

**INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA**

**ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL**

**Proyecto de Investigación**

*Línea base de estudio de la biodiversidad, servicios ambientales y valores para la conservación de bosques secundarios y maduros en el Corredor Biológico Osa*

**INFORME FINAL**

Dr. Edgar Ortiz Malavasi (Coordinador, ITCR)

Dra. Robin L. Chazdon (U. Connecticut, EUA)

M.Sc. Braulio Vílchez Alvarado (ITCR)

Cartago, diciembre 2011



## **AGRADECIMIENTOS**

Este proyecto se llevó a cabo gracias al financiamiento de la Fundación Blue Moon, el Instituto Tecnológico de Costa Rica y la Universidad de Connecticut (Estados Unidos).

Se agradece la colaboración del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Extensión (CATIE), la Universidad de McGill (Canadá) y al Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) por colaborar en distintas fases del proyecto.

Se extiende el agradecimiento a la Organización “Amigos de Osa” y personeros de “Laparíos” por colaborar y facilitar ayuda en la búsqueda de bosques primarios y secundarios donde se realizaron diversos estudios del proyecto, así como proporcionar sus terrenos para investigación.

A los señores Guido Saborío, Manuel Ramírez, Alfonso Méndez, Elvin Campos, Alfonso Durán, a todos los investigadores, ingenieros a cargo, asistentes de campo, estudiantes y demás colaboradores por desarrollar su labor con esmero y dedicación y permitir obtener resultados contundentes del proyecto.

## TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS .....	i
TABLA DE CONTENIDOS .....	ii
ÍNDICE DE FIGURAS .....	vi
RESUMEN .....	ix
1.INTRODUCCIÓN .....	2
2.OBJETIVOS .....	3
2.1. Objetivo General.....	3
2.2. Objetivos específicos .....	3
3. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	8
4.1. Ubicación y descripción de los sitios de estudio .....	8
4.2. Recolección de datos.....	9
4.2.1. Composición florística y estructura de los sitios; status de conservación de las especies en los sitios.....	9
4.2.2. Comportamiento fenológico de los bosques .....	11
4.2.3. Uso de sensores remotos para estimar biomasa arriba del suelo.....	13
4.2.4. Análisis de fragmentación y conectividad del Corredor Biológico Osa.	15
4.2.5. Determinación de la fracción de carbono y peso específico básico de cuatro especies forestales.....	16
4.2.6. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo .....	20
4.2.7. Tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa en bosques tropicales .....	24

4.2.8. Estimación de biomasa arriba del suelo usando área basal .....	24
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	25
5.1. Línea-base de estudios de la diversidad de especies de árboles en la Península de Osa.....	25
5.1.1. Composición florística y estructura de sitios con bosques en diferentes estadios de sucesión secundaria y bosque maduro.....	25
5.1.1. Composición florística y estructura de sitios con bosques en diferentes estadios de sucesión secundaria y bosque maduro.....	29
5.1.2. Status de conservación y uso de las especies de árboles, incluyendo especies de maderables. ....	35
5.2. Cobertura del suelo en las áreas de estudio con sensores remotos e índices de fragmentación y conectividad de las mismas.....	37
5.3. Servicios ambientales derivados de las zonas de estudio, incluyendo la tasa de fijación de carbono en la vegetación, conservación de la biodiversidad, y protección del agua .....	49
5.4. Fenología de la floración y fructificación y tamaños de madurez de las especies arbóreas.....	73
5.6. Biodiversidad alfa, beta y gamma de especies arbóreas de mayor importancia en los sitios de estudio. ....	86
5.7. Evaluación funcional de los grupos de especies arbóreas de mayor importancia identificadas.....	88
5.8 Tamaño óptimo de parcelas para estimación de biomasa en bosques tropicales.....	91
6. CONCLUSIONES .....	94
7. RECOMENDACIONES .....	96

8. BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA .....	97
----------------------------------	----

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Número de sitios establecidos por estadio sucesional en la Península de Osa, Costa Rica. ....	9
Cuadro 2. Ubicación de las 20 PPM en el Corredor Biológico Osa.....	26
Cuadro 3. Altura máxima promedio.....	35
Cuadro 4. Porcentaje de afinidad florística por piso de altura y tipo de bosque para la cronosecuencia del CBO, según el índice de similitud de Horn. ....	35
Cuadro 5. Número de especies por tipo de bosque que se encuentran categorizadas según CITES (2008), IUCN (2008), Estrada et al (2005), Decreto 25700, Soto y Jiménez (1992) y endémicas (Aguilar y Cornejo, 2010; GRUAS II, 2007) para los bosques secundarios muestreados del Corredor Biológico Osa, Costa Rica*. ....	36
Cuadro 6. Datos de biomasa y reflectancia por tipo de bosque, utilizando las 36 parcelas.....	38
Cuadro 7. Datos de biomasa y reflectancia por tipo de bosque, eliminando las parcelas 7A, 7B, 14A, 14B y 2A. ....	38
Cuadro 8. Matriz de correlaciones de las bandas espectrales e índices de vegetación extraídos de la imagen con corrección de la bruma y relieve con las 36 parcelas incluidas en el estudio.....	40
Cuadro 9. Matriz de correlaciones de las bandas espectrales e índices de vegetación extraídos de la imagen con corrección de la bruma y relieve sin las parcelas 7A-7B y 14A- 14B. ....	40
Cuadro 10. Matriz de correlaciones de las bandas espectrales e índices de vegetación extraídos de la imagen con corrección de la bruma y relieve sin las parcelas 7A-7B, 14A-14B y 2A.....	42

Cuadro 11. Criterios para seleccionar el modelo para estimar biomasa a partir de las bandas espectrales y/o los índices de vegetación.....	44
Cuadro 12. Gravedad específica y fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios de la sucesión de los bosques tropicales en el Corredor Biológico de Osa, Costa Rica.....	53
Cuadro 13. F-valor del análisis de dos vías de varianza (ANOVA de 2 vías) los resultados de la gravedad específica y la fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en bosques tropicales primarios y secundarios en el Corredor Biológico de Osa, Costa Rica.....	54
Cuadro 14. Biomasa promedio (t/ha), desviación estándar (S), coeficiente de variación (CV) y comparación estadística (DMS) para el mantillo acumulado en cuatro estadios de sucesión, en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011.....	60
Cuadro 15. Biomasa promedio (t/ha), desviación estándar (S), coeficiente de variación y prueba de DMS para el componente madera muerta en cuatro estadios de sucesión, en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011.....	63
Cuadro 16. Densidad promedio (g/cm <sup>3</sup> ), desviación estándar (S), coeficiente de variación (%CV) y porcentaje de carbono orgánico del suelo para cuatro estadios de sucesión de bosque en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2011. ....	67
Cuadro 17. Carbono orgánico del suelo (COS) (tC/ha), desviación estándar (S), coeficiente de variación (%CV) y resultado de la prueba DMS para cuatro estadios de sucesión, en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011.....	68
Cuadro 18. Área basal promedio por estadio de sucesión en bosques tropicales de la Península de Osa.....	72
Cuadro 19. Biomasa seca arriba del suelo por estadio sucesional en bosques tropicales de la Península de Osa.....	72

Cuadro 20. Número de individuos y de especies en estado reproductivo en cada uno de los sitios de estudio en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	74
Cuadro 21. Especies con floración en cada uno de los estados de sucesión, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	75
Cuadro 22. Especies con fructificación en cada uno de los estados de sucesión, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	76
Cuadro 23. Cantidad de especies con flor, fruto y sin ninguna fase reproductiva, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	77
Cuadro 24. Número de individuos y de especies en estado reproductivo por patrón fenológico en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	78
Cuadro 25. Número de deseables sobresalientes ( $\geq 10$ cm) (N/ha) y área basal ( $g = m^2/ha$ ) por gremio ecológico, y pruebas de Duncan* para distintos estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. ....	89

