

ARTÍCULO

1.1 Propiedades funcionales de los bosques restaurados en potreros abandonados de la península de Nicoya, Costa Rica

1.2 Resumen

Se estudió las propiedades funcionales de tres tipos florísticos de bosques secundarios restaurados en potreros abandonados en la península de Nicoya, Costa Rica, a partir del análisis de 17 rasgos funcionales de 63 especies de árboles y palmas dominantes. Se estableció la hipótesis sobre el cambio de estrategias ecológicas bajo el gradiente conservador-adquisitivo con respecto a la edad de abandono, la cual no fue apoyada, por el contrario, se identificó una superposición entre las características ecológicas, lo que sugiere una transición entre bosque seco y bosque tropical húmedo. La hipótesis de aumento de la diversidad funcional durante la sucesión únicamente fue apoyada para el índice de riqueza funcional, probablemente porque este índice es dependiente de la riqueza de especies. La prueba de nuestra hipótesis de tolerancia a incendios demuestra que el grosor de corteza es un predictor débil y que la gravedad específica de la madera y la capacidad de rebrote son mejores predictores de la resistencia potencial a incendios para el área de estudio. Además, los resultados indican que 10 años de exposición a incendios generan cambios en las estrategias de tolerancia a incendios en los bosques secundarios. Los resultados de la partición de varianza ($R^2=0.40$) indican que las variables del suelo y las variables espaciales son las mejores predictoras de la composición de los rasgos funcionales de los bosques secundarios, mientras que las variables climáticas fueron débiles como predictores de la composición de los rasgos funcionales. Los resultados sugieren combinaciones de las estrategias ecológicas adquisitivas y conservativas para los tres tipos de bosques restaurados y que la sucesión está influenciada por factores típicos de los paisajes agropecuarios intervenidos.

Palabras claves: Diversidad funcional, gravedad específica de madera, grosor de corteza, rebrote, media ponderada de la comunidad, incendios.

1.3 Introducción

Los bosques secundarios desarrollan cambios importantes tanto en composición florística y en estructura a lo largo de la sucesión ecológica (Janzen 1988; Finegan 1996; Guariguata y Ostertag 2001). En los bosques húmedos del neotrópico, esta sucesión se caracteriza durante las primeras fases por la dominancia de especies pioneras arbóreas de vida corta y de rápido crecimiento que posteriormente son reemplazados por especies de larga vida (Finegan 1996). En los bosques secos tropicales, las primeras fases sucesionales no suelen estar dominadas por especies de vida corta, sino por especies de lento crecimiento con alta tasa de supervivencia (Lohbeck *et al.* 2015). Mientras que en los bosques que provienen de áreas agropecuarias abandonadas, las etapas tempranas de la sucesión pueden ser colonizadas por especies de lento crecimiento que pueden dominar el bosque por muchos años (Janzen 1988; Finegan y Nasi 2004).

En el contexto de la recuperación de la cobertura boscosa a través de sucesión secundaria, existen muchos factores que pueden impulsar o favorecer su desarrollo, entre los principales se pueden mencionar las condiciones del suelo resultantes del uso anterior al abandono, la proximidad de fuentes de semillas (Smith *et al.* 1997; Chazdon 2003; Chazdon *et al.* 2007; Chazdon 2008) y la edad de abandono (Guariguata y Ostertag 2001). También, dependerá de las diferencias específicas de las especies como la capacidad de dispersión, longevidad, tasa de crecimiento, grado de tolerancia a la sombra (Finegan 1996), competencias por recurso hídrico (Lohbeck *et al.* 2015) o características como el grado de adaptación de las especies ante fenómenos de perturbación antrópica (Poorter *et al.* 2014). A pesar de estos esfuerzos por explicar la sucesión en los bosques tropicales, aún existen muchas interrogantes sobre cómo se llevan a cabo los procesos de la sucesión a nivel funcional (Buzzard *et al.* 2015; Boukili y Chazdon 2016), por lo que estudios en torno a este tema siguen siendo válidos y de mucha relevancia, tanto para tomadores de decisiones como para muchos investigadores (Díaz *et al.* 2007).

Recientemente, estudios bajo el enfoque funcional han permitido hacer algunas predicciones en bosques secundarios a lo largo de la sucesión, principalmente basados sobre gradientes de disponibilidad de agua y luz. En el caso de los bosques húmedos tropicales, pueden ser caracterizados bajo el gradiente de disminución de la disponibilidad de luz con el tiempo, asociados al continuo adquisitivo-conservativo (Lohbeck *et al.* 2015), mientras que los bosques secos tropicales pueden ser caracterizados bajo el gradiente de disponibilidad del recurso hídrico con el tiempo, ligados al continuo conservativo-adquisitivo (Buzzard *et al.* 2015; Lohbeck *et al.* 2015). A su vez, algunos autores sostienen que los rasgos funcionales de las plantas pueden ser utilizados como predictores de respuesta de la vegetación ante procesos de perturbación, por ejemplo, el desarrollo de estructuras a nivel de tallo como grosor de corteza que les permite adaptarse ante escenarios de incendios (Jackson *et al.* 1999; Pausas *et al.* 2004; Brando *et al.* 2012).

En el caso de la península de Nicoya, ubicada en la vertiente del Pacífico de Centroamérica al noroeste de Costa Rica, su vegetación sufrió cambios importantes en la década de los sesentas producto de la desforestación por la expansión agrícola y ganadera, cambiando de bosque húmedo tropical por fincas ganaderas en la mayor parte de su extensión (Arroyo-Mora *et al.* 2005). Debido a cambios de políticas públicas y a la caída del comercio de la carne, dichas áreas fueron dejadas en abandono y su cobertura vegetal se recuperó por procesos de regeneración natural que aún continúan hasta la fecha (Salazar *et al.* 2005; Granda Moser *et al.* 2015).

Estudios recientes han explicado aspectos importantes sobre la recuperación florística en áreas agropecuarias abandonadas de la península de Nicoya. Principalmente, se identifica aumento de la riqueza de especies con la edad de abandono, cuyas especies actuales difieren a las especies del bosque húmedo original, evidenciando la influencia de especies típicas de paisajes agropecuarios y típicas de bosque seco como principal impulsor del establecimiento de los nuevos bosques sobre áreas abandonadas (Granda Moser *et al.* 2015). A pesar de la

recuperación evidente en la zona, estos bosques siguen experimentando diferentes presiones provocadas por el hombre, por ejemplo, incendios ocasionados por el mal manejo de pastizales, extracción de madera ilegal e introducción de ganado a los bosques.

Es por ello que el presente estudio es un esfuerzo que profundiza el conocimiento dentro del contexto de restauración en la península de Nicoya aplicando el enfoque de diversidad funcional. Debido a las características taxonómicas descritas anteriormente para el área de estudio, la presente investigación propone la hipótesis a nivel comunitario sobre el cambio de estrategias ecológicas en el continuo conservador-adquisitivo de los bosques secundarios con la edad de abandono. Así mismo, como consecuencia del incremento de la riqueza de especies a medida aumenta la edad de abandono en la península de Nicoya (Granda Moser *et al.* 2015), se establece la hipótesis de incremento de los valores de diversidad funcional a mayor edad de abandono. También se plantea hipótesis de relación entre los rasgos funcionales y los factores ambientales, espaciales y uso anterior de suelo. Por último, debido a una interacción recurrente entre los bosques y los incendios por el mal manejo del fuego dentro de las diferentes prácticas agrícolas y ganaderas (Granda Moser *et al.* 2015), se establece la hipótesis de incremento de grosor de corteza a nivel de la comunidad a mayor exposición a incendios como una estrategia de adaptación potencial a incendios.

Con los resultados obtenidos en este estudio, se espera contribuir al conocimiento sobre los bosques establecidos en potreros abandonados y su entorno actual en zonas estacionalmente secas de los trópicos. Además, dicho aporte puede ser de gran utilidad para entender posibles respuestas de los bosques ante actividades antropogénicas actuales en la zona, así como evaluar mecanismos de respuesta de los bosques bajo ciertos escenarios de cambio climático. De esta manera, se está brindando una contribución importante para futuras investigaciones, así como para tomadores de decisiones sobre el manejo y conservación de los recursos.

1.4 Metodología

1.4.1 Área de estudio y características de los bosques secundarios

El estudio se llevó a cabo en la península de Nicoya, provincia de Guanacaste, ubicada al noroeste de Costa Rica con una extensión de 262.300 ha (Figura 2). El área de estudio abarca tres zonas de vida: bosque húmedo a muy húmedo premontano (bh-P), bosque húmedo tropical transición a seco (bh-T) y el más dominante, bosque húmedo tropical (bh-T) (Holdridge 1987). Según datos de Worldclim (Hijmans *et al.* 2005), la temperatura media anual para la península de Nicoya oscila entre los 22.6 a 26.6°C con una media de 25.38°C y su precipitación media anual oscila entre 1,710 mm hasta 2,458 mm. La zona presenta una humedad media relativa de 74% con períodos de estacionalidad bien definidos, que van desde la estación seca a finales de diciembre a abril y la estación lluviosa desde mayo a principios de diciembre (IMN 2015). La península se encuentra entre 0 hasta los 1,018 msnm, sin embargo, la mayor parte del territorio oscila entre los 100 y 200 msnm (Granda Moser *et al.* 2015). Los suelos son del orden alfisol, que se caracteriza por tener fertilidad de moderada a baja, pH neutro, baja acidez, bajo contenido

de aluminio, bajo contenido de fósforo total y nitrógeno, moderado contenido de potasio, alto contenido de materia orgánica y magnesio (Sánchez 1981; Bertsch *et al.* 2000; Granda Moser *et al.* 2015).

La vegetación secundaria actual de la península de Nicoya está constituida principalmente por especies arbóreas adaptadas a paisajes agropecuarios y especies típicas de bosque seco, por ejemplo, *Lysiloma divaricatum*, *Astronium graveolens*, *Rehdera trinervis*, entre otros. Además, Granda Moser *et al.* (2015) identifican tres tipos de bosque secundario por su composición taxonómica dominante a lo largo del paisaje, denominados como bosque de *Schizolobium-Miconia*, bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* y bosque de *Guazuma*.

1.4.2 Parcelas de estudio

Los datos de parcelas del presente estudio provienen de la reciente investigación realizada por Granda Moser *et al.* (2015) en la península de Nicoya. Se utilizó los datos de 52 parcelas temporales de 0.12 ha, cada una de ellas fue establecida evitando condiciones como áreas anegadas, áreas cercanas a los bosques ribereños y áreas con pendiente mayores al 100% (45°). Las parcelas están distanciadas al menos 300 m entre cada una de ellas y tienen una distancia mayor a 50 m de los cursos de agua. Los bosques donde se establecieron las parcelas provienen del uso anterior agropecuario, cuyas edades de abandono oscilan entre los 6 a 35 años aproximadamente, con exposición a incendios que va desde cero incendios, hasta más de 25 años de incendios. En cada parcela, se midió las propiedades fisicoquímicas del suelo, los datos relacionados con la historia del bosque y la intensidad del uso anterior al abandono.

Según observaciones en campo, las parcelas de estudio aún presentan intervención por ganado, principalmente en los bosques que colindan con parcelas donde aún se desarrolla actividad ganadera. Esta acción es puesta en práctica por los propietarios debido a los problemas de escasez de agua y alimento para su ganado durante la estación seca en la zona. Se evidenció la aplicación de fuego como parte de manejo de pasturas en fincas colindantes a los bosques, así como incendios en los bosques, extracción de madera y nuevas aperturas de bosques para la siembra de pasturas y plantaciones de teca y melina.

