

# Diversidad y estructura horizontal

## en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica

Manuel Morales-Salazar<sup>1</sup>  
Braulio Vílchez-Alvarado<sup>2</sup>  
Robin L. Chazdon<sup>3</sup>  
Marco Ortega-Gutiérrez<sup>4</sup>  
Edgar Ortiz-Malavassi<sup>2</sup>  
Mario Guevara-Bonilla<sup>5</sup>

### 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 diversidad y estructura horizontal en cuatro estadios de sucesión de bosque con edades de: 5 a 15 años, 15 a 30 años, mayor de 30 años y primarios. Se identificaron y midieron todos los árboles con diámetro  $\geq 5$  cm. Los resultados indicaron que los bosques secundarios fueron menos diversos y estuvieron menos mezclados que los primarios para los diferentes índices utilizados, sin embargo estos valores incrementaron con la edad de los bosques. Las curvas de acumulación de especies en función del área y número de individuos muestreados, mostraron que la diversidad y riqueza aumentó proporcionalmente con la edad de los bosques. El área basal y número de especies se muestran como mejores parámetros para medir

### 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 diversity and horizontal 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 and their diameter ( $d$ ) were determined. The results indicated that secondary forests were less diverse and were less mixed than the primary for the different indices used; but its value increased with forest age. The species accumulation curves based on the area and number of individuals sampled, showed that the richness and diversity increases proportionally with age of forests. Basal area and number of species are listed as best parameters to measure the degree of forest recovery, contrary to the number of trees per hectare

1. Autor para correspondencia - Panamerican Woods Plantation, Departamento Técnico Forestal [safirrhforestal@gmail.com](mailto:safirrhforestal@gmail.com)

2. Escuela de Ing. Forestal - Instituto Tecnológico de Costa Rica. Tel: (506) 2550-2288, [bvilchez@itcr.ac.cr](mailto:bvilchez@itcr.ac.cr)

3. Department of Ecology and Evolutionary Biology - University of Connecticut, USA. [chazdon@uconnvm.uconn.edu](mailto:chazdon@uconnvm.uconn.edu)

4. FUNDATEC, Instituto Tecnológico de Costa Rica. [mortega@catie.ac.cr](mailto:mortega@catie.ac.cr)

5. Eastern Finland University. [magbo10@gmail.com](mailto:magbo10@gmail.com)

el grado de recuperación de los bosques, contrario al número de árboles por hectárea que no es tan efectivo. La distribución de los árboles y número de especies por clase de diámetro tomaron la forma de “J” invertida, donde la reserva de árboles y especies en las primeras clases aseguran el equilibrio de los bosques. La principal diferencia en la distribución del área basal por categoría de diámetro se presentó en las últimas clases (> 55 cm), donde los bosques primarios presentaron los mayores valores, los cuales se concentraron en pocas especies y árboles de gran porte.

**Palabras clave:** bosque primario, bosque secundario, distribución diamétrica, área basal, árboles, riqueza de especies, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

## Introducción

El Corredor Biológico Osa (CBO) pertenece a la Península de Osa, localizado al sudeste de Costa Rica en las coordenadas 8°05' - 9°15' *Latitud Norte* y 82°55' - 83°5' Oeste. 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 y Rivera 2001).

Los bosques del CBO se encuentran inmersos en una matriz de diferentes usos del suelo, que 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 (Ortiz 2008, Vílchez y 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 correspondió a bosques de diferentes tipos. Según el Atlas Digital de Costa Rica (Ortiz 2008), los bosques secundarios abarcan 6461 ha aproximadamente.

Conocer la condición silvicultural de los bosques primarios y secundarios del Corredor Biológico Osa, es fundamental para tomar decisiones de conservación y manejo. Dentro de este marco, los bosques secundarios representan una gran promesa para esta zona y el país en general (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). El objetivo de este trabajo es analizar la diversidad y estructura horizontal de bosques tropicales secundarios y primarios del CBO.

which is not as effective. The distribution of species and number of trees by diameter class took the form of inverted J, where the reserve of trees and species in the first classes ensure the balance of forests. The main difference in the distribution of basal area by diameter class is given in the last classes (> 55 cm), where forests had the highest values, which are concentrated in a few species and large trees.

**Key words:** primary forest, secondary forest, diameter distribution, species, basal area, trees, species richness, Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

## Materiales y métodos

### Ubicación de los sitios de muestreo

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

Se establecieron 14 parcelas permanentes de monitoreo de 5000 m<sup>2</sup> (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 con la siguiente cronosecuencia (edades de bosque): potreros recientemente abandonados o bosques jóvenes de 5 a 15 años de 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 edad de bosque secundario y cinco para el primario conformaron las 14 parcelas. Posiblemente los bosques de 15 – 30 años y mayores 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 (todas 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) a 1,3 metros de altura (dap) de todos los árboles con diámetro mayor o igual a 5 cm; de acuerdo con 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.

