

4. ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

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

RESUMEN

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

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

ABSTRACT

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

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

1. INTRODUCCIÓN

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

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

Estudios basados en cronosecuencia han permitido conocer cómo las tasas de cambio en la estructura y composición de especies de los bosques secundarios pueden producirse de manera diferente durante los procesos de sucesión (Guariguata y Ostertag 2001; Chazdon 2008). Algunas investigaciones reportan que las tasas de recuperación de los bosques secundarios son relativamente rápidas en términos de área basal y biomasa aérea (Guariguata *et al.* 1997; Aide *et al.* 2000; Letcher y Chazdon 2009). Otros estudios documentan que la riqueza de especies puede recuperarse rápidamente con el aumento de la edad de abandono y alcanzar el nivel de los bosques primarios; mientras la composición de especies puede ser diferente por mucho más tiempo, o tal vez nunca pueda recuperarse como el bosque original (Brown y Lugo 1990; Finegan 1996; Pascarella *et al.* 2000; Marín - Spiotta *et al.* 2007).

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

estacionales, la altitud y el déficit de nutrientes a causa del uso intensivo del suelo, pueden retrasar la recuperación de la composición de especies (Hooper 2008). Otros factores como las condiciones del sitio, los incendios, la historia y estructura del paisaje, el banco de semillas (incluidas las especies exóticas), la historia de vida de las especies (Chazdon 2007) y la competencia agresiva de pastos (Holl 1999), son determinantes en la restauración de los bosques secundarios.

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

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

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

2. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se desarrolló en la parte central y sur de la Península de Nicoya, ubicada al noroeste de Costa Rica, entre las coordenadas 9,6 – 9,8° de latitud norte y 85,6 – 84,8° de longitud oeste. Sus límites naturales son: por el oeste y el sur con el Océano Pacífico y por el este el golfo de Nicoya. Tiene una extensión de 262.300 ha, abarcando los cantones de Nicoya, Hojancha, Nandayure, Cóbano y Paquera (ITCR 2008).

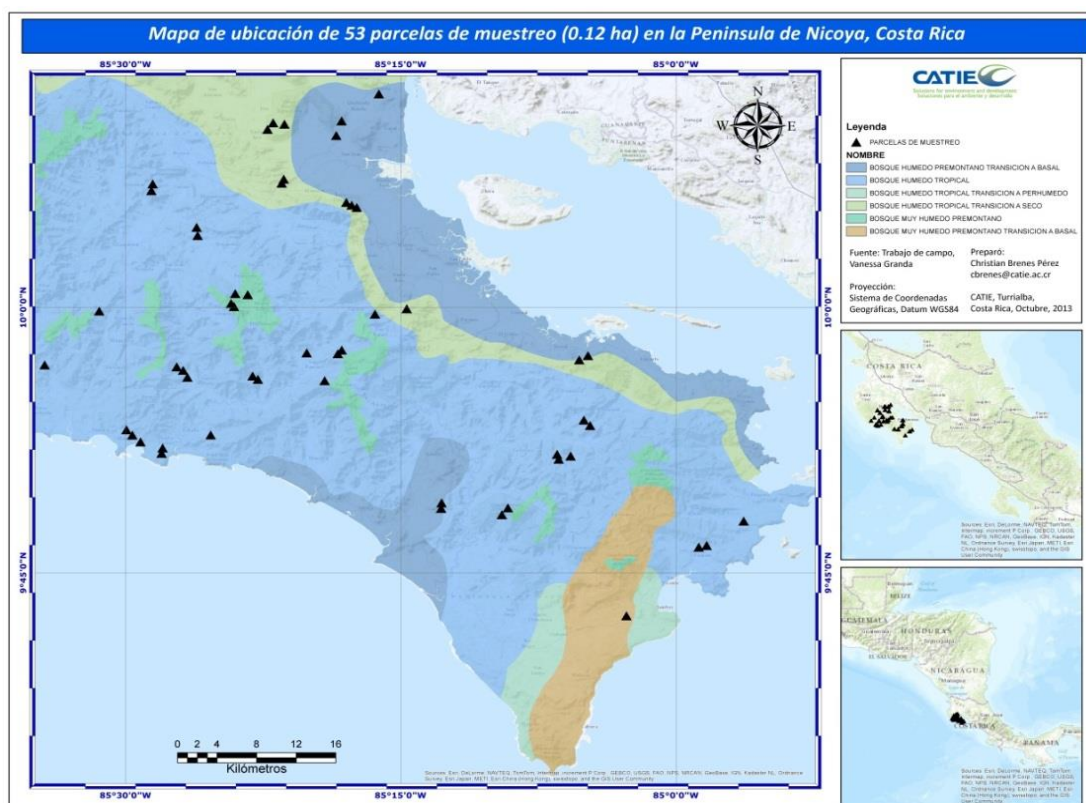


Figura 1. Mapa de ubicación de 53 parcelas de muestreo (0,12 ha cada una), en la Península de Nicoya, Costa Rica.

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

La mayor parte del área de estudio abarca la zona de vida bosque húmedo tropical (bh-T) (Holdridge 2000), la cual corresponde principalmente a la zona montañosa. Por otro lado, en algunas secciones de la zona de estudio más cercanas a las costas se presenta una zona de vida de bosque húmedo tropical (bh-T) con transición a seco y en las partes montañosas y cercanas a la sección suroeste de la Península, se ubican las zonas de vida bosque muy húmedo Premontano (bmh-P) (ITCR 2008).

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

Con respecto al relieve, la mayor parte de la Península se encuentra entre 100 y 200 msnm; no obstante, en la sección central se forma una fila montañosa que va desde 300 hasta 900 msnm. Esta zona montañosa representa la separación entre la Vertiente del Pacífico con las llanuras que limitan con el Golfo de Nicoya (Blanco y Mata 1994).

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

Cuadro 1. Áreas de conservación de la Península De Nicoya

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

Fuente: ITCR 2008.