Del estudio de Granda Moser *et al.* (2015), se utilizó la información colectada de las especies por parcela. Se calculó el área basal de las especies por parcela, las cuales fueron ordenadas de mayor a menor área basal y se estimó el área basal acumulada y su porcentaje con respecto al total. Cuando el área basal acumulada en la parcela llegó al 80%, se tomó las especies que conformaban este porcentaje de área basal. Al realizar este procedimiento en las 52 parcelas, se obtuvo una lista única de 63 especies que fueron consideradas como las especies dominantes de toda el área muestreada (Grime 1998; Garnier *et al.* 2004). Dentro de las especies seleccionadas como dominantes, se consideró una especie de palma (*Attalea butyracea*), a diferencia de algunas investigaciones que excluyen a este grupo de especies de los análisis debido a que son un tipo funcional distinto *a priori* (*e.g.* Finegan *et al.* 2015). Para este estudio, la palma fue considerada debido a que es una especie que forma parte de la estructura de los

bosques restaurados para el área investigada. Se consideró el área basal como criterio de selección de las especies, ya que es buen indicador de rendimiento de la planta e indica las adaptaciones a las condiciones locales de las plantas, así como es una muestra de la biomasa de las especies (Lohbeck *et al.* 2013).

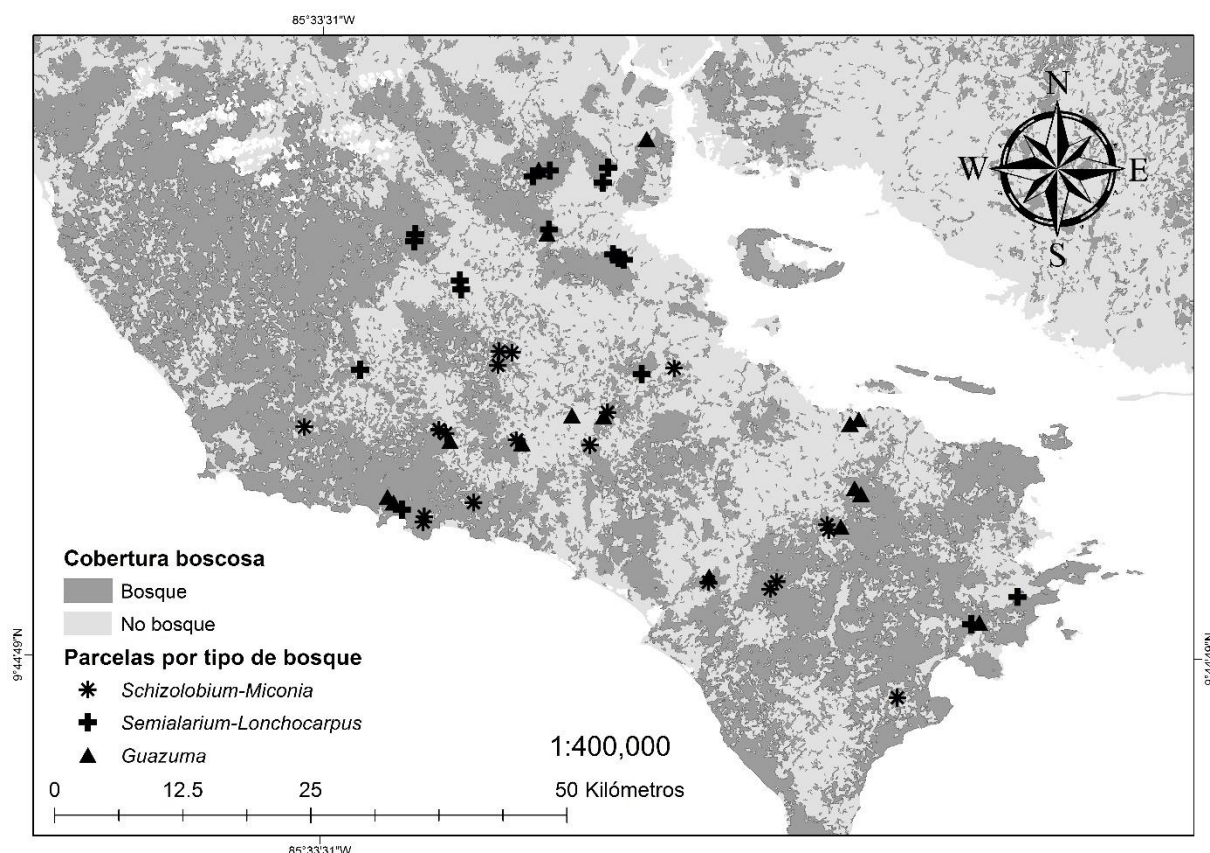


Figura 2. Ubicación geográfica de las parcelas de muestreo en la península de Nicoya, Costa Rica: Bosque de *Schizolobium-Miconia* (asterisco), bosques de *Semialarium-Lonchocarpus* (cruz), bosque de *Guazuma* (triangulo). Fuente: Capas de cobertura de uso de suelo de Costa Rica 2014.

Se seleccionó un total de 17 rasgos funcionales que están relacionados con el aporte de las especies a los procesos ecológicos importantes en el ecosistema, así como los mecanismos de respuesta de las especies a la variación ambiental, como el caso de suelo, clima e incendios (ver Anexo 1). Dentro de los rasgos de hoja, se midió: área foliar (AF, mm^2), área foliar específica (AFE, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), largo de pecíolo (LP, cm), contenido foliar de materia seca (CFMS, mg g^{-1}), contenido de pecíolo de materia seca (CPMS, mg g^{-1}), concentración de nitrógeno foliar (CNF, mg g^{-1}), concentración de fósforo foliar (CPF, mg g^{-1}), densidad de hoja (DH, g cm^{-3}), grosor de hoja (GH, mm). Dentro de los rasgos de tallo, se midió: gravedad específica de madera (GEM, g cm^{-3}) y grosor de corteza (GC, mm). Dentro de los rasgos de semilla, se utilizó: masa de semilla (MS, g). También, se evaluó rasgos cualitativos de toda la planta como la composición foliar (CF, compuesta=1, simple=0), deciduosidad (deciduo=1, siempre verde=0), capacidad de

rebrote (rebrotar=1, no rebrotar=0) y síndrome de dispersión de semillas (SD, biótico=1, abiótico=0).

Por último, se estableció un criterio cualitativo de tolerancia a incendio para evaluar la resistencia potencial del árbol: especies que toleran recurrentes incendios se determinó como alta tolerancia ($T_o=3$), especies que toleran por lo menos un incendio como mediana tolerancia ($T_o=2$) y especies que no toleran incendio como baja tolerancia ($T_o=1$). Toda la información de los rasgos cualitativos fue proporcionada por personas claves con experiencia y conocimientos de los bosques (propietarios de fincas, técnicos locales), junto con observaciones en campo, además, toda esta información fue corroborada por revisión de literatura disponible para las especies (Yanes *et al.* 2001; Flynn *et al.* 2016).

Para la medición de cada uno de los rasgos, se siguió debidamente los protocolos estandarizados más utilizados en varios estudios (Cornelissen *et al.* 2003; Williamson y Wiemann 2010; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). En el caso de los rasgos de hoja y rasgos a nivel de toda la planta fueron medidos en 5 individuos por especie, de igual forma para el caso del rasgo de tallo de grosor de corteza, mientras que la gravedad específica de madera, únicamente se realizó en tres individuos por especie. En el caso de masa de semilla, se utilizó información de bases de datos disponibles para las especies (Flynn *et al.* 2016). La colecta de muestras se realizó en 32 de las 52 parcelas del presente estudio distribuidas a lo largo del paisaje, con la finalidad de obtener valores representativos de los rasgos funcionales de las especies para la península de Nicoya.

1.4.3 Media ponderada de la comunidad (CWM) por rasgo funcional e índices de diversidad funcional

Se determinó los valores de medias ponderadas de la comunidad (CWM, por sus siglas en inglés) para cada uno de los rasgos funcionales cuantitativos seleccionados para cada una de las parcelas de estudio. Los rasgos cualitativos de composición foliar, dispersión de semillas, decíduocidad y capacidad de rebrote fueron expresados como porcentajes de la ocupación de las especies por área basal por parcela. El valor de CWM fue determinado por la siguiente fórmula:

$$CWM = \sum_{i=1}^S W_i X_i$$

Donde S es el número total de especies, W_i es la área basal relativa de la i -ésima especie y X_i es el valor del rasgo en la i -ésima especie (Casanoves *et al.* 2011a). El valor de CWM fue utilizado dentro de los diferentes análisis en el presente estudio, ya que representa un valor o el comportamiento esperado de un rasgo dentro de la comunidad (Garnier *et al.* 2004; Lavorel *et al.* 2008).

Así mismo, se estimó los índices de diversidad funcional utilizando los índices multidimensionales multirasgos: FRic, FEve, FDiv y FDis. Estos cuatro índices son

considerados como índices complementarios que logran expresar en un espacio de rasgos, diferentes componentes de la diversidad funcional (Villéger *et al.* 2008; Laliberté y Legendre 2010; Finegan *et al.* 2015). Debido a que se recomienda una selección adecuada de rasgos para la estimación de dichos índices (Poos *et al.* 2009), así como evitar el efecto de correlación entre rasgos (Villéger *et al.* 2008), se utilizó el rasgo de GEM por su importancia en el funcionamiento de las especies (Chave *et al.* 2009), seguido de los rasgos de AEF y CPF relacionados con el espectro de economía foliar (Wright *et al.* 2004b). Para la estimación de los índices y la obtención de medias ponderadas de la comunidad, se utilizó el *software* libre de FDiversity (Casanoves *et al.* 2011b).

Debido a que los valores de fósforo foliar se relacionan con la disponibilidad del fósforo en el suelo (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) y dado la deficiencia de fósforo en suelos alfisoles típicos de la península de Nicoya (Bertsch *et al.* 2000), únicamente se seleccionó el rasgo de CPF para la estimación de los índices de diversidad funcional y se descartó el rasgo de CNF, ya que se espera que el fósforo pueda ser una limitante que incida dentro de la estructura comunitaria de los bosques (Mercado *et al.* 2011) en comparación con el nitrógeno, nutriente que puede ser fijado por las plantas fácilmente por disponibilidad en la atmósfera (Wright *et al.* 2004b). Asimismo, ambos nutrientes pueden presentar correlación entre ellos (Mercado *et al.* 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Además, en el caso de la península de Nicoya, muchas de las especies dominantes identificadas en el inventario corresponden al grupo de fabáceas (Granda Moser *et al.* 2015), caracterizado por fijar nitrógeno al suelo. Aunque es importante reconocer que existen condiciones ecológicas y ambientales que pueden ser limitantes o influyentes en el caso de la fijación de nitrógeno al suelo por las plantas (Crews 1999).

1.5 Análisis estadístico

1.5.1 Comparación de medias ponderadas de la comunidad (CWM) e índices de diversidad funcional por tipo de bosque

Se analizó los datos de las medias ponderadas de trece rasgos (CWM) y cuatro valores de rasgos cualitativos por tipo de bosque. Para ello, se utilizó modelos lineales generales y mixtos empleando como factor fijo el tipo de bosque y la covariable de edad de abandono. Además, se corrigió la correlación espacial (corExp) y los problemas de varianza (varIdent) por tipo de bosque para el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza y para tomar en cuenta la posibilidad de autocorrelación espacial en los datos. Al haber un efecto significativo del factor fijo en el análisis de varianza ANDEVA, se realizó una comparación posterior de medias utilizando LSD de Fisher con un nivel de significancia de $p < 0.05$ para la identificación de diferencias entre cada uno de los tipos de bosques. Se llevó a cabo un análisis de correlación para el conjunto de rasgos evaluados, con la finalidad de ver las interacciones entre rasgos. Para ello, se empleó el análisis de correlación de Spearman, ya que no todos los rasgos presentaron distribución normal.