## Análisis de datos

### Intensidad de mezcla, diversidad y riqueza

Para los cálculos de la diversidad y riqueza, 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.

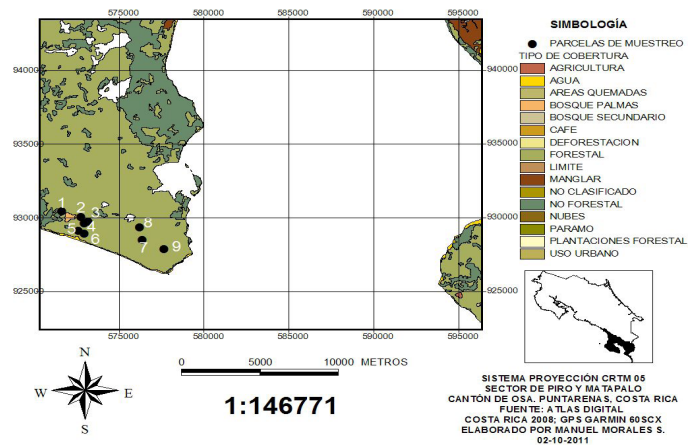


Figura 1. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Río Piro y Matapalo, Península Osa, Costa Rica.

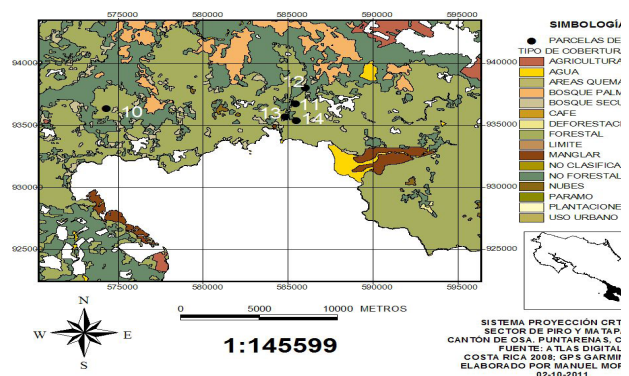


Figura 2. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos y Bahía Chal, Península Osa, Costa Rica.

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

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

Para determinar la intensidad de mezcla de las especies presentes en los cuatro estados de sucesión de bosque, se calculó el Coeficiente de Mezcla (CM), definido por Lamprecht como la relación unitaria del número de especies respecto al total de individuos presentes en un bosque (Lamprecht 1990).

El CM se obtuvo a partir de los valores de riqueza y número de individuos generados por el programa PAST versión 1.97 (Hammer *et al.* 2001).

La diversidad de los bosques se evaluó en función de los índices de Alpha – Fisher, Shannon – Wiener (H) y el inverso Simpson (1 - D), estimados en el programa PAST versión 1.97 (Hammer *et al.* 2001).

Los valores de CM (en valor decimal), Alpha – Fisher, *H* e *invD* fueron sometidos a pruebas estadísticas mediante un Análisis de Varianza ANOVA y pruebas de Duncan. Se consideró un alfa de 0.05 y se utilizó el programa STATISTICA 6.1 (2003). Las edades de bosque se consideraron como la variable independiente, mientras que los índices de diversidad y mezcla como variables dependientes. Finalmente se construyeron curvas de acumulación de diversidad y riqueza para cada tipo de bosque, en función del área y número de individuos muestreados respectivamente.

## Estructura horizontal

Se evaluó el número de árboles (N/ha), área basal (G/ha) extrapolados a hectárea, y diversidad (número de especies en 0,5 hectáreas) para las edades de bosque mediante un análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de Duncan. Se consideró un alfa de 0.05 y se utilizó el programa STATISTICA 6.1 (2003). Los factores de variación fueron las edades de sucesión (4 edades) y las parcelas por cada tipo de bosque se tomaron como repeticiones.

Se construyeron gráficos del número de árboles (N/ha), área basal (G/ha) y número de especies (# especies en 0,5 ha) en función de la clase diamétrica de los bosques, y así poder comparar la estructura de las diferentes edades de sucesión.

**Cuadro 2.** Valores promedios de índices de diversidad de Shannon – Wiener (H), inverso de Simpson (1-D) Alpha Fisher y Coeficiente de Mezcla (CM = expresado en decimales), sus desviaciones estándar y comparaciones de Duncan\* para diferentes tipos de bosque del Corredor biológico Osa, Costa Rica. 2010.

Tipo bosque	CM	Desviación estándar CM	H	Desviación estándar H	D-1	Desviación estándar D-1	Fisher alpha	Desviación estándar
5 - 15 años	0.14 a	0.03	2.94 ab	0.14	0.92 a	0.01	11.95 a	1.23
15 - 30 años	0.12 a	0.01	2.71 a	0.42	0.84 b	0.07	15.12 a	4.29
> 30 años	0.14 a	0.01	3.31 b	0.23	0.93 a	0.02	22.99 a	7.38
Primario	0.23 b	0.01	3.95 c	0.16	0.96 a	0.01	46.54 b	17.19

\*Valores con las mismas letras son estadísticamente iguales.