3. METODOLOGÍA

3.1 Recopilación de información sobre el uso anterior del suelo

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

final del año antes del abandono; así como también el período de pastoreo y número de rotaciones (Anexo 1). Para calcular la capacidad de carga animal se promedió el número de cabezas de ganado y se multiplicó el promedio de animales por un factor propuesto por el MAG (2009), cuyo valor es de 0,66.

3.2 Muestreo de la vegetación

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

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

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

La identificación de especies en campo se realizó con la ayuda de Ademar Molina, baquiano de la zona. Respecto a las especies que no pudieron ser identificadas en campo, se colectaron muestras botánicas para su análisis e identificación por parte de Nelson Zamora, botánico del Instituto Nacional de Biodiversidad (INbio), Costa Rica.

3.3 Variables de suelo y variables ambientales

Se colectaron tres muestras de suelo a una profundidad de 30 cm en cada parcela de 60 x 20 m; las muestras fueron entremezcladas para homogeneizarlas y obtener una muestra compuesta por parcela (Henríquez y Cabalceta 2012). En el laboratorio del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), se realizó el análisis de textura en cada muestra, obtenida por el método del Hidrómetro de Bouyoucos. Además en campo, se midió la profundidad del suelo con una varilla metálica de 1,10 m de largo en cada uno de los sitios de muestreo de suelo (Sesnie *et al.* 2009) y se clasificó la profundidad en cuatro categorías: a) profundo > 90 cm, b) moderadamente profundo 50-90 cm; c) superficial 25 a 50 cm y d) muy superficial < 25 cm (Ramos y Finegan 2006).

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

Las variables de clima, temperatura y precipitación se tomaron a partir de capas provenientes de Worldclim (<http://www.worldclim.org>), para el periodo 1950-2000, con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado, equivalente a 30 arco-segundos (Hijmans *et al.* 2005). Se utilizaron once variables de temperatura y ocho de precipitación. Cada parcela de muestreo asumió el valor de las variables climáticas de acuerdo al valor del pixel proporcionado por las coordenadas centrales de las parcelas, para cada capa de clima. La Información de las capas de las variables bioclimáticas, fue manejada a través del programa ArcGis 10,1.

3.4 Análisis de datos

3.4.1 Identificación de tipos de bosque

La tipificación de los bosques se realizó con base a la metodología propuesta por varias investigaciones desarrolladas en bosques tropicales (Murrieta *et al.* 2007; Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012). Para caracterizar los tipos de bosque de acuerdo a su composición florística se consideró todos los individuos de árboles y palmas \geq a 10 cm. El agrupamiento de las 53 parcelas según su similitud florística se dio con los cálculos del Índice de Valor de Importancia (IVI) simplificado, el cual consideró la suma de la abundancia relativa (individuos por parcela) y dominancia relativa (área basal), para cada especie en cada parcela (Curtis y McIntosh 1951). Con los resultados obtenidos se realizó un análisis de conglomerados mediante el software InfoStat 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012), utilizando como algoritmo de agrupamiento Ward y de distancia Bray- Curtis.

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

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

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

3.4.2 Riqueza y diversidad de los bosques

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

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

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

3.4.3 Relación entre la composición florística y los factores ambientales

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3.4.4. Relación entre la composición florística y los factores antropogénicos