1.5.2 Relación de medias ponderadas (CWM) e índices de diversidad funcional a la edad de abandono

Se determinó la relación de las medias ponderadas (CWM) y los datos cualitativos de cada uno de los rasgos medidos, así como los valores de los índices FRic, FEve, FDis y FDiv, con los años de abandono (edad de abandono de 6 a 35 años). Para ello, se utilizó modelos lineales generales y mixtos teniendo como factor fijo la edad de abandono y como efecto aleatorio el tipo de bosque. Se modeló la correlación espacial (corExp) y la homogeneidad de varianza (varIdent) por tipo de bosque para el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, así como para tomar en cuenta la posibilidad de autocorrelación espacial en los datos. Para el caso del análisis de FRic, se removió una parcela que presentó una alta riqueza funcional en edades iniciales, lo cual se consideró como una parcela atípica (*outlier*).

1.5.3 Resistencia potencial a incendios

Se analizó la relación de la CWM de tolerancia a incendio con la CWM de grosor de corteza y gravedad específica de madera, así como el rasgo categórico de capacidad de rebrote para determinar la resistencia potencial a incendios. Para ello, se utilizó modelos lineales generales y mixtos teniendo como efecto aleatorio tipo de bosque, corrigiendo problemas de correlación espacial (corExp) y de varianza (varIdent) para el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, así como evitar posible autocorrelación espacial en los datos. En el caso del análisis del rasgo de tolerancia de incendios con grosor de corteza, se excluyó seis parcelas que fueron consideradas como parcelas por tener valores extremos (*outlier*).

Para evaluar las diferencias entre los valores de CWM de grosor de corteza y de gravedad específica de madera con respecto a la exposición a incendios (períodos), se realizó un análisis de varianza (ANDEVA). Para ello, se usó modelos lineales generales y mixtos, utilizando como factor fijo la exposición a incendios y como efecto aleatorio el tipo de bosque. Posteriormente, se empleó LSD de Fisher con un nivel de significancia de $p < 0.05$ para la identificación de diferencias entre los CWM y los periodos de exposición de incendios. Además, se corrigió problemas de correlación espacial (corExp) y homogeneidad de varianza (varIdent) por años de exposición a incendios para el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Los datos de exposición de incendios (de 0 hasta más de 25 años) son de tipo categóricos y fueron agrupados en dos períodos: exposición de 0 a 10 años y exposición de 11 a más de 25 años. Todos los análisis de regresión, correlación y comparación de medias se realizaron mediante el *software* InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2011).

1.5.4 Relaciones entre factores ambientales y atributos funcionales de los bosques

Para la visualización de los aportes de los factores que influyen en los atributos funcionales de los bosques restaurados, se utilizó 19 variables climáticas (11 variables de temperatura y 8 de precipitación) provenientes de Worldclim (<http://www.worldclim.org>) para el periodo 1950-2000 con una resolución espacial de un kilómetro cuadrado, 18 variables de suelo, 28 variables de historia de uso anterior y la edad del bosque. Para estas tres últimas categorías de variables,

se utilizó la información proveniente de Granda Moser *et al.* (2015) para las 52 parcelas de estudio. La información de las capas de las variables bioclimáticas de Worldclim fue extraída y manejada con la ayuda del programa ArcGis 10.2 para cada una de las 52 parcelas del presente estudio.

Para conocer las relaciones entre los valores de rasgos funcionales y los bosques secundarios, se realizó un análisis descriptivo multivariado de componentes principales, esto con la finalidad de observar la interdependencia de las variables y encontrar una representación gráfica de la variabilidad de los datos. Además, se analizó la relación entre las CWM de CPF y CNF con los datos de fósforo y nitrógeno en el suelo, con la finalidad de encontrar el vínculo de los rasgos foliares con la disponibilidad de fósforo y nitrógeno en suelo, para ello se utilizó modelos lineales generales y mixtos teniendo como efecto aleatorio el tipo de bosque, corrigiendo correlación espacial (corExp) y homogeneidad de varianza (varIdent). Para el caso del análisis de nitrógeno foliar y nitrógeno en suelo, se excluyó once parcelas en las cuales no se logró obtener datos de nitrógeno en suelo para el presente estudio.

Por último, se realizó el análisis de partición de la varianza VARPART para la visualización de los efectos significativos de las variables de suelo, climáticas, historia y usos anterior de suelo y variables espaciales sobre los atributos funcionales de los bosques. Este análisis permitió descomponer la variación encontrada en la matriz de respuesta en función al conjunto de matrices de variables explicativas, de tal forma que se logró calcular la cantidad de varianza explicada por cada uno de los componentes o matrices predictoras, a su vez, se determinó el porcentaje de cuánto permanece inexplicado.

Para la realización del análisis de VARPART, se procedió a realizar cuatro pasos previos: como primer paso, las coordenadas geográficas fueron transformadas a una matriz de distancia geográfica entre parcelas mediante el análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM), usando la transformación logarítmica y como medida de distancia euclídea. Este proceso permitió incorporar los valores obtenidos de las matrices como variable explicativa en los análisis posteriores (Dray *et al.* 2006). Como segundo paso, se estandarizó todas las variables de suelo, historia y uso anterior del suelo, clima y variables espaciales, con el fin de evitar el efecto de la escala de medición de cada uno de ellos, permitiendo visualizar el efecto real de cada variable sobre el conjunto de rasgos funcionales. El tercer paso fue realizar un análisis de Forward Selection para el conjunto de variables estandarizadas para evitar el efecto de colinearidad de los datos y seleccionar únicamente las variables con una contribución significativa ($p < 0.05$) en la variabilidad de las medias ponderadas de los rasgos funcionales medidos. Por último, como cuarto paso, se corrió un análisis de partición de varianza compuesta por las variables seleccionadas en el Forward Selection en cuatro matrices respuestas: matriz de suelo, matriz de variables espaciales, matriz climática y matriz de variables de historia y uso anterior del suelo. Todos los análisis de PCNM, Forward Selection y VARPART se realizaron mediante el *software* Qeco (Di Rienzo *et al.* 2010).

1.6 Resultados

1.6.1 Descripción de los atributos funcionales de los bosques

De los 17 rasgos funcionales analizados en el presente estudio, únicamente los valores de CWM de AF, MS, LP y DH presentan coeficiente de variación superior a 40%, mientras que el resto de los datos fueron inferiores a 24% (Tabla 3). Los valores altos de CWM de AF, DH y LP pueden explicarse debido a la presencia de especies con hojas y pecíolos de gran tamaño, por ejemplo, *Attalea butyracea*, *Schizolobium parahyba*, *Cecropia peltata* y *Aralia excelsa*, mientras que otras como *Lysiloma divaricatum*, *Psidium sartorianum* y *Semialarium mexicanum* presentan bajos valores para estos rasgos. Por otro lado, los valores altos del coeficiente de variación de CWM MS se deben a especies que desarrollan semillas de gran tamaño, por ejemplo, las semillas de *Anacardium excelsum*, *Spondias mombin*, *Sideroxylon capiri*.

En el caso de los rasgos cualitativos, considerando el área basal como indicador de ocupación de la vegetación por parcela, se puede observar que la media del rasgo de hojas compuestas corresponde al 49.8%, mientras que el 50.1% atañe a hojas simples (CF). En el caso del rasgo de dispersión de semilla (SD), se observa que la media de dispersión por medio abiótico (aire) corresponde al 54.6%, mientras que el 45.3% presentan dispersión por medio biótico (aves, murciélagos, mamíferos medianos y ganado). Con respecto al rasgo de deceduosidad (De), se observa que la media del rasgo de deceduosidad representa el 93.8%, mientras que 6.2% es siempre verde. Por último, se halla que la media del rasgo de capacidad de rebrote (Re) representa el 72.7%, mientras que un 27.3% no presenta capacidad de rebrote.

En el caso de los índices de diversidad funcional (FD), se puede observar que la media de la riqueza funcional es baja comparado con los rangos obtenidos entre 0 y 7.81 para las 52 parcelas de estudio, mientras que la media del índice de FEve es moderada y la media de FDiv es relativamente alta para las 52 parcelas, considerando que sus valores oscilan entre 0 y 1 (Tabla 3). Por último, la media de FDis es moderada, esto si se compara con los rangos obtenidos entre 0 y 2.19 para las 52 parcelas.

Tabla 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales evaluados para la península de Nicoya, Costa Rica.

	Rasgo	n	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.
CWM	AF (mm ²)	52	41477.01	40084.46	96.64	6033.98	172732.24
	AEF (mm ² mg ⁻¹)	52	16.29	3.84	23.55	6.69	24.55
	GH (mm)	52	0.19	0.03	14.96	0.12	0.28
	LP (cm)	52	6.67	3.81	57.17	1.65	18.88
	CFMS (mg g ⁻¹)	52	382.18	42.27	11.06	298.39	511.56
	CPMS (mg g ⁻¹)	52	312.49	47.81	15.3	182.56	448.73
	GC (mm)	52	0.99	0.23	23.37	0.41	1.51
	GEM (g cm ⁻³)	52	0.47	0.1	20.85	0.29	0.71

	CPF (mg g ⁻¹)	52	1.64	0.2	11.9	1.3	2.1
	CNF (mg g ⁻¹)	52	28.85	2.59	8.97	22.42	35.8
	DH (g cm ⁻³)	52	0.42	0.18	41.39	0.19	0.94
	To (categórico)	52	2.24	0.42	18.94	1	3
	MS (g)	52	337.51	303.56	89.94	4.98	1311.07
Rasgos cualitativos binarios (%)	CF (compuesta)	52	49.83				
	CF (simple)	52	50.17				
	SD (biótico)	52	45.34				
	SD (abiótico)	52	54.66				
	Re (rebrotó)	52	72.71				
	Re (no rebrotó)	52	27.29				
	De (deciduo)	52	93.81				
	De (siempre verde)	52	6.19				
Índices de Diversidad Funcional (DF)	FRic	52	1.72	1.72	99.97	0.0	7.81
	FEve	52	0.58	0.27	46.49	0.0	1.00
	FDis	52	1.15	0.50	43.61	0.0	2.19
	FDiv	52	0.72	0.22	30.43	0.0	0.98

AF=Área foliar, AEF= Área específica foliar, GH=Grosor de hoja, LP= Longitud de pecíolo, CFMS= Contenido de materia seca foliar, CPMS= Contenido de materia seca de pecíolo, GC=Grosor de corteza, GEM= Gravedad específica de madera, CPF=Contenido de Fósforo foliar, CNF=Contenido de Nitrógeno foliar, DH=Densidad de hoja, To=Tolerancia a incendios, MS=Masa de semillas, CF=Composición foliar, SD=Síndrome de dispersión de semilla, Re=Capacidad de rebrote y De=Deciduosidad, FRic= Riqueza funcional, FEve= Equidad funcional, FDis= Dispersión funcional, FDiv=Divergencia funcional.

Con respecto a las correlaciones observadas, se puede identificar que la CWM del rasgo AF presentó correlación positiva alta con CWM LP y negativa con Re (Tabla 4). En el caso de CWM AEF, mostró correlación negativa con los rasgos de CWM CFMS, CWM CPMS y CWM DH. Para el caso de CWM GH, solo hubo correlación negativa con CWM CPMS, mientras que en la CWM LP solo se halló correlación negativa con CWM To. La CWM CFMS presentó correlación positiva alta con CWM CPMS y CWM DH. De igual manera, el CWM CPMS tuvo correlación positiva con CWM DH. Con respecto a la CWM CNF y CWM CPF, ambas mostraron correlación positiva entre sí, una correlación positiva con CWM AEF y negativa con CWM AF.

En el caso de los rasgos de tallo, CWM GEM presentó alta correlación positiva con las CWM AEF, CWM CPF, CWM CNF, CWM To y con el rasgo de Re, mientras que tuvo correlación negativa con la CWM AF, CWM LP, CWM GC y CWM DH. En el caso de CWM GC, mostró correlación positiva con CWM AEF y CWM GH, mientras que presentó correlación negativa con CWM CFMS, CWM CPMS, CWM DH y con el rasgo de CF.