## Resultados y discusión

Según los análisis de varianza, el Coeficiente de Mezcla ( $p < 0,0001$ ), el índice de Shannon – Wiener ( $p < 0,05$ ), Simpson ( $p < 0,05$ ) y Alpha de Fisher ( $p < 0,05$ ) presentaron diferencias estadísticas significativas entre los estadios de sucesión de bosque. Conforme aumenta el valor de cada índice, es mayor la diversidad del bosque. Para el CM, índices de Shannon – Wiener y Simpson, los bosques más diversos fueron los primarios, mayores a 30 años, entre 5 – 15 años y entre 15 – 30 años respectivamente, mientras para el Alpha de Fisher se dio un aumento de la diversidad conforme se incrementa el estado de sucesión del bosque (Cuadro 2).

El CM da una indicación de la intensidad de mezcla en que se encuentran las especies respecto a los individuos, y por ende expresa la diversidad general en que se encuentra el bosque (Lamprecht 1990). Para los bosques evaluados, la prueba de Duncan indicó que los bosques primarios fueron más diversos que los bosques secundarios, mientras que entre los bosques secundarios no se encontraron diferencias. Por ende, se necesita muestrear menor cantidad de individuos para encontrar una especie distinta en bosques primarios (1/4, 3) respecto a la sucesión secundaria de 5 - 15 años (1/8, 3), 15 – 30 años (1/7, 1) y > 30 años (1/7, 1).

Magurran (1988) indicó que el índice de diversidad de Shannon – Wiener varía entre 1,5 y 3,5, y rara vez alcanza valores de 4,5. Para los bosques 5 – 15 años y 15 – 30 años no se determinaron diferencias. Este comportamiento también se presentó en los estadios de 5 - 15 años y mayor de 30 años, sin embargo el bosque mayor de 30 años es más diverso que el 15 – 30 años. El bosque primario es estadísticamente diferente a los bosques secundarios, por ende su diversidad es mayor.

El Índice de Simpson mide tanto la diversidad como la dominancia de especies en un sitio de estudio (Magurran 1988). Según el inverso de Simpson (1-D) el estadio de 15 – 30 años es diferente a los demás bosques secundarios y el bosque primario. Entre mayor sea el inverso de Simpson, es menor la dominancia de especies en los sitios de estudio, por lo tanto el bosque primario, los

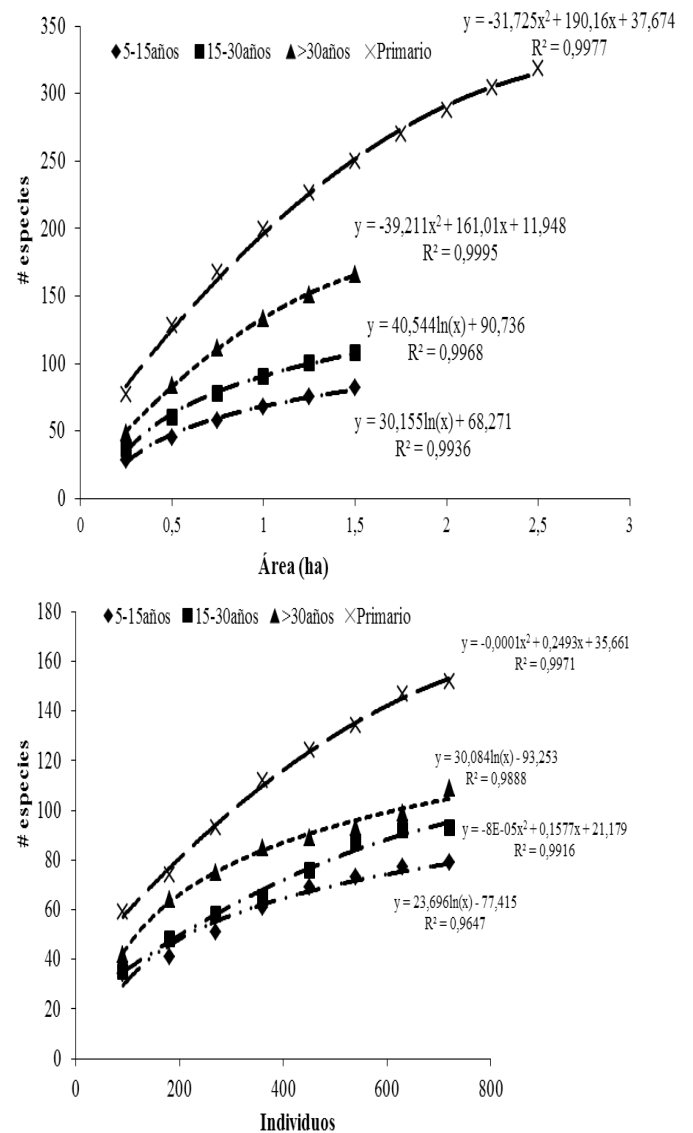
estadios de 5 – 15 años y mayor de 30 años presentaron mayor riqueza y menor dominancia de especies que el bosque 15 – 30 años.