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

4. RESULTADOS

4.1 Resultados generales

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

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

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

4.2 Identificación de tipos de bosque

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

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

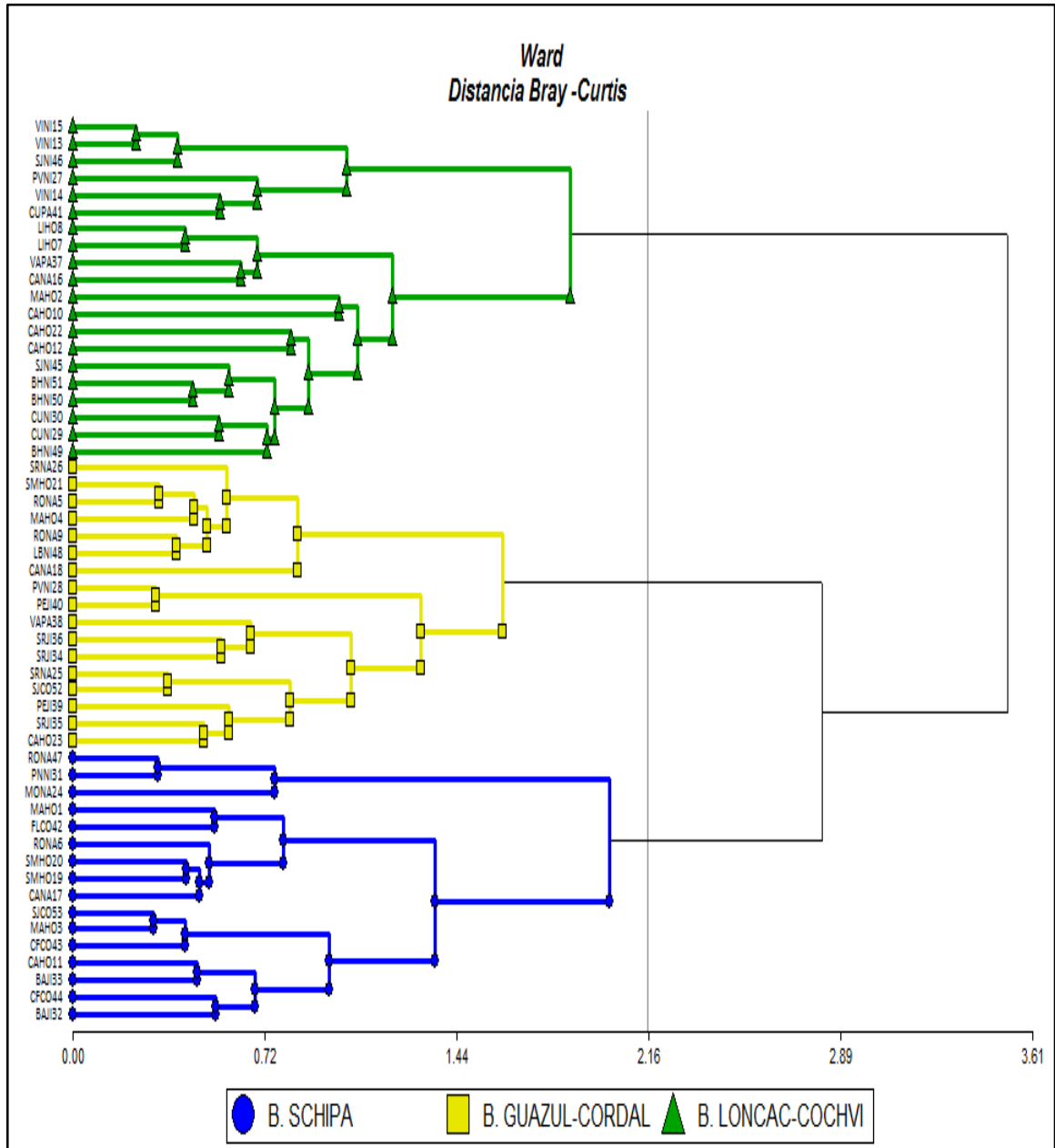


Ilustración 2. Dendrograma basado en la composición florística de 53 parcelas de 0,12 ha para individuos con $dap \geq 10$ cm en bosques secundarios de la península de Nicoya, costa rica (método Ward y distancia Bray - Curtis).

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

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

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

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

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

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

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

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

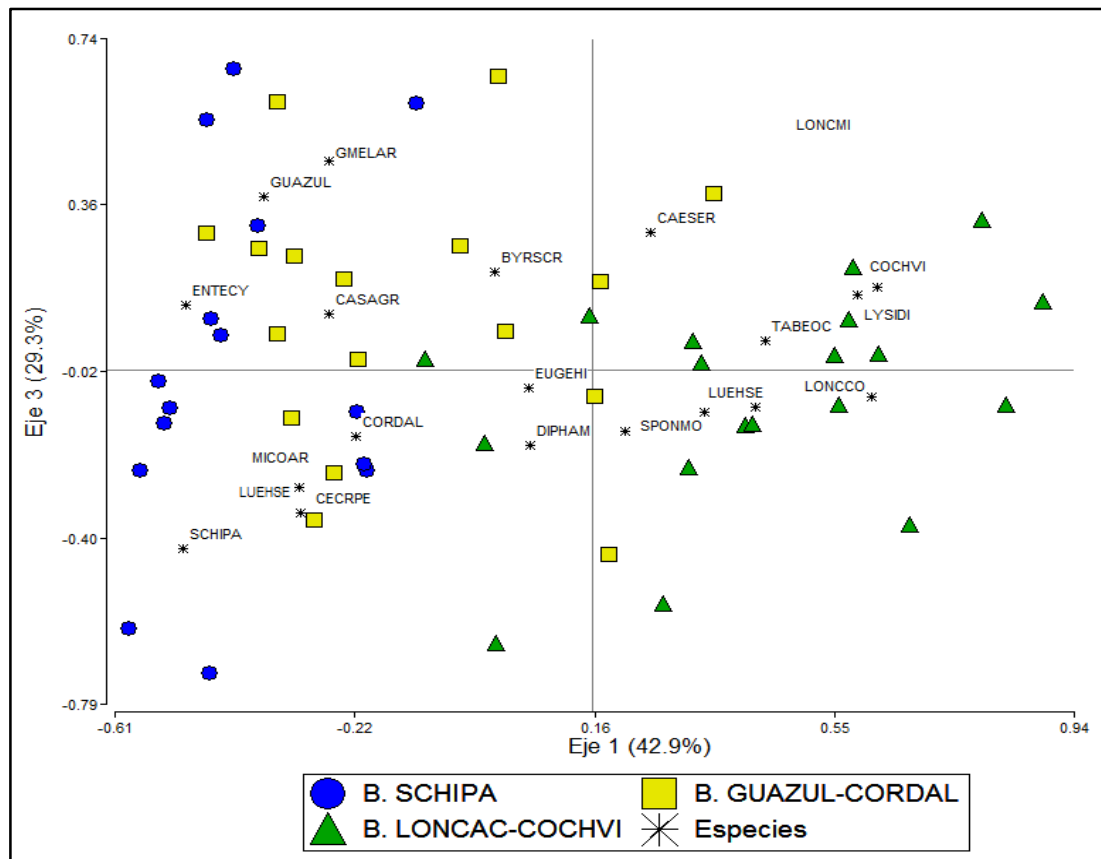
Bosque 2 (GUAZUL-CORDAL): Se destaca por la abundancia y dominancia de especies pioneras típicas en la zona que se regeneran en pastizales como *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), asociada con *Cordia alliodora* (Boraginaceae), siendo las especies indicadoras de este grupo. Se resalta la importancia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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