Tabla 4. Correlaciones de Spearman de medias ponderadas CWM de rasgos funcionales medidos para 63 especies en 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica. De la diagonal

hacia abajo, se presenta los coeficientes de correlación y de la diagonal hacia arriba la significancia (*p<0.05).

	AF	AEF	GH	LP	CFMS	CPMS	GC	DM	CPF	CNF	DH	To	MS	CF	SD	Re	De
AF		5.E-04	0.88	7.E-08	0.01	0.76	0.31	6.E-09	9.E-04	0.01	5.E-04	5.E-07	3.E-05	0.05	0.95	3.E-06	0.06
AEF	-0.49*		0.05	3.E-03	3.E-08	3.E-06	0.03	4.E-04	6.E-05	2.E-04	1.E-10	0.02	0.01	4.E-04	0.09	1.E-03	0.50
GH	0.02	0.27*		0.03	3.E-03	1.E-05	4.E-04	0.18	0.08	0.25	4.E-05	0.68	0.12	8.E-06	7.E-06	0.35	0.25
LP	0.75*	-0.42*	-0.31*		0.21	0.70	0.92	8.E-07	0.36	0.04	3.E-04	7.E-07	0.02	0.02	0.03	7.E-06	0.40
CFMS	0.38	-0.77*	-0.41*	0.18		3.E-07	5.E-04	0.20	4.E-04	4.E-04	6.E-09	0.40	5.E-04	7.E-06	0.16	0.02	0.94
CPMS	-0.04	-0.66*	-0.61*	0.05	0.71*		2.E-06	0.25	0.07	0.10	4.E-07	0.15	0.66	7.E-07	9.E-04	0.29	0.28
GC	0.14	0.31*	0.49*	0.01	-0.49*	-0.67*		3.E-03	0.89	0.05	0.01	0.29	0.43	1.E-04	3.E-04	0.03	0.97
DM	-0.81*	0.50*	-0.19	-0.69*	-0.18	0.16	-0.42*		1.E-04	0.03	4.E-03	6.E-04	3.E-03	0.90	0.66	0.01	0.17
CPF	-0.47*	0.56*	-0.25	-0.13	-0.50*	-0.26	0.02	0.46*		0.02	0.01	0.06	2.E-03	0.17	0.49	3.E-04	0.33
CNF	-0.38*	0.52*	0.16	-0.29*	-0.50*	-0.23	0.28*	0.31*	0.32*		1.E-03	1.E-04	3.E-03	2.E-03	1.00	9.E-05	0.81
DH	0.49*	-0.90*	-0.57*	0.51*	0.82*	0.71*	-0.39*	-0.41*	-0.39*	-0.46*		0.04	1.E-03	3.E-06	0.01	3.E-03	0.93
To	-0.63*	0.33*	-0.06	-0.63*	-0.12	0.20	-0.15	0.73*	0.27*	0.50*	-0.28*		0.03	0.52	0.70	5.E-05	0.23
MS	0.59*	-0.36*	-0.22	0.34*	0.49*	0.06	0.11	-0.41	-0.44	-0.42*	0.45*	-0.31*		0.02	0.11	0.03	0.78
CF	0.28*	-0.47*	-0.58*	0.32*	0.58*	0.63*	-0.51*	-0.02	-0.20	-0.42*	0.60*	0.09	0.32*		2.E-03	0.01	0.68
SD	-0.01	0.24	0.58*	-0.30*	-0.20	-0.45*	0.48*	-0.06	-0.10	5.E-04	-0.37*	0.06	0.23	-0.41*		0.02	0.75
Re	-0.60*	0.44*	0.13	-0.58*	-0.32*	-0.15	0.30	0.38*	0.48*	0.52*	-0.41*	0.53*	-0.31*	-0.34*	0.32*		0.29
De	-0.27*	0.09	-0.16	-0.12	-0.01	0.15	5.E-03	0.20	0.14	0.04	-0.01	0.17	-0.04	0.06	-0.05	0.15	

AF=Área foliar, AEF= Área específica foliar, GH=Grosor de hoja, LP= Longitud de pecíolo, CFMS= Contenido de materia seca foliar, CPMS= Contenido de materia seca de pecíolo, GC=Grosor de corteza, GEM= Gravedad específica de madera, CPF=Contenido de Fósforo foliar, CNF=Contenido de Nitrógeno foliar, DH=Densidad de hoja, To=Tolerancia a incendios, MS=Masa de semillas, CF=Composición foliar, SD=Síndrome de dispersión de semilla, Re=Capacidad de rebrote y De=Deciduosidad.

1.6.2 Comparación de medias ponderadas (CWM) e índices de diversidad funcional por tipo de bosque

Al comparar los datos de CWM y los rasgos cualitativos, se observó una clara separación del bosque de *Schizolobium-Miconia* con respecto a los bosques de *Semialarium-Lonchocarpus* y *Guazuma* (Tabla 5). El bosque de *Schizolobium-Miconia* presentó los mayores valores de CWM de AF, CFMS, DH, MS con respecto a los dos bosques restantes, a su vez, tuvo los menores valores de CWM de AEF, GEM, CPF, CNF, To y el rasgo Re; en el caso de CWM CPF, varía del bosque *Semialarium-Lonchocarpus*, pero no del bosque de *Guazuma*. Con respecto al bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*, contrasta del resto de los bosques por los valores más bajos de CWM de GH y SD. Mientras que el bosque de *Guazuma* se diferencia con los valores más altos de CWM GH y SD, aunque estos dos rasgos no difieren con el bosque de *Schizolobium-Miconia*, y los valores más bajos del rasgo de CWM LP. Finalmente, los CWM y rasgos cualitativos que no mostraron diferencias entre bosques fueron CPMS, GC, CF y De.

Tabla 5. Comparación de medias de los 17 rasgos funcionales con LSD de Fisher por tipo de bosque para 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica. Separación de medias con la significancia estadística (p<0.05) identificado con letra. Valores de F y p significativos correspondiente al análisis de varianza ANDEVA están resaltadas en negro.

	<i>Schizolobium-Miconia</i> (n=18)	<i>Semialarium-Lonchocarpus</i> (n=17)	<i>Guazuma</i> (n=16)
--	---------------------------------------	---	--------------------------

CWM	Media	Letra	Media	Letra	Media	Letra	F	p
AF	75305.03 ± 13515.27	A	25561.10 ± 4218.53	B	18890.19 ± 4697.50	B	10.01	0.0002
AEF	13.09 ± 1.48	B	18.57 ± 0.77	A	17.44 ± 0.54	A	6.26	0.0039
GH	0.19 ± 0.01	AB	0.17 ± 0.01	B	0.20 ± 0.01	A	3.53	0.0374
LP	8.71 ± 1.12	A	7.01 ± 0.76	A	3.76 ± 0.50	B	13.96	0.0001
CFMS	406.50 ± 14.60	A	364.44 ± 6.33	B	373.16 ± 8.81	B	3.46	0.0395
CPMS	302.39 ± 12.41	A	312.06 ± 9.66	A	324.44 ± 13.83	A	0.71	0.4975
GC	1.03 ± 0.05	A	0.96 ± 0.06	A	0.95 ± 0.06	A	0.56	0.5767
GEM	0.40 ± 0.02	B	0.50 ± 0.02	A	0.51 ± 0.02	A	8.92	0.0050
CPF	1.55 ± 0.04	B	1.75 ± 0.05	A	1.65 ± 0.05	AB	4.76	0.0131
CNF	27.16 ± 0.57	B	30.14 ± 0.59	A	29.36 ± 0.59	A	6.97	0.0022
DH	0.52 ± 0.04	A	0.39 ± 0.04	B	0.34 ± 0.04	B	5.20	0.0091
To	1.94 ± 0.11	B	2.34 ± 0.08	A	2.47 ± 0.07	A	7.92	0.0011
MS	527.40 ± 53.76	A	216.33 ± 57.69	B	244.95 ± 91.68	B	8.37	0.0008
Cualitativo								
CF %	55.56 ± 6.62	A	46.60 ± 6.87	A	46.50 ± 6.90	A	0.59	0.5588
SD %	47.75 ± 7.58	AB	30.08 ± 5.75	B	56.83 ± 7.26	A	4.41	0.0176
Re %	53.31 ± 6.79	B	78.86 ± 4.47	A	87.17 ± 3.39	A	10.07	0.0002
De %	88.71 ± 5.27	A	95.63 ± 2.36	A	97.24 ± 1.29	A	1.33	0.2737

AF=Área foliar, AEF= Área específica foliar, GH=Grosor de hoja, LP= Longitud de pecíolo, CFMS= Contenido de materia seca foliar, CPMS= Contenido de materia seca de pecíolo, GC=Grosor de corteza, GEM= Gravedad específica de madera, CPF=Contenido de Fósforo foliar, CNF=Contenido de Nitrógeno foliar, DH=Densidad de hoja, To=Tolerancia a incendios, MS=Masa de semillas, CF=Composición foliar (compuesta), SD=Síndrome de dispersión de semilla (biótico), Re=Capacidad de rebrote (rebrotar) y De=Deciduosidad (deciduo).

En cuanto a la diversidad funcional, no hubo diferencia entre bosques para el índice FDiv. Sobre los demás índices, el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* fue el más diverso y equitativo funcionalmente, también presenta mayores valores de dispersión funcional, aunque no difirió con el bosque de *Schizolobium-Miconia* para el índice FEve (Tabla 6). Mientras que los bosques de *Schizolobium-Miconia* y *Guazuma* no varían con respecto a FRic, FDis y FEve.

Tabla 6. Comparación de medias de índices de diversidad funcional con LSD de Fisher por tipo de bosque para 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica. Separación de medias con la significancia estadística (*p<0.05) identificado con letra. Valores de F y p significativos correspondiente al análisis de varianza ANDEVA están resaltadas en negro.

Índices de DF	<i>Schizolobium-Miconia</i> (n=18)		<i>Semialarium-Lonchocarpus</i> (n=17)		<i>Guazuma</i> (n=16)		F	p
	Media	Letra	Media	Letra	Media	Letra		
FRic	1.06 ± 0.19	B	2.93 ± 0.35	A	1.19 ± 0.50	B	10.92	0.0001
FEve	0.57 ± 0.08	AB	0.69 ± 0.05	A	0.47 ± 0.05	B	4.64	0.0145
FDis	1.06 ± 0.12	B	1.50 ± 0.08	A	0.85 ± 0.10	B	13.00	0.0001
FDiv	0.73 ± 0.03	A	0.73 ± 0.06	A	0.69 ± 0.07	A	0.17	0.8458

1.6.3 Relación de medias ponderadas (CWM) e índices de diversidad funcional por edad de abandono

Se observó únicamente dos relaciones de atributos funcionales de los bosques con la edad de abandono. Tanto CWM GC como la capacidad de rebrote (Re) presentaron una relación negativa con la edad de abandono ($p=0.0025$, $R^2=0.08$ y $p=0.0384$, $R^2=0.43$, respectivamente). Es decir, existe una tendencia de menor ocupación de especies con capacidad de rebrote en las edades de abandono más avanzadas, al igual que la media ponderada de grosor de corteza, la cual disminuye a medida que avanza la edad de abandono.

En el caso de los índices de diversidad funcional, únicamente el índice de riqueza funcional (FRic) mostró una relación positiva con respecto a la edad de abandono ($p=0.0239$, $R^2=0.37$) (Figura 3). Sin embargo, es notable que existe diferencia entre los valores de FRic en los tres tipos de bosques, mostrando una tendencia de mayores valores de FRic por el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*, mientras que la riqueza de los dos bosques restantes es menor.