El índice Alpha de Fisher supone una relación logarítmica entre la abundancia de las especies (Louman *et al.* 2001). A diferencia de los índices Shannon – Wiener y Simpson, el valor de diversidad no se vió afectado por la abundancia de especies raras (con solo un individuo) o especies muy abundantes (Medianero *et al.* 2003). Los bosques secundarios no presentaron diferencias estadísticas según la prueba de comparación de medias de Duncan, mientras que la diversidad fue mayor estadísticamente en los bosques primarios respecto a los otros estadios sucesionales. La diversidad aumentó en función del incremento del estadio sucesional para este índice.

Diversos autores describen un aumento de la diversidad en función de la edad del bosque. Fedlmeir (1996) en un estudio del aumento en el Índice de Shannon en función de la edad de abandono de los bosques en la Zona Norte de Costa Rica, muestra que los bosques primarios fueron los más diversos. Leiva (2001) indicó que bosques primarios de la Estación Biológica la Selva están más mezclados y son más diversos que bosques secundarios de la misma zona. Moraes *et al.* (2001) en un estudio de la composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua, encontraron un aumento en los índices de diversidad de Shannon – Wiener y Alpha de Fisher en función de la edad de abandono de los bosques.

Louman *et al.* (2001) explican que para cálculos de diversidad, es conveniente utilizar curvas de especie – área. Sin embargo, Condit *et al.* (1996) citados por Berry (2002) indican que las especies se acumulan en función del número de individuos muestreados, y no necesariamente en función del área, y por consiguiente es incorrecto comparar valores de riqueza entre muestras con igual área, si se incluyen individuos de diferentes clases de tamaño. En la Figura 3 se muestra la acumulación de especies en función del número de individuos y área muestreada para los bosques en estudio.

Las curvas de especie – área y especie – individuos indicaron un aumento en la diversidad y riqueza de individuos conforme aumenta el área y número de árboles muestreados, comportamiento descrito por diferentes autores (Vílchez *et al.* 2008, Pérez *et al.* 2001, Moraes *et al.* 2002, Denslow 2000, Condit *et al.* 1996, Berry 2002, Saldarriaga *et al.* 1998, Guariguata *et al.* 1997, Louman *et al.* 2001). Para la curva de especies – individuos se observó valores muy similares de número de especies en las edades de 5 – 15 años y 15 – 30 años; en un intervalo de muestreo de 100 a 400 individuos. El bosque primario en todo caso superó la riqueza y diversidad de especies de los bosques secundarios.



**Figura 3.** Curvas de acumulación de especies en función del área (izquierda) y número de individuos (derecha) muestreados en bosques de diferentes edades del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2010.

Gentry (1988) citado por Asquith (2002) indicó que la riqueza de especies de distintas comunidades de plantas neotropicales varía de acuerdo con cuatro gradientes ambientales: precipitación, suelos, altitud y latitud. El número de especies es proporcional al aumento de la precipitación anual, e inversamente proporcional al aumento en latitud y altitud; mientras que los nutrientes del suelo parecen tener menor efecto en la diversidad de especies. Por otro lado, el grado de perturbación de un bosque influye fuertemente en la recuperación de diversidad florística, y es normal encontrar diferencias florísticas entre bosques secundarios con edades de sucesión distintas (Asquith 2002), como las estudiadas en el presente trabajo. Sin embargo se desconoce el

grado de perturbación de las unidades de bosques analizadas. La composición florística en distintas etapas de la sucesión secundaria está influenciada por eventos probabilísticos, la biología de la especie, la forma de interacción con plantas y animales, y por los componentes bióticos y abióticos del sitio (Guariguata y Ostertag 2002).

## Estructura Horizontal

Se encontraron diferencias significativas para el área basal ( $p < 0,00001$ ) y diversidad de especies (número de especies en 0,5 ha) ( $p < 0,01$ ), mientras que el número de individuos es estadísticamente igual ( $p > 0,05$ ) para los estadios de sucesión de bosque. El número de árboles aumentó conforme la edad del bosque fue mayor, sin embargo los bosques secundarios mayores a 30 años presentaron más individuos que los bosques primarios. Los bosques secundarios y el primario fueron estadísticamente distintos en área basal. La diversidad de especies fue similar para los bosques secundarios (según prueba de Duncan), el bosque primario fue igual estadísticamente al estadio mayor a 30 años (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Número de individuos (N/ha), área basal (G, m<sup>2</sup>/ha), diversidad promedio (# especies en 0,5 ha), desviaciones estándar y pruebas de Duncan\* para bosques muestreados ( $d \geq 5$  cm), en diferentes estadios de sucesión dentro del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2010.