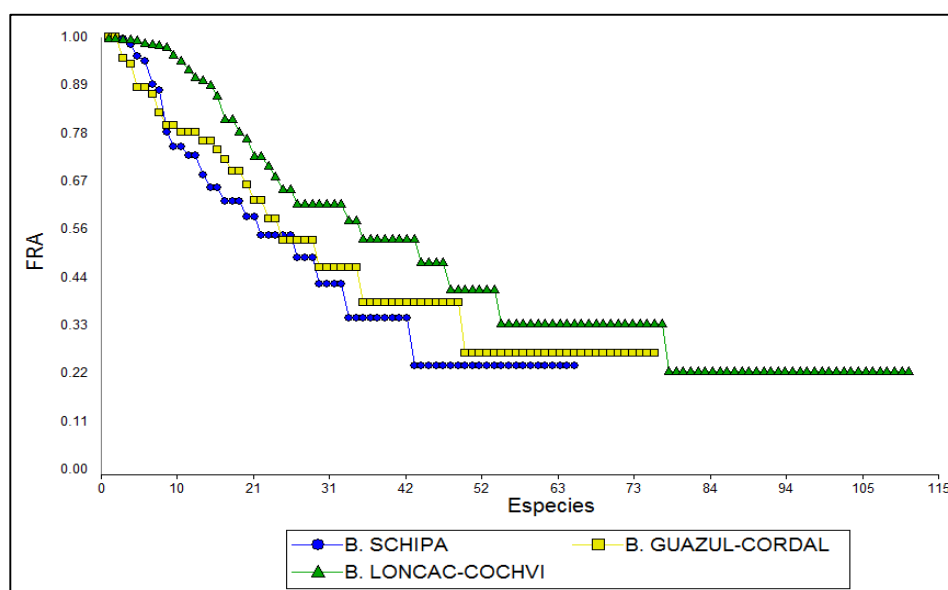
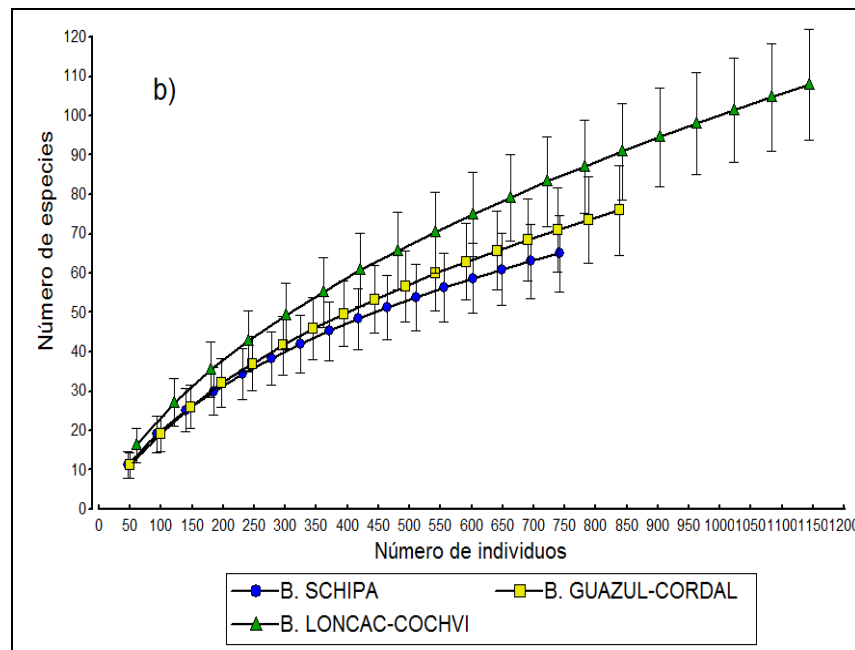
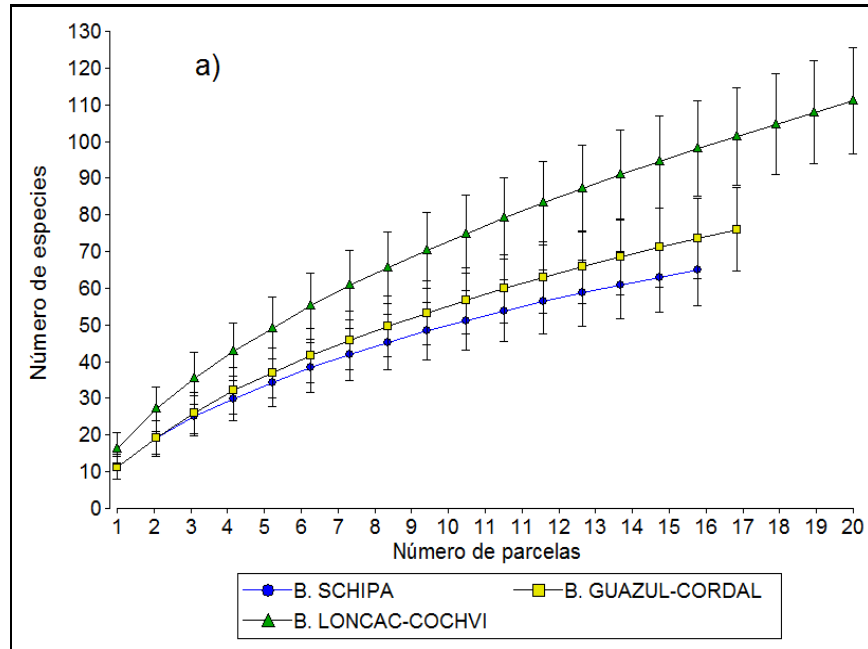


Figura 4. Curvas de rango-abundancia para los tres tipos de bosque identificados en la Península de Nicoya.