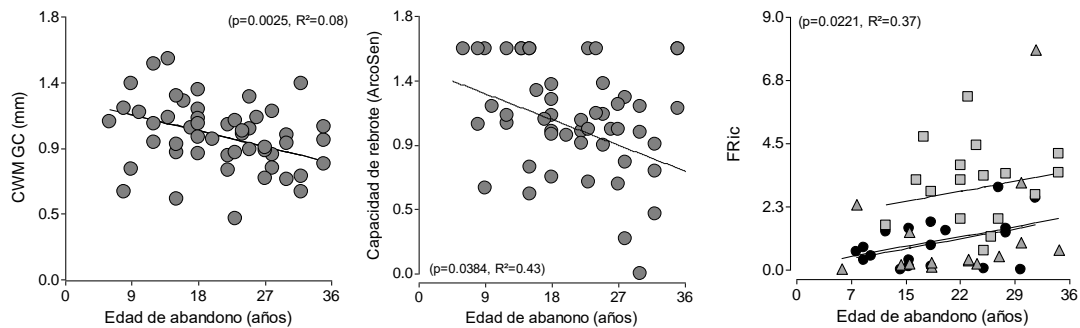


Figura 3. Regresiones entre los valores de rasgos de grosor de corteza (CWM), capacidad de rebrote (Re; datos transformados ArcoSen) y FRic con la edad de abandono en 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica. Círculos: bosque de *Schizolobium-Miconia*; cuadrados: bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*; triángulos: bosque de *Guazuma*.

1.6.4 Resistencia potencial a incendio

Regresiones entre los rasgos ligados a la resistencia de incendios muestran que el CWM GC y CWM GEM (Figura 4) presentan una relación cuadrática significativa ($p=0.0001$, $R^2=0.27$). Al comparar CWM To con CWM GC, CWM GEM y Re, se observa que una relación positiva significativa entre la tolerancia a incendios con gravedad específica de madera ($p>0.0001$, $R^2=0.62$) y la capacidad de rebrote ($p<0.0001$, $R=0.43$), mientras que la relación de grosor de corteza con el rasgo de tolerancia a incendio es negativa ($p=0.0001$, $R^2=0.29$).

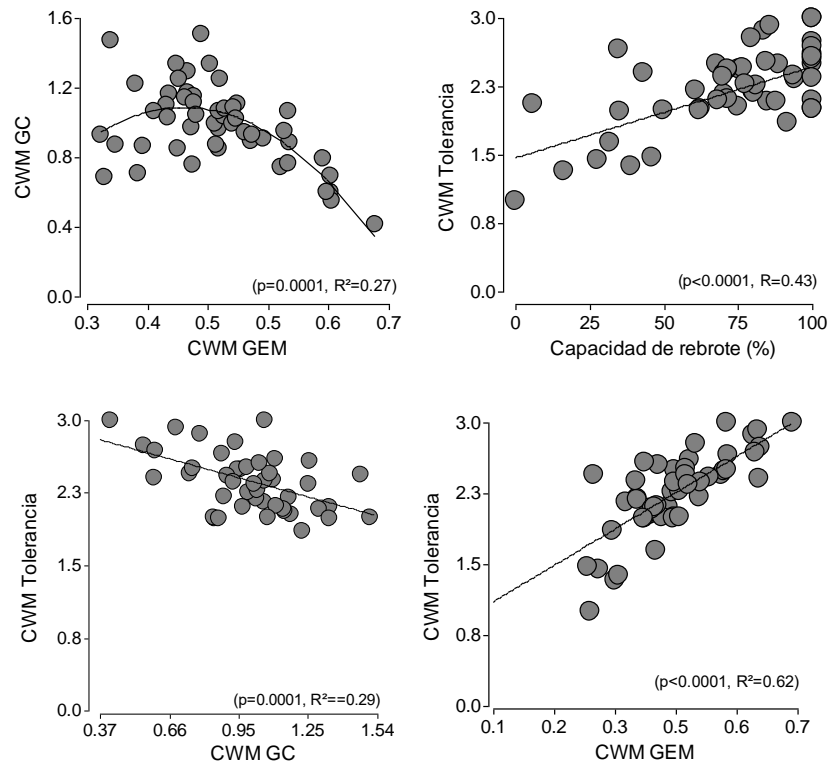


Figura 4. Análisis de regresión del rasgo (CWM) de tolerancia a incendio por los rasgos (CWM) de grosor de corteza, gravedad específica de madera y capacidad de rebrote y análisis de regresión entre el rasgo (CWM) de grosor de corteza con gravedad específica de madera en 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica. Círculos: bosque de *Schizolobium-Miconia*; cuadrados: bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*; triángulos: bosque de *Guazuma*.

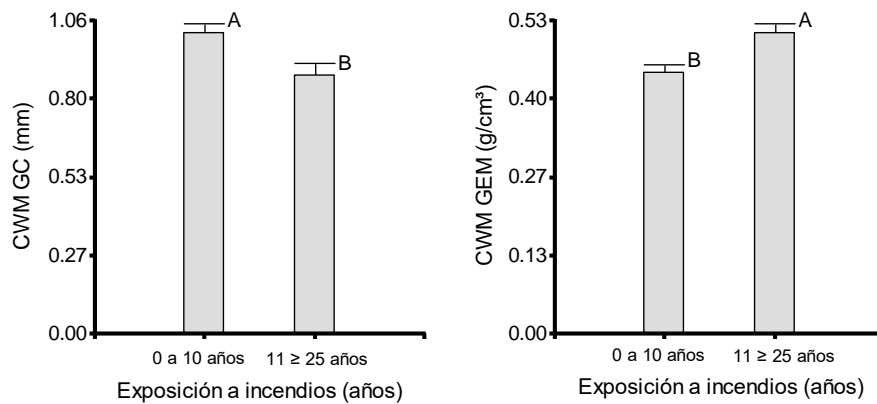


Figura 5. Comparación de medias para la identificación de diferencias entre las categorías de periodo de incendios por los rasgos (CWM) de grosor de corteza y gravedad específica de madera en 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica.

El análisis de ANDEVA evidencia diferencias significativas entre el rasgo de gravedad específica de madera ($F=7.33$, $p=0.0093$) y el grosor de corteza ($F=7.04$, $p=0.0107$) entre las dos categorías de exposición a incendios. La comparación de medias evidencia un mayor desarrollo de grosor de corteza en las parcelas con exposición a incendios entre 0 a 10 años, mientras que este valor disminuye significativamente a medida que aumentan los años de exposición a incendios entre 11 y más de 25 años (Figura 5). Caso contrario ocurre al comparar las medias de los valores del rasgo de gravedad específica de madera, cuyos valores bajos se observan en las parcelas con exposición a incendios entre 0 a 10 años, presentando un aumento significativo conforme incrementa la exposición de incendios entre 11 y más de 25 años.

Al comparar los resultados obtenidos entre los rasgos de grosor de corteza y gravedad específica de madera con respecto a la tolerancia de incendios, se determina relación positiva de gravedad específica de madera en comparación con grosor de corteza, por lo que se puede considerar el rasgo de gravedad específica de madera como un buen indicador de resistencia potencial de incendios para el presente estudio. Además, existe una relación positiva de la capacidad de rebrote con el rasgo de tolerancia a incendio, por lo que puede interpretarse como un buen indicador de adaptación y resistencia potencial a incendio.

1.6.5 Interacciones entre factores ambientales y valores de rasgos funcionales

El análisis de componentes principales explicó un 63.7% de la variación de los datos con los componentes CP1 y CP2. El CP1 (41.9%) permite visualizar un espectro de los bosques con diferentes combinaciones de estrategias ecológicas según sus atributos funcionales. Los valores positivos del PC1 indican bosques con dominancia de especies de hojas densas grandes, compuestas de largos pecíolos y alto CFMS, altos valores de CNF y bajos valores de AEF, relacionados con mayor producción de semillas grandes. En el caso del espectro del CP 2 (21.8%), se visualiza bosques dominados por especies con alta GEM y CPMS y hojas y corteza delgadas con dispersión de semillas por medio abiótico (ACP, Tabla 7, Figura 6).

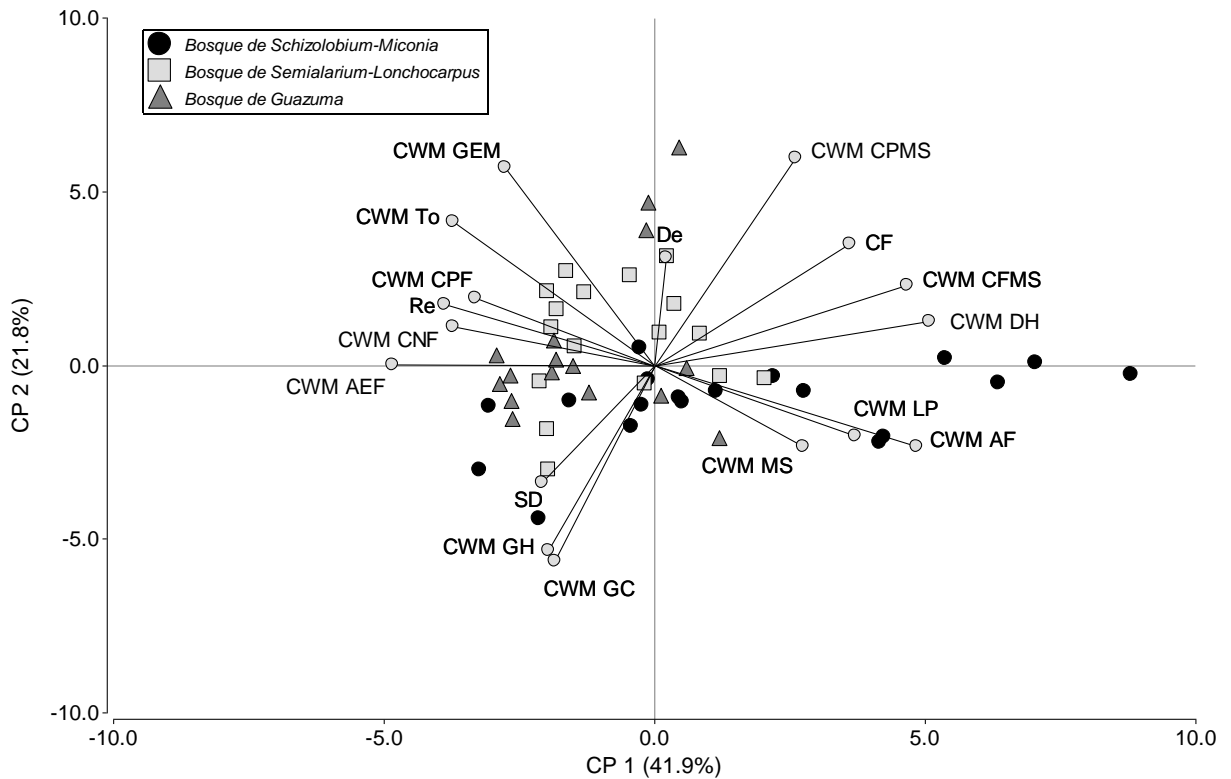


Figura 6. Análisis de componentes principales (PCA) de 13 CWM de rasgos funcionales y 4 rasgos cualitativos en 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica. AF=Área foliar, AEF=Área específica foliar, GH=Grosor de hoja, LP= Longitud de pecíolo, CFMS= Contenido de materia seca foliar, CPMS= Contenido de materia seca de pecíolo, GC=Grosor de corteza, GEM= Gravedad específica de madera, CPF=Contenido de fósforo foliar, CNF=Contenido de nitrógeno foliar, DH=Densidad de hoja, To=Tolerancia a incendios, MS=Masa de semillas, CF=Composición foliar (hoja compuesta), SD=Síndrome de dispersión de semilla (biótico), Re=Capacidad de rebrote y De=Deciduosidad.

Tabla 7. Autovectores del PCA de los rasgos funcionales de 13 CWM de rasgos funcionales y 4 rasgos cualitativos.