Estadio sucesión	N	Desviación estándar	G	Desviación estándar	# esp	Desviación estándar
5 - 15 años	552 a	175	10.51 a	4.64 a	38	6
15 - 30 años	815 a	263	19.12 b	1.66 a	50	15
> 30 años	1029 a	339	27.76 c	3.00 ab	72	23
Primario	944 a	228	34.98 d	3.26 b	112	10

\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales.

Respecto al número de individuos, área basal y diversidad, los bosques secundarios en general presentaron menores valores comparados con el bosque primario (Ruschel *et al.* 2009, Aide *et al.* 1996, citados por Guariguata y Ostertag 2002, Redondo *et al.* 2001; Denslow 2000, Saldarriaga *et al.* 1988), sin embargo es positivo destacar la recuperación estructural de los bosques sucesionales conforme su edad aumenta, con una tendencia a asemejarse al bosque no intervenido (Guariguata *et al.* 1997). Los tipos de bosque presentaron altas variaciones en el número de árboles por hectárea, con valores mínimos y máximos de 362 y 708 N/ha (%CV= 31,7%) para bosques de 5 – 15 años, 520 y 1024 N/ha (%CV = 32,3%) en estadios de 15 – 30 años, 754 y 1408 N/ha (%CV= 32,9%) en sucesiones > 30 años, y 738 y 1234 N/ha (%CV= 24,2%) para bosques primarios. Posiblemente por esta razón no se presentan diferencias

en el número de árboles por hectárea. Denslow (2000), tampoco encontró diferencias significativas en el número de árboles por hectárea ( $d \geq 10$  cm), en una cronosecuencia de bosques en el Monumento Natural de Barro Colorado, Panamá.

Ruschel *et al.* (2009), Aide *et al.* (1996) y Hughes *et al.* (1999) citados por Guariguata y Ostertag (2002), Saldarriaga *et al.* (1988), Denslow (2000), indican que el área basal de los bosques secundarios incrementa asintóticamente a través del tiempo, y tiende asemejarse a los bosques primarios. Para efectos de este estudio, todos los estadios de sucesión fueron diferentes estadísticamente; y se da un aumento del área basal conforme se incrementa la sucesión del bosque. Según Chazdon *et al.* (2009), el área basal es uno de los mejores indicadores para medir el grado de recuperación de los bosques.

La diversidad de especies también mostró una recuperación en función de la edad de los bosques. Otros estudios indican que los bosques de mayor edad presentan más cantidad de especies que los más jóvenes (Moraes *et al.* 2002; Ruschel *et al.* 2009). Denslow (2000) encontró que la diversidad de especies de las plántulas leñosas de bosques secundarios entre 20 y 100 años era similar a la de bosques primarios. Sin embargo aunque la diversidad de plantas leñosas puede recuperarse rápidamente en los bosques secundarios (comparado con los bosques primarios), la recuperación de la composición florística es un proceso más lento, en particular si se consideran los individuos del dosel (Norden *et al.* 2009, Guariguata y Ostertag 2002).

En la Figura 4 se muestra la distribución diamétrica de los individuos. Se observa que todos los tipos de bosque presentaron una estructura discetánea en forma de J invertida, donde los árboles se encontraron distribuidos en varias clases de diámetro (Pérez *et al.* 2001, Higuchi *et al.* 2008, Ruschel *et al.* 2009, Louman *et al.* 2001). De esta forma la reserva de árboles pequeños de las primeras clases de diámetro es lo suficientemente abundante para asegurar el equilibrio del bosque (Higuchi *et al.* 2008, Ruschel *et al.* 2009, Lamprecht 1990).

Para los bosques secundarios se dió una recuperación del número de individuos por clase de diámetro conforme incrementó la edad de sucesión. Los bosques con edad mayor a 30 años, en promedio tuvieron mayor cantidad de individuos de 5 cm hasta 45 cm de diámetro que los bosques primarios, sin embargo a partir de los 45 cm de diámetro en adelante los bosques primarios superaron en número de árboles a todos los bosques, lo que reafirma su condición de madurez estructural. La sucesión de 5 – 15 años presentó individuos en la clase de 75 – 85 cm, producto de la remanencia de árboles luego del abandono (Figura 4).