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

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



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

4.4 Relación entre la composición florística, factores ambientales y espacio

4.4.1 Correlación entre variables ambientales

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

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

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

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

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

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

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

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

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

4.4.2 Descripción del gradiente ambiental

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

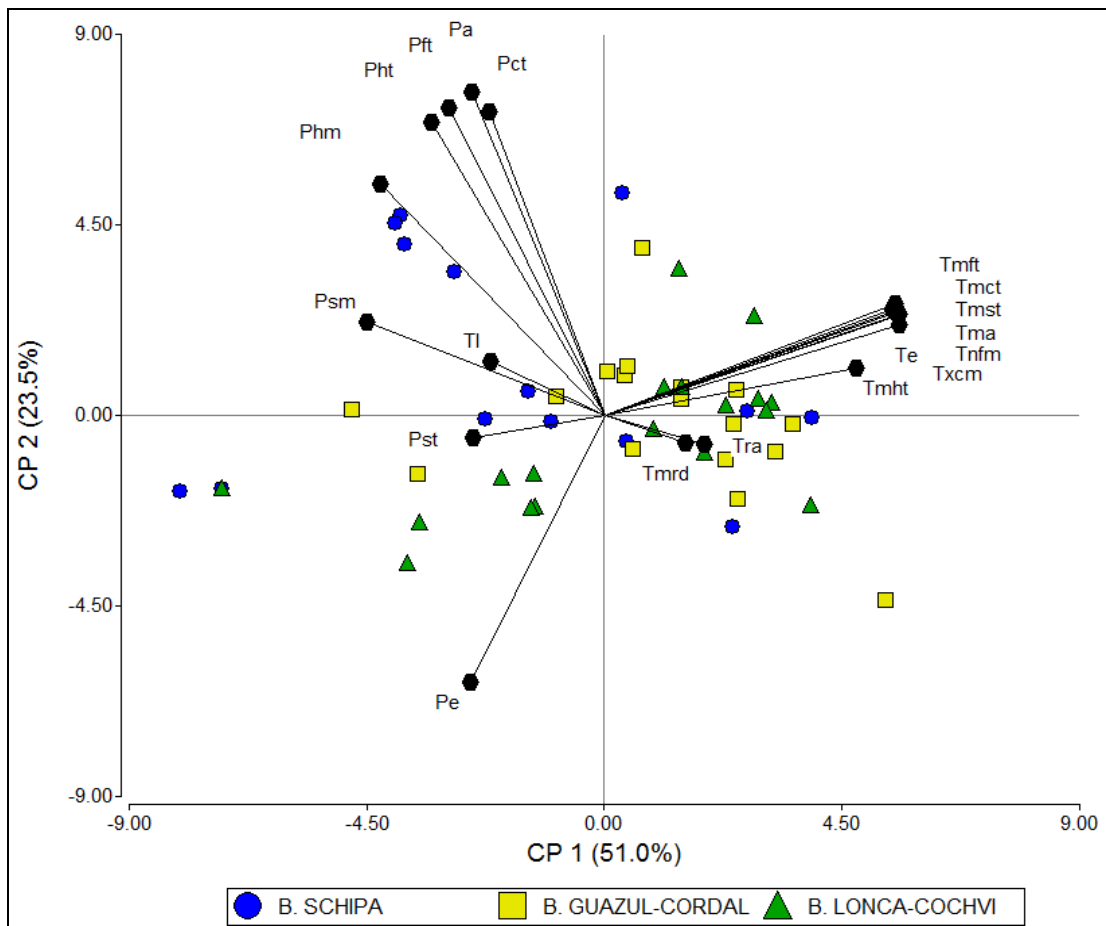


Figura 6. Gráfico Biplot de las parcelas de los tipos de bosque en el espacio de las variables de temperatura y precipitación, resultado del análisis de componentes principales. Las figuras y colores diferentes representan las parcelas de los tres tipos de bosque. Círculos azules, bosque de *Schizolobium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

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

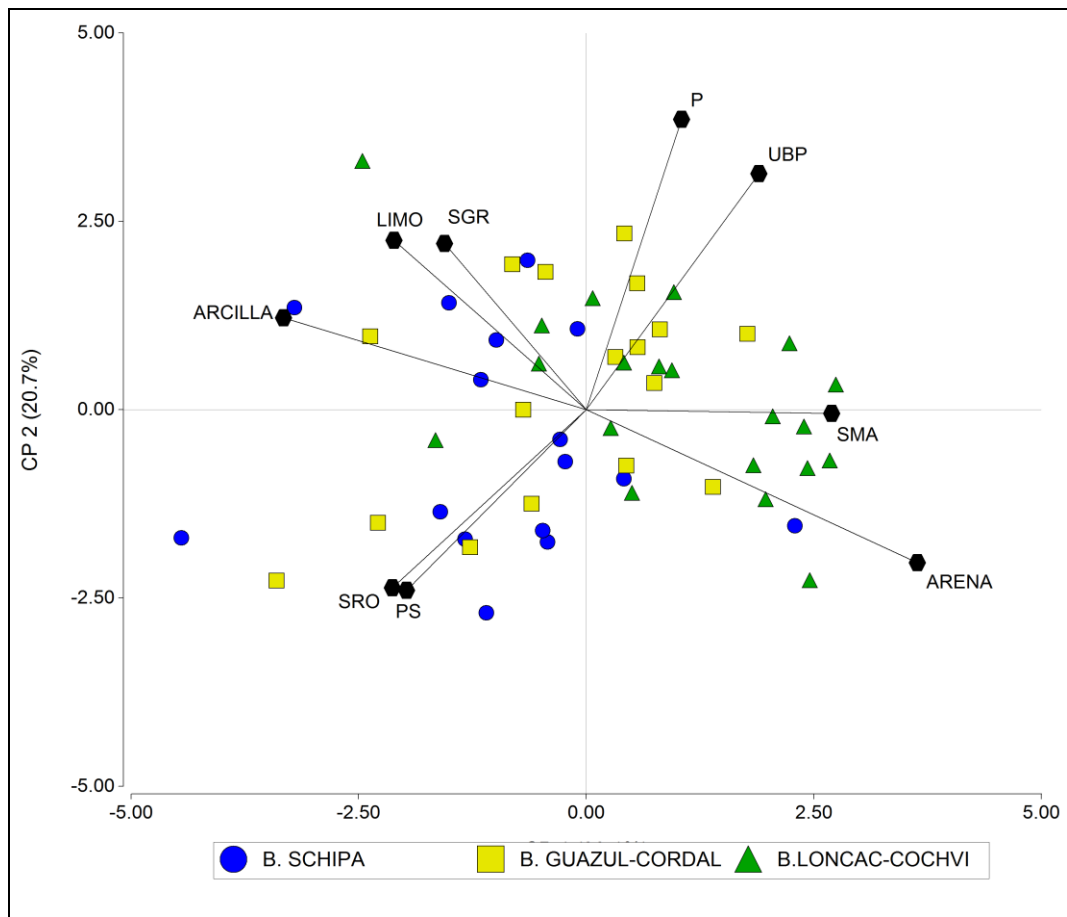


Figura 7. Gráfico Biplot de las parcelas de los tipos de bosque en el espacio de las variables de suelo, resultado del análisis de componentes principales. Las figuras y colores diferentes representan las parcelas de los tres tipos de bosque. Círculos azules, bosque de *Schizolobium parahyba*, cuadrados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