Variables	CP1 (41.9%)	CP2 (21.8%)
CWM AF	0.34	-0.16
CWM AEF	-0.34	0.00
CWM GH	-0.14	-0.37
CWM LP	0.26	-0.14
CWM CFMS	0.32	0.16
CWM CPMS	0.18	0.41
CWM GC	-0.13	-0.39
CWM GEM	-0.19	0.40
CWM CPF	-0.23	0.13
CWM CNF	-0.26	0.08

CWM DH	0.35	0.09
CWM To	-0.26	0.29
CWM MS	0.19	-0.16
CF	0.25	0.24
SD	-0.14	-0.23
Re	-0.27	0.12
De	0.02	0.22

El análisis de regresión entre los valores de P y N foliar identificó relaciones para ambos rasgos (Figura 7). En el caso del rasgo de CWM CPF, presentó relación positiva con P en suelo ($p=0.0474$, $R^2=0.14$), de igual manera, se encontró una relación positiva entre el rasgo de CWM CNF con los valores de N en suelo ($p=0.0114$, $R^2=0.10$).

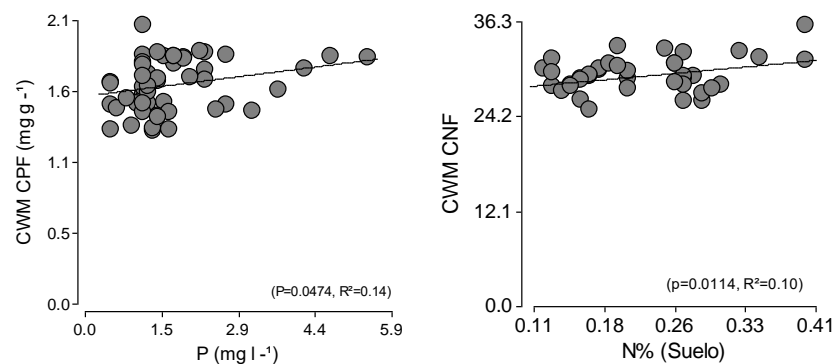


Figura 7. Regresiones lineales entre CWM CPF y CWM CNF con los valores de fósforo y nitrógeno en suelo para las 52 parcelas de la península de Nicoya.

El análisis de Forward Selection, utilizado para identificar las variables para el análisis de partición de la variación (VARPART), seleccionó 18 variables significativas: cuatro variables para la matriz de suelo (acidez, profundidad del suelo, N y C), cuatro variables de historia y uso anterior (posición del bosque sobre la pendiente, cabezas de ganado al iniciar, años de incendios y principal actividad productiva en el pasado), una variable climática de precipitación para la matriz de clima (precipitación del cuatrimestre más frío) y, por último, nueve variables de PCNM (PCNM: 3, 9, 12, 18, 22, 23, 24, 37, 48) para la matriz de variables espaciales.

El análisis de partición de la varianza VARPART explicó el 40% de la variación total de composición funcional (R^2 ajustado), mientras que un 60% (R^2 ajustado residual) de la variación total es inexplicada (Tabla 8). Todas las matrices predictoras fueron significativas en el modelo. El mayor aporte en la variación explicada de los valores de rasgos funcionales fue la matriz de variables espaciales, seguida por las de variables de suelo, historia y uso anterior del suelo y la variable de clima. Sin embargo, al controlar el efecto de las demás matrices (“efecto puro”), las matrices de variables de historia y uso anterior y de clima no fueron significativas. Este resultado sugiere que las variables espaciales y las variables suelo están altamente relacionadas con los atributos funcionales de los tres tipos de bosques de la península de Nicoya. La matriz de historia

y uso anterior realiza un aporte importante en el conjunto de matrices predictoras, sin embargo, por sí sola no ejerce mayor explicación. Por otra parte, las variables de clima son débiles como predictoras de la composición de rasgos funcionales.

Tabla 8. Matriz predictoras de las variables de suelo, uso anterior, variables climáticas y variables espaciales para los valores de rasgos funcionales en 52 parcelas de la península de Nicoya, Costa Rica.

	Matriz predictoras (variables)	g.l.	R ² Ajustado	R ² Ajustado (%)	F	Pr(>F)
Efecto general	Suelo	4	0.210	21.00	4.38	0.005
	Historia y uso anterior	4	0.120	12.00	2.69	0.005
	Clima	1	0.040	4.00	3.25	0.017
	Variables espaciales	9	0.290	29.00	3.29	0.005
Modelo	Todas	18	0.400	40.00	2.96	0.005
Efecto puro	Suelo	4	0.080	8.00	2.42	0.005
	Historia y uso anterior	4	0.010	1.00	1.08	0.320
	Clima	1	0.010	1.00	1.60	0.150
	Variables espaciales	9	0.080	9.00	1.69	0.015
Residual			0.530	60.00		

1.7 Discusión

Los resultados demuestran que los bosques secundarios de la península de Nicoya están desarrollando características que les permite adaptarse a las condiciones locales. Es decir, las especies que constituyen estos bosques están desarrollando estrategias funcionales frente a los diferentes filtros ambientales (Wright *et al.* 2007). Esto permitió caracterizar las propiedades funcionales y estrategias ecológicas de los bosques secundarios dentro del paisaje para el área de estudio.

1.7.1 Correlaciones entre medias ponderadas de rasgos funcionales

Como parte de los primeros hallazgos, se identifica correlaciones importantes entre los rasgos analizados. Por ejemplo, en el caso de CWM AF, se observó una correlación positiva alta con CWM LP y negativa con CWM GEM. La correlación positiva de AF y LP puede explicarse debido a la demanda de estructuras de soporte por parte de hojas de gran tamaño, así como el aporte en la de captura eficiente de luz (Niinemets *et al.* 2007; Lohbeck *et al.* 2015). Esta relación ha sido observada en bosques secundarios húmedos tropical cuyos valores altos de estos dos rasgos son asociados con estrategias adquisitivas de las plantas (Lohbeck *et al.* 2015). Mientras que la correlación negativa de AF y GEM ha sido observada por varios autores y se asocia con la estrategia de abastecimiento de agua de las especies (Wright *et al.* 2007), el vínculo negativo de LP con GEM puede ser el efecto de la relación de hojas grandes que demandan mayor tamaño de pecíolo. Es decir, especies con hojas y pecíolos más grandes tienden

a un crecimiento volumétrico más rápido, por lo que desarrollan menor gravedad específica de madera como parte de una estrategia integral de adaptación de las plantas (Chave *et al.* 2009).

En el caso de la correlación positiva entre CWM DH con CWM CFMS y CWM CPMS, se debe al desarrollo de hojas densas con estructuras celulares más gruesas y con mayor biomasa interna (Vile *et al.* 2005; Kitajima *et al.* 2012). Los valores altos de estos rasgos son considerados como parte de estrategias conservativas de las plantas (Lohbeck *et al.* 2015) y se relacionan con la vida útil de la hoja, la resistencia a daños y tolerancia a sequía (Kursar *et al.* 2009; Kitajima *et al.* 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). La correlación negativa entre CWM AEF con CWM CFMS y CWM DH se debe probablemente a que CWM CFMS está negativamente correlacionado con la tasa de crecimiento relativo potencial de la planta y positivamente con la longevidad de la hoja (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). En cuanto al rasgo de CWM GEM, únicamente presentó correlación positiva alta con CWM To, esto puede explicarse por la necesidad de madera como una estrategia de protección de la planta ante las adversidades del entorno, en este caso, bajo la influencia de incendios (Chave *et al.* 2009; Brando *et al.* 2012).

1.7.2 Efecto de la edad del bosque en los atributos funcionales

La edad del bosque es un factor importante en la dinámica de las características funcionales generales de los bosques secundarios a lo largo de una sucesión (Boukili y Chazdon 2016). Estas características permiten realizar algunas predicciones con respecto a los mecanismos ecológicos de respuestas de los rasgos funcionales a lo largo de una sucesión (Lohbeck *et al.* 2013; Lohbeck *et al.* 2015; Boukili y Chazdon 2016). Dada la dominancia de especies típicas de bosques secos tropicales identificados para los bosques húmedos de la zona de estudio, la hipótesis estaba fundamentada en el cambio transicional de las características ecológicas sobre el gradiente conservativo-adquisitivo de las especies dominantes, sin embargo, esta hipótesis no fue sostenida con los resultados. Esto puede atribuirse a que los datos de las parcelas no corresponden a una cronosecuencia bien definida (Johnson y Miyanishi 2008), sino más bien a diferentes procesos de recuperación con distintas fuentes de semillas y perturbación antrópica (Granda Moser *et al.* 2015), lo que algunos autores describen como proceso idiosincrático (Chazdon *et al.* 2007). Por lo tanto, la edad de abandono no fue un buen predictor de cambios de los rasgos funcionales en los bosques para este estudio.

A pesar de ello, se encontraron algunas tendencias importantes claves relacionadas con la edad del bosque. El índice FRic de diversidad funcional aumentó con la edad de abandono, cumpliendo con la hipótesis únicamente para este índice de diversidad funcional. Es necesario reconocer que este resultado debe ser interpretado con cautela, ya que este índice puede presentar correlación positiva con los valores de diversidad taxonómica alfa (Finegan *et al.* 2015), por lo que el resultado observado puede ser una interpretación de los valores de riqueza de especies, ejemplo de ello es el caso del bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* que presentó mayor riqueza funcional y corresponde a la mayor diversidad taxonómica detectada para los tres bosques (Granda Moser *et al.* 2015).

Otra relación importante con la edad de abandono fue la disminución de los valores de media ponderada de la comunidad de grosor de corteza y el rasgo de capacidad de rebrote. Ambos resultados evidencian un recambio de especies en las edades de abandono más avanzadas con respecto a estos dos rasgos. La disminución de la capacidad de rebrote en los bosques secundarios ha sido observada y atribuida a la senescencia natural de los individuos establecidos por rebrote. En el caso de este estudio, esto puede ser atribuido al desgaste fisiológico de las plantas bajo recurrentes incendios, que a su vez, pueden ser reemplazadas por especies con menor capacidad de rebrote, cuya transición puede ser favorecida en ausencia de perturbación como los incendios (Kammesheidt 1998). La disminución del grosor de corteza en las edades de abandono más avanzadas puede relacionarse al remplazado de especies con menor tasa de supervivencia bajo repetidos incendios por especies que desarrollan otras estrategias más efectivas a la tolerancia, como por ejemplo, mayor gravedad específica de madera (Brando *et al.* 2012).

1.7.3 Estrategias adquisitivas y conservativas de los bosques secundarios

Al comparar los rasgos funcionales de los tres tipos de bosques, se observa una sobreposición de características en función de las estrategias ecológicas adquisitivas-conservativas, lo que evidencia que los bosques secundarios del área de estudio presentan un proceso transicional de bosques secos y bosques húmedos. En el caso del bosque de *Schizolobium-Miconia*, las propiedades funcionales sugieren que se encuentran especies adaptadas a competencia por la luz y de rápido crecimiento (ver Anexo 2), debido a que tienen valores altos de CWM AF y CWM LP y bajos de CWM GEM, dicho bosque puede ser relacionado con estrategias ecológicas adquisitivas (Niinemets *et al.* 2007; Lohbeck *et al.* 2015). Pese a ello, dicho bosque presenta valores bajos de CWM AEF, lo que puede interpretarse como una estrategia de supervivencia que les permite a las plantas adaptarse a las condiciones ambientales como limitaciones de nutrientes o estrés hídrico (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Este resultado, a su vez, puede estar influenciado por una relación filogenética de las especies, ya que muchas de las especies dominantes del presente estudio corresponden al grupo de las fabáceas (Granda Moser *et al.* 2015), especies que se caracterizaron por presentar hojas densas, compuestas y caduca, que en muchos de los casos, estas características se asocian a bajos valores de AEF (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

En el caso de los bosques de *Semialarium-Lonchocarpus* y *Guazuma*, se encuentra dominado por especies que, por sus valores de rasgos, son interpretadas como de crecimiento lento que se caracterizan principalmente por tener mayor tasa de supervivencia a las adversidades de clima y condiciones locales (Chave *et al.* 2009). Ambos bosques presentan valores bajos de CWM AF y CWM LP y valores altos de CWM GEM, por lo que permite asociarlos con estrategias conservativas (Lohbeck *et al.* 2015).