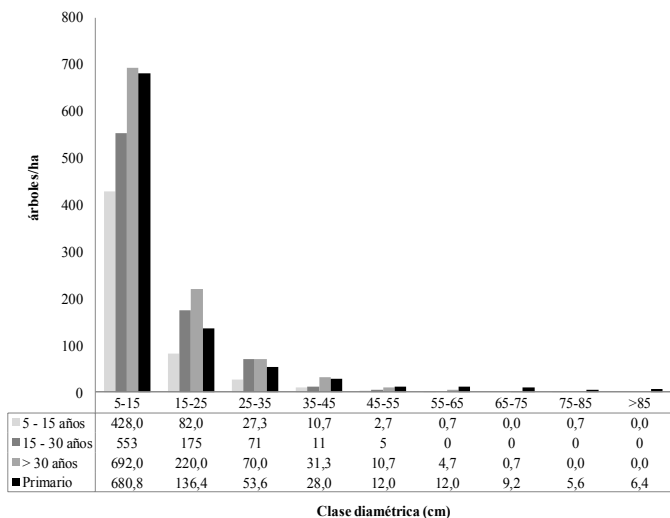


Figura 4. Distribución diamétrica (cm) del número de individuos (n/ha) promedio para bosques de diferentes estadios sucesionales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2010.

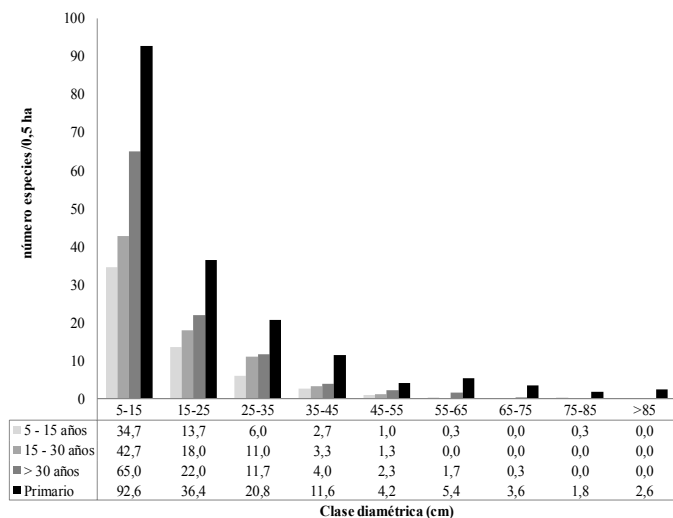


Figura 5. Número de especies promedio por clase diamétrica en unidades de 0.5 ha para bosques de diferentes estadios sucesionales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2010.

Vílchez *et al.* (2008), en ocho años de estudio de bosques secundarios de la región Huetar Norte de Costa Rica, encontraron que la densidad de árboles ( $d \geq 10$  cm) tendió a disminuir conforme la edad de los bosques aumentó, los bosque más jóvenes incrementaron el número de individuos con el pasar del tiempo, y los estadios más viejos mantuvieron constante su densidad. Higuchi *et al.* (2008), en un bosque secundario Montano Estacional Semidecidual en Brasil, encontró que el número de árboles disminuyó en un rango de 5 años de estudio, siendo las primeras clases donde se presentó mayor mortalidad de individuos.

Semejante a la distribución del número de individuos por clase diamétrica, el número de especies presentó forma de J invertida para todos los estadios de sucesión; el mayor número de especies se encontró en las primeras clases, y disminuyó conforme el diámetro aumentó (Figura 5).

Para todas las clases de diámetro, la cantidad de especies es mayor conforme la edad del bosque aumenta y es máxima en los bosques primarios. Condit *et al.* (1996), explica que las especies se acumulan en función del número de individuos muestreados, por lo que es de esperar y de acuerdo a los resultados obtenidos, que las clases de menor tamaño, al agrupar más individuos también posean mayor número de especies. Para un área determinada, pueden existir más individuos pequeños que grandes, por ende, en la medida que los árboles sean de menor porte mayor será su abundancia por unidad de área, y mayor será la riqueza respecto a clases de tamaño mayores (Guariguata y Ostertag 2002). Esta relación se puede observar en las Figuras 4 y 5.

El área basal (G) presenta un comportamiento diferente respecto al número de árboles y diversidad por clase

diamétrica (Figura 6). Para los bosques de 5 – 15 años, la mayor área basal se agrupa en la primera clase, disminuyendo conforme el diámetro aumenta; posiblemente la mayor agrupación de árboles en esta clase (77,4% del total de individuos/ha), explica la mayor área basal en comparación con las demás categorías.