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

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

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

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

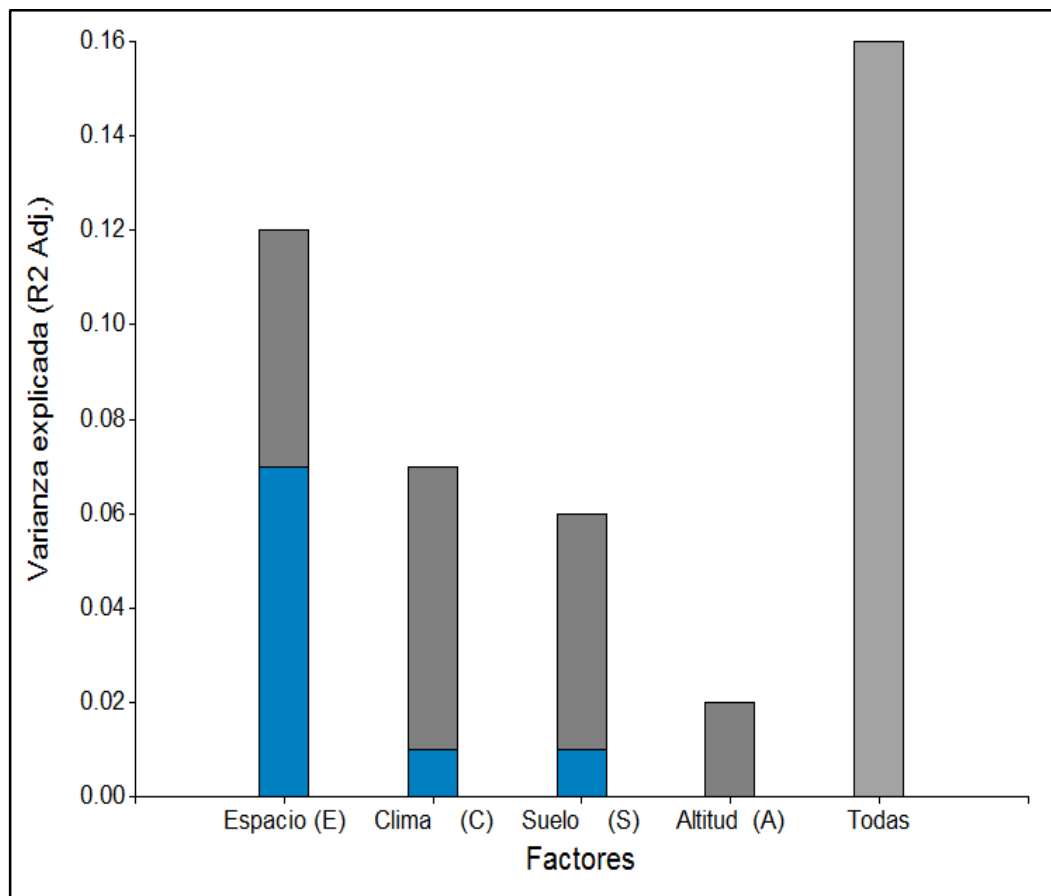


Figura 8. Variación total explicada por todos y cada uno de los factores ambientales (clima, suelo, altitud y espacio), para árboles y palmas, muestreados en 53 parcelas temporales 0.12 ha en la Península de Nicoya. El sombreado de color negro hace referencia a los efectos puros de cada factor ambiental.

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

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

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

4.5 Relación entre la composición florística y los factores antropogénicos

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

5. DISCUSIÓN

5.1 Los tipos de bosque y sus especies

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

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

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

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

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

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

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

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

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

5.2 Tipos de bosque, riqueza y diversidad

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

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

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

5.3 Tipos de bosque y ambiente

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

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

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

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

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

5.4 Variación de la composición arbórea con las variables ambientales

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

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

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

5.5 Variación de la composición arbórea con las variables antropogénicas

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

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

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

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

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

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

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

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

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

7. BIBLIOGRAFIA

- Aide, T. M; Zimmerman, J; Pascarella, B. K; Rivera, J. L; Marcanovega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restor. Ecol.* 8: 328–338
- Barlow, J; Gardner, T. A; Araujo; I. S; Ávila-Pires, T. C; Bonaldo, J. E; Costa, M. C; Esposito, L. V; Ferreira, J; Hawes, M. I; Hernandez, M; Hoogmoed M. S. R. N.M; Leite, N. F; Lo-Man-Hung, J. R; Malcolm, M. B; Martins, L. A. M; Mestre, R; Miranda-Santos, A. L; Nunes-Gutjahr, W. L; Overal, L; Parry, S. L; Peters, M. A; Ribeiro-Junior, M. N. F; da Silva, C; da Silva Motta, Peres C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)* 104 (47): 18555–18560 p.
- Blanco, O; Mata A. 1994. La cuenca del Golfo de Nicoya: un reto al desarrollo sostenible. San José (Costa Rica). Editorial de la Universidad de Costa Rica. 235 p
- Blume, H.; Sukopp, H. (1976): Ökologische Bedeutung Anthropogener Bodenveränderungen. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10: 75–89.
- Bertsch, F; Mata, R; Henriquez, C. 1993 Características de los principales órdenes de suelos presentes en Costa Rica. IX Congreso Nacional Agropecuario y de Recursos Naturales. San José, Colegio de Ingenieros Agrónomos.
- Bohman, S; Laurance, W; Laurance, S; Nascimento, H; Fearnside, P; Andrade, A. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science.* 19(6): 863-874
- Bond, W. J; Midgley J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16: 45–61
- Borcard, D; Legendre, P; Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045-1055 p.
- _____; Legendre P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological modeling.* El sevier 153, 51-58
- Brown, S; Lugo, A.E. 1990: Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6, 1-31 p.
- Burger, W. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? *Brenesia.* 17:371-388