1.7.4 Estrategias de adaptación de los bosques secundarios

Con lo anterior, es notable que los tres tipos de bosques presentan diferentes mecanismos de adaptación a las condiciones ambientales locales. Entre las adaptaciones, se observa la dominancia de especies deciduas. Esta adaptación es importante para el área de estudio, ya que existen limitaciones del recurso hídrico y presenta una estacionalidad bien marcada. Esta adaptación favorece la resistencia de las especies ante problemas de desecación de las hojas por efecto de la estacionalidad, así como en eventos grandes de sequías (Poorter y Markesteijn 2008). El rasgo de deceduosidad se relaciona con las estrategias ecológicas de tipo conservativa (Lohbeck *et al.* 2013; Lohbeck *et al.* 2015) y es una característica presente en los tres tipos de bosques, aunque existe un número bajo de especies siempre verdes típicas en el bosque de *Schizolobium-Miconia*.

Otra de las adaptaciones observada son las diferentes estrategias de dispersión de semillas. Por un lado, se tiene en los bosques de *Guazuma* y *Schizolobium-Miconia*, una estrategia relacionada con mayor producción de semillas grandes que son dispersadas por animales, principalmente por ganado (Powers *et al.* 2009; Granda Moser *et al.* 2015). Esta característica se relaciona con estrategias reproductivas de los bosques húmedos (Howe y Smallwood 1982). Mientras que el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* presenta mayor dispersión por medio abiótico principalmente son dispersas por el viento, característica típica de bosques secos (Howe y Smallwood 1982; Vieira y Scariot 2006). Esta diferenciación de estrategias puede ser determinante ante procesos de perturbación, principalmente por la incidencia de incendios, ya que generaría diferencias en los procesos de colonización, donde la dispersión abiótica puede ser más favorecida que la dispersión biótica, principalmente por la ausencia de dispersores (Poorter *et al.* 2014).

La capacidad de rebrotar es otra estrategia de adaptación importante dentro de los bosques secundarios que se encuentran expuestos a incendios (Kammesheidt 1998; Vieira y Scariot 2006; Poorter *et al.* 2010; Poorter *et al.* 2014). En el caso de los bosques *Semialarium-Lonchocarpus* y *Guazuma* son más propenso a rebrotar que los bosques de *Schizolobium-Miconia*, por lo que dicho bosque evidencia una desventaja ante escenarios de fuego. Existen estudios en bosques tropicales que identifican a las especies pioneras de rápido crecimiento como no rebrotadoras bajo escenarios de incendios en los primeros años de la sucesión (Kammesheidt 1998; Poorter *et al.* 2010). Sin embargo, especies con baja capacidad de rebrote pueden generar estrategia de dispersión de semillas que pueden ser favorecidas por una mayor germinación (Vieira y Scariot 2006; Poorter *et al.* 2014). Tal como sucede en el bosque de *Schizolobium-Miconia*, donde existe un grupo de especies dominantes que se favorecen por la dispersión por viento, lo cual podría ser una estrategia de adaptación importante que permitiría a este grupo de especies competir en la recolonización de sitios contra especies con capacidad de rebrote.

Un rasgo importante de protección de la planta ante disturbio de fuego es el grosor de corteza. Existen numerosos estudios que atribuyen a este rasgo como uno de las principales

adaptaciones de los bosques con exposición a incendios (Hoffmann *et al.* 2003; Pausas *et al.* 2004; Brando *et al.* 2012; Poorter *et al.* 2014; Pausas 2015). La hipótesis de tolerancia a incendio estaba enmarcada bajo dicha expectativa, sin embargo, los datos demuestran que el grosor de corteza es un predictor débil de resistencia potencial a incendios para este estudio, ya que al comparar los resultados entre los rasgos de grosor de corteza y gravedad específica de madera con respecto a la tolerancia de incendios, se determina una relación positiva de gravedad específica de madera con la tolerancia de incendios en comparación del grosor de corteza.

Al comparar el comportamiento de la media ponderada de grosor de corteza, no se observa diferencias significativas por tipo de bosques. Sin embargo, los valores de grosor de corteza son mayores en los primeros años después del abandono y disminuyen conforme avanza la edad de abandono, de igual manera, este rasgo es mayor en las parcelas que estuvieron expuestas de cero hasta diez años de incendios y disminuyen significativamente en las parcelas donde la exposición de incendios fue mayor. Este hallazgo es importante ya que se identifica que diez años de exposición a fuego pueden inferir en los atributos funcionales de protección de las especies para el área de estudio. Es decir que, dicho periodo puede ser propulsor de cambios importantes en la dominancia de especies en los bosques secundarios bajo recurrente escenarios de fuego (Brando *et al.* 2012).

Con todo lo anterior, se observa que el rasgo de grosor de corteza es importante dentro de las primeras fases de los bosques secundarios. Esto puede atribuirse a la presencia de especies pioneras que pueden desarrollar mayor grosor de corteza como estrategia de protección de sus débiles tallos (baja gravedad específica de madera) a las adversidades del sitio como incendios, patógenos, herbivoría (Poorter *et al.* 2014) o en este caso, la constante introducción de ganado (Granda Moser *et al.* 2015). Mientras que a medida se desarrolla mayor estructuración en los bosque en el tiempo (edad de abandono), esta característica se ve disminuida de manera significativa, esto puede ser explicado por mortandad de individuos expuestos a recurrentes incendios o por la colonización (dispersión de semillas, rebrote) de especies que desarrollan otras estrategias, como mayor gravedad específica de madera, que les permite adaptarse de mejor manera a las condiciones ambientales del sitio como los incendios a lo largo de la sucesión (Chave *et al.* 2009; Brando *et al.* 2012; Poorter *et al.* 2014).

Esto evidencia que el factor fuego es un factor selectivo que incide significativamente en los procesos de restauración en el caso de potreros en abandono del área de estudio, ya que define los atributos funcionales de las especies dominantes dentro del bosque en el caso de los rasgos de tallo (Vieira y Scariot 2006; Chazdon *et al.* 2007; Brando *et al.* 2012). En vista a lo anterior, se puede inferir que existe mayor vulnerabilidad por parte del bosque de *Schizolobium-Miconia* ante escenarios o amenazas de incendio. Debido a que sus características funcionales evidencian menor tolerancia a incendios, menor capacidad de rebrote y menor gravedad específica de madera como medida de adaptación ante escenarios de fuego. Mientras que los bosques de *Guazuma* y *Semialarium-Lonchocarpus* presentan mayor resistencia potencial a

incendios debido a la dominancia de especies con mayores valores de gravedad específica de madera y mayor capacidad de rebrote.

1.7.5 Relación de rasgos funcionales con variables ambientales

Los resultados de la partición de varianza evidencian que la matriz espacial, las variables de suelo y la historia y el uso anterior del suelo están altamente relacionados con las propiedades funcionales de los bosques del área de estudio. Mientras que las variables de clima aportan poco como predictor de la composición de rasgos funcionales. Esto sugiere que las propiedades funcionales de los bosques dependen, en gran medida, de las condiciones espaciales que permitieron su establecimiento en los potreros abandonados. Estas condiciones espaciales pueden ser entendidas como condiciones locales de fuentes de semillas. Es decir, que existe un importante aporte de la disponibilidad de fuentes semillas a diferentes escalas espaciales que favoreció la recolonización de especies. Hay fuentes de semillas que pueden ser dispersadas a menores distancias por viento, fauna o ganado (Granda Moser *et al.* 2015); mientras que existen dispersores de mayor distancia como el humano, que pudieron favorecer la dispersión y selección de especies que se establecieron en los bosques, ejemplo de ello, es la presencia de melina y teca dentro de los bosques secundarios.

De igual manera, la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la intensidad del uso del suelo en la ganadería y la frecuencia de incendios son elementos importantes que pueden ser asociados con los factores espaciales, los cuales han sido mencionadas por otros autores como factores que inciden en la recuperación vegetal principalmente en áreas intervenidas (Chazdon 2003; Chazdon *et al.* 2007; Chazdon 2008). Las variables climáticas como efecto individual aportaron en menor medida a la explicación de las propiedades funcionales de los bosques, sin embargo, existe un aporte relacionado con la disponibilidad de lluvia, que, en conjunto con todas las variables mencionadas anteriormente, pueden contribuir a la composición funcional de los bosques, principalmente porque existe una estacionalidad marcada en el área de estudio.

Otro hallazgo importante fue la relación observada entre los rasgos de fósforo y nitrógeno foliar con los valores de nitrógeno y fósforo en suelo. Esto demuestra que existe un vínculo positivo entre los valores de P y N en hojas con disponibilidad de dichos nutrientes en el suelo sostenido por diferentes autores (Wright *et al.* 2001; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Sin embargo, es importante reconocer que existe diferenciación en la disponibilidad de nutrientes de nitrógeno y fósforo en las parcelas de estudio, que corresponde muy bien con los nutrientes foliares evaluados. Por ejemplo, el fósforo en suelo es mayor en parcelas del bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* en comparación con los bosques de *Schizolobium-Miconia* y *Guazuma* (Granda Moser *et al.* 2015), el mismo bosque presenta mayores valores de CWM CPF y se diferencia principalmente de *Schizolobium-Miconia*. A pesar de ello, los valores obtenidos de los nutrientes foliares son relativamente bajos en comparación con otros estudios de bosques secos tropicales (Rentería *et al.* 2005), esto puede deberse al grado de intensidad de uso suelo y

aplicación de fuego como manejo de pastizales anterior a la formación de los bosques secundarios, que puede afectar la disponibilidad de nutrientes y que su recuperación sea lenta (Chazdon 2003). A su vez, existen condiciones ambientales y ecológicas que pueden estar incidiendo en la incorporación de nutrientes al suelo y la absorción de nutrientes por las plantas (Crews 1999).

1.7.6 Diversidad funcional en los bosques secundarios

Las diferentes fuentes de formación de los bosques secundarios en la península marcan una divergencia entre los rasgos funcionales, principalmente entre el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* con respecto a los bosques de *Schizolobium-Miconia* y *Guazuma*. Esto puede ser interpretado a través de los índices de diversidad funcional. Por ejemplo, el bosque de *Semialarium-Lonchocarpus* presenta mayor riqueza funcional que se incrementa a medida aumenta la edad de abandono, así mismo, presenta mayor equitatividad funcional y dispersión funcional con respecto a los bosques de *Schizolobium-Miconia* y *Guazuma*. Mientras que los bosques de *Schizolobium-Miconia* y *Guazuma* presentan menor riqueza funcional, además, la equitatividad y la dispersión funcional son moderadas. Esta baja diversidad y dominancia de las características funcionales para estos dos bosques puede ser el resultado de las actividades antrópicas como intervención de ganado y fuego que no permiten mayor dinámica de sus atributos funcionales; en el caso de estos dos tipos de bosques, fue evidente mayor perturbación por introducción de ganado durante los muestreos a diferencia del bosque de *Semialarium-Lonchocarpus*. Son evidentes los altos niveles de divergencia funcional para los tres tipos de bosques, lo cual muestra un alto grado de diferenciación de nichos entre especies dentro de las comunidades, es decir, que las especies dominantes de los tres tipos de bosques son muy disímiles y débilmente pueden competir entre ellas (Mouchet *et al.* 2010).