Para estadios de 15 – 30 años y mayor de 30 años, el pico de área basal se da entre 15 y 25 cm de diámetro; que comparado con la clase anterior presenta menos cantidad de árboles, pero sus diámetros son de mayor dimensión, aspecto que influye directamente en el aumento de área basal. Luego de esta clase, el valor de “G” disminuye proporcional al aumento en diámetro de los árboles para la edad de 15 – 30 años, mientras que para los bosques mayores de 30 años; se da un leve

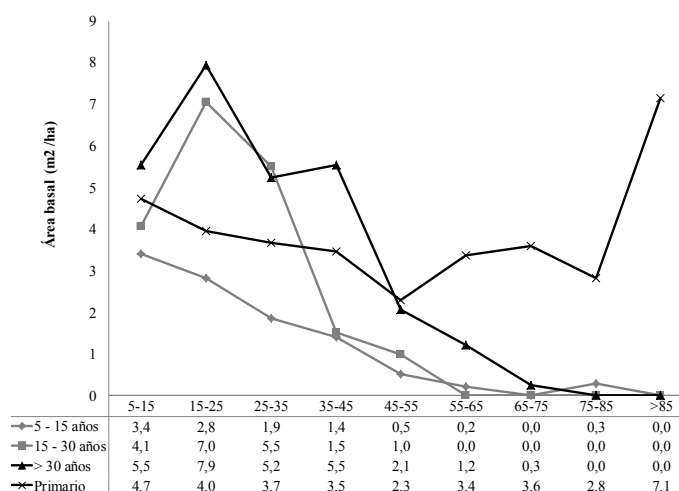


Figura 6. Área basal promedio (G, m²/ha) por distribución diamétrica para bosques de diferentes estadios sucesionales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. 2010.

aumento en 35 – 45 cm, para disminuir de nuevo en las posteriores clases diamétricas. La sucesión de 5 – 15 años presenta una disminución progresiva del área basal conforme incrementa en diámetro (Figura 6).

Distribuciones de área basal por clase diamétrica (dap > 10 cm) similares al las de este estudio, se muestran en bosques secundarios de Florencia de San Carlos (Guardia 2004) y de la zona norte de Costa Rica (Fedlmeier 1996); por lo que se consideran normales para bosques secundario tropicales.

Finegan (1997) define tres etapas de sucesión, donde la primera está dominada por hierbas y arbustos. Luego, por el banco de semillas, la dispersión y otros factores se establecen los árboles pioneros o heliófitos efímeros, seguido consecuentemente de árboles de vida más larga como las heliófitas durables. Para los bosques en estudio, el alto porcentaje de árboles y área basal ubicado en las primeras clases, demuestra el crecimiento y desarrollo de árboles con una edad similar, y consecuentemente su avance a través de las diferentes clases diamétricas, con una disminución del número de árboles y área basal.

Dentro de las especies heliófitas efímeras se encontraron individuos de *Alchornea costaricensis*, *Callicarpa acuminata*, *Cecropia insignis*, *Croton schiedeanus*, *Miconia argentea*, *M. schlimii*, *Ochroma pyramidale*, *Palicourea guianensis*, *Trichospermum galeotii* y *Vismia* spp. Ejemplos de heliófitas durables fueron *Aegiphila* spp., *Alchornea* spp., *Anacardium excelsum*, *Apeiba tibourbou*, *Casearia* spp., *Castilla tunu*, *Cordia bicolor*, *Gutteria* spp., *Goethalsia meiantha*, *Hyeronima alchorneoides*, *Inga* spp., *Laetia procera*, *Luehea seemannii*, *Simarouba amara*, *Simaba cedron*, *Spondias mombin*, *Vochysia ferruginea*, entre otras.

Para el bosque primario, el área basal disminuyó conforme la clase diamétrica aumentó, hasta la clase 45 – 55 cm. A partir de 55 – 65 cm, el área basal aumentó de nuevo, hasta un valor máximo en árboles mayores a 85 cm de diámetro. Los bosques primarios no intervenidos generalmente mostraron una acumulación de área basal en la última clase diamétrica; de esta forma, su distribución podría reflejar el grado de intervención de un bosque, así como el estado de desarrollo que este presenta (Louman *et al.* 2001). De lo anterior se explica que, aunque se dio una recuperación del área basal con el aumento en la edad de sucesión, la forma en que se encuentra distribuida es distinta. La principal diferencia se dio a partir de la clase de 55 – 65 cm, donde los bosques primarios acumularon árboles, sus dimensiones son mayores y se concentraron en unas pocas especies. Estas condiciones anteriores podrían ser indicadores de la presencia de bosques primarios sobremaduros.

## Conclusiones

Según los índices de diversidad evaluados, los bosques primarios fueron más diversos que los bosques secundarios. El índice Alpha de Fisher parece más eficiente para comparar valores de diversidad entre bosques, pues aísla el efecto de las especies raras (con un solo individuo) y muy abundantes (dominantes).

Las curvas de acumulación de especies en función del área y número de individuos muestreados, indican que la diversidad y riqueza de especies aumentó proporcionalmente con la edad de los bosques, donde nuevamente los bosques primarios presentaron los mayores valores. Sin embargo, la diversidad y riqueza de especies se recupera conforme los bosques secundarios aumentan de edad.