- Van Breugel, M.; Bongers, F; Martinez-Ramos, M. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35: 610–619.
- Budowski, G. 1966. Fire in tropical lowland areas. *Proceedings of the Annual Tall Timbers Fire Ecol. Conf.* 5: 5–22.
- _____; 1981. Inventario de los recursos forestales de la península de Nicoya. Cantones de Carrillo, Santa Cruz, Nicoya y Nandayure de Guanacaste y Distritos de Lepanto y Paquera de Puntarenas. Apéndice de los inventarios generales. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. p 13.
- Capitania, R; Carcaillet C. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management* 255 (2008): 431–439
- Cáceres, M. Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: and statistical inference. *Eology*. <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres>
- Compton, J. E; Boone, R.D. 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81: 2314-2330
- Cortés-Castelán, J; Islebe, A. 2005. Influencia de factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.* Vol. 53 (1-2): 115-133
- Chain, A. 2009. Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado mesoamericano. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 143 p.
- _____; Finegan, B; Vilchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants of rain forest variation on altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28:1-19
- _____; Letcher, S.G; Van Breu ,M; Martínez-Ramos M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *The Royal Society*. 362, 273-289.
- _____; Vilchez-Alvarado, B; Letcher S. G; Wendt, I; U. U. Sezen (2008). Effects of human activities on successional pathways: case studies from lowland wet forests of Northeastern Costa Rica. In S. Hecht, K. Morrison, and C. Padoch (Eds.): *The social life of forests*. In press
- _____; Peres, C; Dent, D; Sheil, D; Lugo, A; Lamb, D; Stork, N; Miller S. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation biology*. 1407-1417 p.

- _____; Finegan, B; Capers, R. S; Salgado-Negret, B; Casanoves, F; Boukili, V; Norden, N. 2009a. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *BIOTROPICA* 42(1): 31–40
- Chinea, D; Helme, E. 2003. Diversity and composition of tropical secondary forests recovering from large-scale clearing: results from the 1990 inventory in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 180 (2003) 227–240
- Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of vegetation science*. 17: 83-92
- Clarke 1993. Non parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. (18):117-143 p.
- Dufrene, M; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3):345-366 p.
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Pla, L; Vilchez, S; Di Rienzo, MJ. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Latin America Journal of conservation* 1: 73-75 p.
- _____. Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2012. InfoStat version 2012. Grupo InfoStat, FCA. Cordoba, AR, Universidad Nacional de Córdoba.
- Dray, S; Legendre, P; Peres-Neto, P. 2006. Spatial modeling a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecological Modelling* (196): 483-493 p.
- Henríquez, C.; Cabalceta, G. 2012. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. 2da ed. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo, San José, Costa Rica. UCR/CIA-ACCS. 60 p
- Esquivel, H., M. Ibrahim, C.A Harvey, C. Villanueva, T. Benjamín & F. Sinclair. 2004. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *RAFA*. 10: 24-29.
- Esquivel, M.J., Harvey, C.A., Finegan, B., Casanoves, F., Skarpe, C., 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology* 45, 371–380.
- Finegan, B. 1992. El potencial del manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. Trad. R Lujan. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE). Serie Técnica N° 5. 29 p.
- _____; 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends. Ecol. Evol.* 11: 119-124 p.

- _____ ; 1997. Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina. Pucalpa Perú. 106-119 p.
- _____ ; Delgado, LD. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8(4):380-393.
- Ferreira, Ch. 2001. Almacenamiento de carbón en bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Catie, Turrialba, Costa Rica. 98 p.
- Franklin, J; and S. J. REY. 2007. Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary. *J. Trop. Ecol.* 23: 1–12.
- Goulart; W.; Metzger J. P.; Bernacci E .L.; Martins, C.L.; Durigan G.; Simões, S. 2008. Relief influence on tree species richness in secondary forest fragments of Atlantic Forest, SE, Brazil. *Acta bot. bras.* 22(2): 589-598.
- Guariguata, M; Hazdon, R; R. L. C, j. S. Denslow, j. M; Dupuy, Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant ecol.* 132: 107–120 p.
- _____ ; R; R, Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest successions: changes in structural and functional characteristics. *Forest. Ecol. Manag.* (148):185-206 p.
- _____ ; Kattan, G. 2002. Ecología y conservación de bosques tropicales. Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional. 691 p.
- Gillespie, T; Grijalva, A & N. Farris, C. 200. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37–47,
- Griscom, H. P., E. K. V. Kalko, and P. M. S. Ashton. 2007. Frugivory by small vertebrates within a deforested, dry tropical region of Central America. *Biotropica* 39:278–282.
- _____ ; Griscom, B.W; Ashton, P.M.S. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restoration Ecology* 17: 117–126.
- _____ ; Ashton M.S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 261 (2011) 1564–1579.
- Gillespie, T.W; Grijalva, A; N. Farris, C. 200. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37–47,
- Gill, A. M. 1981. Fire adaptive traits of vascular plants. *In* H. A. Mooney, T. Bonnicksen, N. L. Christensen, J. E. Lotan, and W. A. Reiners (Eds.). *Fire regimes and ecosystem properties*, pp. 208–230. Gen. Tech. Rep. WO – U.S. Forest Service, GTR-WO-26.

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

- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Rivard, B. *et al.* (2004) Leaf area index measurements in a tropical moist forest: a case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment* 91, 134–152.
- Kammesheidt, L 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Tropical Ecology* 15: 143-157 p.
- Keeley, J. E. 1986. Resilience of Mediterranean shrub communities to fires. *In* B. Dell, A. J. Hopkins, and B. B. Lamont (Eds.). *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*, pp. 5–112. Junk, Dordrecht.
- Legendre, P; Fortin, M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetation* 80 (2): 107-138 p.
- _____;Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecología* 129(2): 271-280 p.
- _____. Borcard, D; Peres-Neto, P. 2005. Analyzing beta diversity partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4): 435-450 p.
- _____; Xiangcheng, M.; Haibao, R.; Keping, M.; Mingjian, Y.; FangSun, I.; Fangliang, H. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, by the Ecological Society of America 90(3), 663-674 p
- Lafrankie, J.V; Ashton, P.S; Chuyong, G.B; Co L, Condit, R; Davies, S.J; Foster, R; Hubbell, S.P; Kenfack, D; Lagunza, DD; Losos, EC; Nor Nsm; Tan, S. Thomas, Dw; Valencia, R; Villa, G. 2006. Contrasting structure and composition of the understory in species-rich tropical rainforests. *Ecology* 87: 2298–2305 p.
- Letcher; S.G; Chazdon R.L. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica 41(5): 608–617.
- López A; Olano, J. 2006. Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en el análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15 1(1): 59-67 p.
- Lugo, A. E., and E. Helmer. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management* 190:145–161.
- Lucas R. M; M. Honza 'K, I; Do Amaral; P. J. Curran. 2002. Forest regeneration on abandoned clearances in central Amazonia. *Int. J. Remote Sens.* 23: 965–988.
- MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería de Costa Rica) 2009. Manual de recomendaciones para el manejo sostenible de la ganadería Bovina de Carne en la Región Chorotega. 69 p.