Todo esto demuestra que existe una prevalencia de rasgos especializados por las diferentes comunidades con las condiciones ambientales locales (Sterck *et al.* 2011). Es decir, que cada tipo de bosque ha desarrollado un mecanismo de respuesta que favorece su desarrollo a lo largo del paisaje. Sin embargo, hay que recalcar que la dinámica ambiental establecida dentro de la sucesión puede enfrentar cambios en el tiempo, por ejemplo las altas temperaturas e incremento de fenómenos de sequías por efecto del cambio climático (Harris *et al.* 2006; Brando *et al.* 2012). Debido a sus adaptaciones funcionales foliares y de tallo, los bosques pueden presentar una resistencia a estos fenómenos, pero la constante amenaza antrópica de incendios puede alterar dicha dinámica por cambios no esperados en la dominancia de las características funcionales a lo largo del paisaje. Por lo tanto, es necesario realizar mayores esfuerzos de manejo por parte de las autoridades para conservar la diversidad funcional recuperada en los bosques secundarios para el caso del área de estudio.

1.8 Conclusión

Con todo lo anterior es notorio que existen combinaciones de estrategias ecológicas para los tres tipos de bosques restaurados y que la sucesión está influenciada por factores típicos de los paisajes agropecuarios intervenidos. Estos factores espaciales pueden relacionarse con facilidades de dispersión o disponibilidad de semillas cercas de las áreas abandonadas; las cuales, junto con las variables de suelo, han determinado las propiedades funcionales de los bosques actuales. Al igual que las variables espaciales y de suelo, las variables de uso anterior como la intensidad de la actividad ganadera y el manejo de pastizales, han contribuido en la explicación de las propiedades funcionales de los bosques secundarios restaurados para el área de estudio.

Se logró identificar un aumento de la riqueza funcional conforme incrementa la edad de abandono, así como una disminución de la estructura de protección de la planta de grosor de corteza y rasgos regenerativos de capacidad de rebrote con la edad de abandono. A pesar de que no se logra identificar relaciones con la mayoría de los rasgos funcionales evaluados con la edad de abandono, esto no indica que la edad de abandono no esté influyendo dentro de la dinámica de las propiedades funcionales de los bosques, ya que existen estudios que sí explican relaciones importantes a lo largo de la sucesión (Lohbeck *et al.* 2013; Buzzard *et al.* 2015; Lohbeck *et al.* 2015; Boukili y Chazdon 2016). Por lo que se sugiere continuar estudios considerando el efecto de la edad sobre la dinámica de los bosques secundarios, teniendo como referencia este estudio.

Los resultados sugieren que los bosques están desarrollando estrategias a nivel de rasgos de tallos y rasgos regenerativos que le permiten adaptarse a la incidencia de incendios, también se identifica que 10 años de recurrente exposición a incendios puede generar cambios importantes con respecto a los mecanismos de protección de la planta. Se identifica vulnerabilidad a incendios de un bosque en particular, por lo que se debe tener en cuenta acciones de manejo que permitan mayor protección sobre la diversidad funcional recuperada para el área de estudio, ante este fenómeno.

Es importante reconocer que el abandono de potreros favoreció la ganancia de cobertura boscosa en la península de Nicoya (Arroyo-Mora *et al.* 2005), y que el aporte de los trabajos realizados en la zona explican la dinámica de los procesos de restauración (Granda Moser *et al.* 2015). Los resultados amplían el conocimiento sobre la dinámica funcional de la restauración para el sitio de estudio. Además, de brindar pautas que pueden ser útiles para los tomadores de decisiones en aspectos de manejo y conservación de los ecosistemas. Por lo tanto, es necesario realizar mejores y mayores esfuerzos que eviten la pérdida de la diversidad funcional de los bosques secundarios, además de incrementar esfuerzos por entender la dinámica ecológica entre los tipos de bosques, ya que la competencia por recursos diferenciados y las interacciones antrópicas pueden generar cambios en la dominancia de las características funcionales de los tres tipos de bosques secundarios.

1.9 Agradecimientos

Agradecemos el apoyo financiero del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) para el desarrollo de esta investigación; al SINAC por la facilitación de trámites de colecta e investigación científica en el Área de Conservación Tempisque; también todo el apoyo del personal del Parque Barra Honda por el acompañamiento en la colecta de muestras vegetales; a la Universidad Nacional de Educación a Distancia de Costa Rica, sede Cañas por la facilitación de equipo e instalaciones para la fase de laboratorio. Agradecemos al Centro Agrícola Cantonal de Hojancha CACH, principalmente el apoyo de su personal técnico, Ademar Molina, por el acompañamiento en toda la fase de campo de esta investigación. Por último, agradecemos a la Cátedra de Ecología del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE por el acompañamiento a lo largo de toda la investigación.

1.10 Bibliografía

- Arroyo-Mora, JP; Sánchez-Azofeifa, GA; Rivard, B; Calvo, JC; Janzen, DH. 2005. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106:27-39.
- Bertsch, F; Alvarado, A; Henriquez, C; Mata, R; Hall, CA. 2000. Properties, geographic distribution, and management of major soil orders of Costa Rica. *Quantifying sustainable development: The future of tropical economies*. Academic Press, San Diego CA:265-294.
- Boukili, VK; Chazdon, RL. 2016. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, evolution and systematics*:
- Brando, PM; Nepstad, DC; Balch, JK; Bolker, B; Christman, MC; Coe, M; Putz, FE. 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biology* 18:630-641.
- Buzzard, V; Hulshof, CM; Birt, T; Violle, C; Enquist, BJ. 2015. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*:
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA. 2011a. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie técnica, Informe técnico 384:
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA; Díaz, S. 2011b. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 23:233-237.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H; Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51:335-380.
- Crews, TE. 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. *Biogeochemistry* 46:1-3:233-246.

- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters* 124:351-366.
- Chazdon, RL. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, evolution and systematics* 61:51-71.
- Chazdon, RL; Letcher, SG; van Breugel, M; Martinez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:1478:273-89. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17255036>
- Chazdon, RL. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:5882:1458-1460.
- Di Rienzo, J; Pla, L; Di Rienzo, M; Vílchez, S; Casanoves, F. 2010. Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Revista Latinoamericana de conservación* 11:73-75. Disponible en <https://sites.google.com/site/qecosite/>
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Available from <http://www.infostat.com.ar> (25 May 2015). Consultado 11 May 2015.
- Díaz, S; Lavorel, S; Chapin, FS; Tecco, PA; Gurvich, DE; Grigulis, K. 2007. Functional Diversity—at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*:81-91.
- Dray, S; Legendre, P; Peres-Neto, PR. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological modelling* 196:3:483-493.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 113:119-124.
- Finegan, B; Nasi, R. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington, DC:153-197.
- Finegan, B; Peña-Claros, M; Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernandez, F. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103:1:191-201.
- Flynn, S; Turner, R; Stuppy, W. 2016. Royal Botanic Gardens, Kew. Seed Information Database. Disponible en <http://data.kew.org/sid>
- Garnier, E; Cortez, J; Billès, G; Navas, M-L; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:9:2630-2637.
- Granda Moser, V; Finegan, B; Ramos Bendaña, ZS; Detlefsen, G; Molina, A. 2015. Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica: Composición, diversidad y especies maderables. *Serie técnica, CATIE* 78:56.
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:6:902-910.

- Guariguata, MR; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management* 148:185-206.
- Harris, JA; Hobbs, RJ; Higgs, E; Aronson, J. 2006. Ecological restoration and global climate change. *Restoration Ecology* 14:170-176.
- Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A; Richardson, K. 2005. Worldclim: Global climate data. Disponible en <http://www.worldclim.org>
- Hoffmann, WA; Orthen, B; Nascimento, PKVd. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17:720-726.
- Holdridge, LR. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. 5 reimpression ed. San José, Costa Rica, IICA.
- Howe, HF; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics* 13:201-228.
- IMN (Instituto Meteorológico Nacional, CR. 2015. Atlas climatológico de Costa Rica. Consultado 16/11/2015. Disponible en <http://www.imn.ac.cr>
- Jackson, JF; Adams, DC; Jackson, UB. 1999. Allometry of constitutive defense: a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *The American Naturalist* 153:614-632.
- Janzen, DH. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri botanical garden*:105-116.
- Johnson, EA; Miyanishi, K. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology letters* 11:419-431.
- Kammesheidt, L. 1998. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology* 139:155-165.
- Kitajima, K; Llorens, AM; Stefanescu, C; Timchenko, MV; Lucas, PW; Wright, SJ. 2012. How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytologist* 195:640-652.
- Kursar, TA; Engelbrecht, BM; Burke, A; Tyree, MT; El Omari, B; Giraldo, JP. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology* 23:93-102.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Lavorel, S; Grigulis, K; McIntyre, S; Williams, NS; Garden, D; Dorrough, J; Berman, S; Quéfier, F; Thébault, A; Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology* 22:134-147.
- Lebrija-Trejos, E; Bongers, F; Pérez-García, EA; Meave, JA. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40:422-431.
- Lohbeck, M; Poorter, L; Lebrija-Trejos, E; Martínez-Ramos, M; Meave, JA; Paz, H; Pérez-García, EA; Romero-Pérez, IE; Tauro, A; Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211-1216.

- Lohbeck, M; Lebrija-Trejos, E; Martínez-Ramos, M; Meave, JA; Poorter, L; Bongers, F. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PloS one* 104:e0123741.
- Mercado, LM; Patiño, S; Domingues, TF; Fyllas, NM; Weedon, GP; Sitch, S; Quesada, CA; Phillips, OL; Aragão, LE; Malhi, Y. 2011. Variations in Amazon forest productivity correlated with foliar nutrients and modelled rates of photosynthetic carbon supply. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 3661582:3316-3329.
- Mouchet, MA; Villegger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 244:867-876.
- Niinemets, Ü; Portsmouth, A; Tena, D; Tobias, M; Matesanz, S; Valladares, F. 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany* 1002:283-303.
- Pausas, JG; Bradstock, RA; Keith, DA; Keeley, JE. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 854:1085-1100.
- Pausas, JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 293:315-327.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; van der Heijden, MGA; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 613:167-234. Disponible en <http://www.publish.csiro.au/paper/BT12225>
- Poorter, L; Markesteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 403:321-331.
- Poorter, L; Kitajima, K; Mercado, P; Chubiña, J; Melgar, I; Prins, HH. 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 919:2613-2627.
- Poorter, L; McNeil, A; Hurtado, VH; Prins, HH; Putz, FE. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry-and moist forest trees. *Functional Ecology* 281:232-242.
- Poos, MS; Walker, SC; Jackson, DA. 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology* 902:341-347.
- Powers, JS; Becknell, JM; Irving, J; Pérez-Aviles, D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest ecology and management* 2586:959-970.
- Rentería, LY; Jaramillo, VJ; Martínez-Yrizar, A; Pérez-Jiménez, A. 2005. Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 194:431-441.

- Salazar, M; Campos, JJ; Villalobos, R; Prins, C; Finegan, B. 2005. Evaluación de la restauración del paisaje en el cantón de Hojancha, Costa Rica.
- Sánchez, PA. 1981. Suelos del trópico: características y manejo. Trad. E Camacho. IICA Biblioteca Venezuela.
- 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.
- Sterck, F; Markesteijn, L; Schieving, F; Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10851:20627-20632.
- Vieira, DL; Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 141:11-20.
- Vile, D; Garnier, E; Shipley, B; Laurent, G; Navas, M-L; Roumet, C; Lavorel, S; Diaz, S; Hodgson, JG; Lloret, F. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 966:1129-1136.
- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 898:2290-2301.
- Williamson, GB; Wiemann, MC. 2010. Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany* 973:519-524.
- Wright, IJ; Reich, P; Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* 154:423-434.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JH; Diemer, M. 2004b. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 4286985:821-827.
- Wright, IJ; Ackerly, DD; Bongers, F; Harms, KE; Ibarra-Manriquez, G; Martinez-Ramos, M; Mazer, SJ; Muller-Landau, HC; Paz, H; Pitman, NC. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany* 995:1003-1015.