El número de árboles por hectárea no presentó diferencias estadísticas entre los tipos de bosque, debido a una alta variación entre unidades experimentales de una misma edad de sucesión. Contrario a esto, el número de especies por unidad de área y el área basal sí mostraron diferencias entre los bosques, demostrando que son mejores parámetros para evaluar la recuperación y desarrollo de los bosques secundarios. Tanto el área basal como la diversidad fueron mayores en los bosques primarios, sin embargo se dio una recuperación de estos valores con el aumento de edad de los bosques secundarios.

Las distribución de los árboles y número de especies por clase diamétrica tomaron forma de “J” invertida, donde la reserva de árboles y especies en las primeras clases diamétricas asegura el equilibrio de los bosques (primarios y secundarios).

La mayor área basal de los bosques secundarios se agrupa en las primeras clases diamétricas, donde también están la mayor cantidad de árboles y especies; y disminuye conforme el diámetro aumenta. Los bosques primarios agrupan su mayor área basal en las últimas clases diamétricas, donde existen pocos individuos y especies, pero de grandes dimensiones. Aun así, es posible encontrar árboles remanentes con grandes dimensiones dentro de los bosques secundarios.

## Referencias

- 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.
- Berry, P.E. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In: Biología y conservación de bosques neotropicales. Eds. 77. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 83 -96 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 en <http://web.catie.ac.cr/informacion/RFCA/>
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical. Turrialba, CR. CATIE. 52p.
- 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, D.C, USA. 160 p.
- CT-CBO (Coalición Técnica Corredor Biológico Osa). 2003. Corredor Biológico Osa. Consultado 15 jun 2011. Disponible en <http://www.ctcbo.org/corredor.html>
- Condit, R; Hubbell, S; Lafrankie, J; R. Sukumar, R; Manokaran, N; Foster, B; Ashton, P. 1996. Species-Area and Species-Individual Relationships for Tropical Trees: A Comparison of Three 50-ha Plots (en línea). *Journal of Ecology* 84(4): 549 – 562. Consultado 1 mar 2009. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/2261477>
- Denslow, J.S. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. In: White, P.S., Mucina, L., Leps, J., van der Maarel, E. (Eds.), *Vegetation Science in Retrospect and Perspective*. Proceedings IAVS Symposium, Opulus Press, Uppsala. 237–241 p.
- Fedlmeier, C. 1996. Desarrollo de bosques secundarios en zonas de pastoreo abandonadas de la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Ph.D. Traducción O. Murillo. Gottingen, DE, Universidad Georg-August. 177 p.
- Finegan, B. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques secundarios de las zonas Húmedas del trópico americano, recuperación de la biodiversidad y producción sostenible de madera. In: *Memorias del “Taller Internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario Tropical en América latina*. Pucallpa. 119 p.
- Guardia, S. 2004. Dinámica y efectos de un tratamiento silvicultural en el bosque secundario “Florencia”, San Carlos, Costa Rica. Tesis Msc. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, CR. 108 p.
- 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.
- Guariguata, MR; 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.
- Hammer, O; Harper, D.A.T; Ryan, P.D. 2001. PAST (Paleontological Statistics). (Programa de cómputo). Disponible en <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Higuchi, P; Oliveira-Filho, A; da Silva, A; Mendonça, E.L; 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 Árvore*. 32(3): 417 – 426.
- 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, República Federal de Alemania, GTZ. 335 p.
- 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.
- 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. Ambientico. Consultado 25 ago 2011. Disponible en <http://www.una.ac.cr/ambi/Ambien-Tico/95/index.htm>
- Magurran, A1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 179 p.
- Medianero, E; Valderrama, A; Barrios, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadoras de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical (en línea). *Acta Zoológica Mexicana*. 89: 153-168. Consultado 30 abr 2010. Disponible en <http://redalyc.uaemex.mx/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=57508912>
- Moraes, 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. Consultado 23 dic 2010. Disponible en <http://web.catie.ac.cr/informacion/RFCA/rev38/ct7.pdf>
- Norden, N; Chazdon, R; Chao, A; Jland, Y; Vílchez, B. 2009. Resilience of tropical rain forest, tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*. 12(5): 385 – 394.
- Ortiz, E. 2008. Atlas Digital de Costa Rica 2008 (CD). Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 1 CD-ROOM.
- Pérez, M. A; 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>
- 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.
- 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.
- 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>

- 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, IICA-Holanda/Laderas C.A., CCAB-AP, Frontera Agrícola. 96-144 p.
- StatSoft, Inc. 2003. STATISTICA (data analysis software system), version 6. Consultado 10 feb 2010. Disponible en <http://www.statsoft.com>
- Vílchez, B; Chazdon, R. 2009. Tipos de bosque del Corredor Biológico Osa (entrevista). Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Vílchez, B; Chazdon; R, Milla, V. 2008. 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 Ambiente. 55: 118-128.