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Río Piro y Matapalo, Península Osa, Costa Rica.....	27
Figura 2. Ubicación de las Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos y Bahía Chal, Península de Osa. ....	28
Figura 3. Ordenación espacial de las unidades de bosque según el escalonamiento no métrico multidimensional (NMDS). ....	31
Figura 4. Número de especies (en 0,5 ha) y área basal ( $m^2/ha$ ) por gremio ecológico a través de la cronosecuencia del CBO .....	33
Figura 5. Biomasa contra NIR con las 36 parcelas incluidas .....	37
Figura 6. Logaritmo natural de la biomasa natural del MSAVI con las 36 parcelas incluidas .....	39

Figura 7. Logaritmo natural de la biomasa contra logaritmo natural del MSAVI sin las parcelas 7A-7B y 14A-14B.....	40
Figura 8. Biomasa contra MSAVI sin las parcelas 7A-7B y 14A-14B.....	40
Figura 9. Biomasa contra MSAVI sin las parcelas 7A-7B, 14A-14B y 2A.....	41
Figura 10. Área total remanente (ha) de cobertura forestal de diferentes CB. ....	45
Figura 11. Número de parches de cobertura forestal de diferentes CB. ....	46
Figura 12. Índice del parche mayor (%) de la cobertura forestal de diferentes CB .....	46
Figura 13. Efecto de la altura del pecho en la GE de cuatro especies en cuatro estadios diferentes de sucesión en los bosques del Corredor Biológico de Osa, Costa.....	51
Figura 14. Efecto de la gravedad específica en la fracción de carbono en <i>Tetrathylacium macrophyllum</i> en cuatro estadios de sucesión de bosques tropicales en el Corredor Biológico de Osa. ....	55
Figura 15. Biomasa promedio (t/ha) de mantillo para cuatro estadios de sucesión en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Las líneas verticales representan la DMS. ....	61
Figura 16. Biomasa promedio (t/ha) de madera muerta para cuatro estadios de sucesión en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011 .....	64
Figura 17. Biomasa promedio de madera muerta (t/ha) por clase diamétrica en unidades de 0,01ha para bosques de diferentes estadios sucesionales en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. ....	66
Figura 18. Carbono promedio (tC/ha) en el suelo cuatro estadios de sucesión en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011.....	69
Figura 19. Distribución mensual del número de individuos en floración y fructificación en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.....	73

Figura 20. Distribución diamétrica de los número de individuos en estado reproductivo, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.....	80
Figura 21. Distribución diamétrica de los número de individuos sin fase reproductiva, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.....	81
Figura 22. Número de individuos en estado reproductivo, según estrato vertical, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	82
Figura 23. Número de individuos sin fase reproductiva, según estrato vertical, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010. ....	83
Figura 24. Número de especies presentes en cada uno de los estadios de sucesión en estado reproductivo, según gremio ecológico, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.....	84
Figura 25. Número de especies presentes en cada uno de los estadios de sucesión sin fase reproductiva, según gremio ecológico, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.....	85
Figura 26. Relación entre tamaño de parcela y coeficiente de variación para la estimación de área basal según estadio sucesional para bosques tropicales de la Península de Osa, Costa Rica. ....	91
Figura 27. Relación entre tamaño de parcela y coeficiente de variación para la estimación de biomasa arriba del suelo según estadio sucesional para bosques tropicales de la Península de Osa, Costa Rica.....	92

## RESUMEN

Durante el 2009 se seleccionaron 14 sitios para monitorear los cambios de estructura vertical y horizontal, así como la provisión de servicios ambientales en bosques de diferentes estados de sucesión en el Corredor Biológico Osa (CBO). Las edades comprendieron bosques de 5-15 años, 15-30 años, mayores de 30 años y bosque viejo o primario. En el 2010 se seleccionaron cuatro sitios más, y para el 2011 se completó una muestra de veinte sitios, distribuidos en Piro, Matapalo, Los Mogos y Bahía Chal, Puntarenas, Costa Rica.