- Mesquita, R; Ickes, C. G; K., Ganade, G; Williamson ,G. B. 2001 Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *J. Ecol.* 89, 528–537 p.
- Marín-Spiotta, E W. Silver, L; Ostertag, R. 2007. Long-term patterns tropical reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecol. Appl.* 17: 828–839 p.
- Matteucci, S; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de vegetación. Washington, D.C, OEA. 168 p.
- Miller, P. M; Kauffman, J. B. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546 p.
- Mc Cune, B; Grace, JB. 2002. Analysis of Ecological Communities. Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 300 p
- Moraes, CH; Finegan, B; Kanninen, M; Delgado, D; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Comunicación técnica Revista Forestal Centroamericana. 44-49 p.
- Myster, R.W. (2004) Post-agricultural invasion, establishment, and growth of neotropical trees. *Botanical Review* 70, 381–402 p.
- Murrieta, E; Finegan, B; Delgado, D; Villalobos, R; Campos, J. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* (51-52):57-68 p.
- OIMT (Organización Internacional de Maderas Tropicales) 2002. Directrices de la OIMT para la Restauración, ordenación y rehabilitación de los Bosques Tropicales secundarios y degradados. Organización Internacional de Maderas.
- Ochoa-Gaona, S. F; Hernandez-Vazquez, b. H. J; Dejong, and f. D. Gurrigarcia.2007. Perdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lancandona, Chiapas, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 81:65–80.
- Oksanen, J; Blanchet, F; Kindt, R; Legendre, P; Minchin, P; O'Hara, R; Simpson, L; Solymos, P; Stevens, H; Wagner, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*.
- Otterstrom, S.M; Schwartz, M.W. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38, 592–598.
- Pascarella, J. B; Aide, T. M; Serrano, M. I; Zimmerman J. K. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems* 3: 217–228
- Peña-Claros, M. (2003) Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35, 450–461

- Pyke, C; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 553-566
- Reyers, B. 2004. Incorporating anthropogenic threats into evaluations of regional biodiversity and prioritisation of conservation areas in the Limpopo Province, South Africa. *Biological Conservation* 118(4):521-531.
- Ramos, Z; Finegan, B. 2006. Red ecológica de conectividad potencial: estrategia para el manejo del paisaje en el corredor biológico San Juan-La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* (49):125-136 p.
- Romero-Duque, L.P; Jaramillo V.J; Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253 (2007) 38–47
- Ruiz, J., Fandiño, M.C., and Chazdon, R.L. (2005) Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37, 520–530.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *J. Veg. Sci.* 3: 407– 416.
- Sánchez Merlos, D; Harvey², C. A; Grijalva, A; Medina A; Vílchez, Sergio; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Rev. biol. trop* vol.53 n.3-4 San José.
- Sagar, R; J. S. Singh. 2004. Local plant species depletion in a tropical dry deciduous forest of northern India. *Environ. Conserv.* 31: 55–62.
- Saha, S; H. F, Howe. 2003. Species composition and fire in a dry deciduous forest. *Ecology* 84: 3118–3123.
- Saldarriaga, J.G., West, D.C., Tharp, M.L., and Uhl, C. (1988) Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76, 938–958.
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26 p.
- Simpson, G. 2012. permute: Functions for generating restricted permutations of data. R package version 0.7-0. <http://CRAN.R-project.org/package=permute>
- Smith, J.; Sabogal, C.; De Jong W; Kaimowitz, D. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Center for international Forestry Research (CIFOR), Occasional Paper # 13. 31 p.

- Soudre, M. 2004. Factores que influyen sobre las características del suelo y la vegetación secundaria regenerada en pasturas abandonadas de Hojancha, Guanacaste, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigaciones Tropicales CATIE. 110 p.
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. *Biotropica* 41(1):16-26.
- Slocum, MG; Horvitz, CC. 2000 Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* 149:51-62
- Sheil, D. 2001. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecol.* 155: 183–199.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Uhl, C; Clark, K. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species emphasizing forest seed banks, seed longevity, and seed germination triggers. *Botanical Gazette* 144:419-425 p.
- Vilchez, S; Salgado, J. s.f. Manual para el cálculo del Índice de Valor de Importancia y sus versiones modificadas.
- Veintimilla, D. 2013. Identificación y caracterización de tipos de bosque tropical sobre un gradiente altitudinal en Costa Rica: el caso "Caribe-Villa Mills". Centro Agronómico Tropical de Investigaciones Tropicales CATIE. 125 p.
- Van Mantgem, P; M.W, Schwartz. 2001. Monitoring fire effects from managed burns and wildfires: Coming to terms with pseudoreplication. *Nat. Areas J.* 21: 266–273
- Vieira DLM, Scariot A (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restor Ecol* 14:11–20 p.
- Wright; S. J; C Muller-Landau, H. 2006. The future of tropical forest species. *Biotrópica* 38: 287–301
- Zamora, N; Hammel, B; Grayum, M. 2004. Vegetación. In Hammel, B; Grayum, M; Herrera, C; Zamora, N. eds. Manual de plantas de Costa Rica Volumen I: Introducción. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA. 91-216 p.
- Jiménez Q. 1993. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO, San José. 121 p.
- Ruokolainen, K; Tuomisto, H; Macía, M; Higgins, M; Yli-Halla, M. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forest congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology.* 23: 13-25