituto Tecnológico de Costa Rica. San José, CR, FONAFIFO (Fondo Nacional de Financiamiento Forestal). 37 p.
- Sarmiento, C. 2000. Comparación de tres clases de transectos para la captura de hormigas en dos formaciones vegetales. *Caldas.* 22(2):327-326.
- Segura, O; Gottfried, R; Miranda, M; Gómez, L. 1997. Políticas forestales en Costa Rica. Análisis de las restricciones para el desarrollo del sector forestal. In Políticas forestales en Centroamérica: Análisis de las restricciones para el desarrollo del sector forestal. San Salvador, SV, IICA-Holanda/Laderas CA, CCAB-AP, Frontera Agrícola. p. 96-144.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR). 2007. Grúas 2: Propuesta de ordenamiento territorial para la conservación de la biodiversidad en Costa Rica. Análisis de vacíos en la representatividad e integridad de la biodiversidad terrestre. San José, CR, SINAC – MINAE. Vol.1. 100 p.
- Soto, R; Jiménez, V. 1992. Evaluación ecológica rápida, Península de Osa, Costa Rica. San José, CR, Fundación Neotrópica - WWF. 252 p. (Programa Boscosa).
- StatSoft, Inc. 2003. STATISTICA (Data Analysis Software System), version 6. (programa de cómputo en línea). Consultado 10 feb. 2010. Disponible e. www.statsoft.com
- Venancio, S; Rodríguez, E; Teixeira, A; da Silva, A; Silva, E. 2008. Floristic composition of two wetland forest in Araguaian Plain, State of Tocantins, Brazil, and comparison with other areas. *Revista Árvor.* 32(1):129-141.

- Vílchez Alvarado, B; Chazdon, R. 2009. Tipos de bosque del Corredor Biológico Osa. (entrevista), Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. (E-mail bvilchez@itcr.ac.cr, chazdon@uconnvm.uconn.edu)
- Vílchez Alvarado, B; Chazdon; R, Milla, V. 2008a. Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica: Su valor para la conservación o uso comercial. *Recursos Naturales y Ambient.* 55:118-128.
- Vílchez Alvarado, B; Chazdon; R; Alvarado, W. 2008b. Fenología reproductiva de las especies del dosel superior en bosques secundarios y primarios de la región Huetar Norte de Costa Rica y su influencia en la regeneración vegetal. (en línea). Kurú: *Revista Foresta.* 5(15):1-18. Consultado 8 mar. 2010. Disponible en http://www.tec.cr/sitios/Docencia/forestal/Revista_Kuru/anteriores/anterior15/pdf/articulo%202.pdf