En cada sitio se estableció una parcela permanente de muestreo (PPM) de 5000 m<sup>2</sup> (50x100m) para un total de 20 PPM en las cuáles se han llevado a cabo diferentes investigaciones. Se evaluó la recuperación de la composición florística, diversidad, estructura horizontal y vertical. Se identificaron botánicamente los árboles con diámetro a la altura del pecho (dap)  $\geq$  5 cm, y se determinó la altura total, el dap y el gremio ecológico de las especies. Además, se estudió el comportamiento fenológico de los bosques midiendo la temporalidad de la floración y fructificación. Se estimó la biomasa arriba del suelo con el uso de sensores remotos y se desarrolló un estudio de fragmentación y conectividad del CBO. Se determinó la fracción de carbono y el peso específico básico de cuatro especies forestales. Conjuntamente, se cuantificó la biomasa sobre el suelo y el contenido de carbono orgánico en el suelo. Además, con diversos datos generados se determinó un tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa y se empleó la variable de área basal para estimar biomasa arriba del suelo.

Los resultados generales indican que los bosques secundarios son de alto valor para la conservación, además resguardan y se desarrollan especímenes de bosques primarios, endémicas y con algún grado de amenaza. Se comprobó que los bosques primarios al norte del CBO, difieren a los del sur, y que la abundancia de especies esciófitas y palmas provocaron las diferencias con los bosques secundarios. La recuperación de la composición florística, estructura horizontal y vertical a lo largo de la sucesión, indicó que los bosques alterados se están desarrollando adecuadamente, con una tendencia asemejarse a las unidades de crecimiento primario. Se logró proponer una metodología para generar modelos de biomasa aérea con imágenes satelitales individuales. Se encontró que el CB muestra procesos de recuperación y deforestación de la cobertura en forma simultánea, reportándose una disminución en el número de parches de bosque durante el periodo en estudio. Además, se encontraron diferencias en el peso específico básico y la fracción de carbono en las especies en estudio y se observó que se deben tomar en consideración cuando se pretenda calcular el almacenamiento de carbono de una especie en particular. Se encontraron tendencias que mostraron el aumento en la biomasa conforme se incrementaba la etapa de sucesión del bosque y se encontró que el tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa en los bosques húmedos tropicales de la Península de Osa, está entre 1000 y 1500 m<sup>2</sup>. Además de los resultados numéricos, se efectuaron dos ponencias en congresos nacionales y dos en congresos internacionales. Se ejecutaron ocho tesis de graduación y se participó en un encuentro de investigación realizado en el Área de Conservación Osa.

**Palabras clave:** fenología en bosques tropicales, sensores remotos y estimación de biomasa, fragmentación de bosques, fracción de carbono, biomasa arriba del suelo, carbono en suelos tropicales.

## 1. INTRODUCCIÓN

En Costa Rica, el territorio ocupado por bosques naturales se calcula en un 43,5%, donde es posible hallar gran diversidad de ecosistemas, en su mayoría parches de bosque secundario y algunas áreas con permanencia de bosques viejos (Vílchez *et al.* 2009). La Península de Osa es una área donde todavía quedan bosques primarios, muy diversos, con especies que se restringen a esta zona (Vílchez y Rocha 2005), incluyen remanentes de bosques naturales no intervenidos, similares a los protegidos en los Parques Nacionales Corcovado, Piedras Blancas, y en proyectos privados de conservación y manejo forestal. La Reserva Forestal de Golfo Dulce fue establecida para promover el manejo forestal sostenible de estos bosques, y además establece una zona de amortiguamiento y corredor biológico entre los parques nacionales existentes en la península. Sin embargo, estas áreas no han sido estudiadas en lo referente a su extensión, composición, dinámica sucesional, así como fragmentación, conectividad y fijación de carbono.

El establecimiento de parcelas permanentes de monitoreo provee de información de la regeneración de especies arbóreas de uso maderable y de valor biológico para la conservación dentro de los ecosistemas de bosques. Para que los datos tengan aplicación para las políticas de conservación y manejo forestal impulsados por el Gobierno de Costa Rica y la UNFCC, se debe documentar cómo los bosques secundarios son usados por las poblaciones de vida silvestre en la zona, tal como abrigo, fuente de alimentación, sitios de anidación, entre otros, y cómo funcionan estos como corredores biológicos para estas poblaciones. Adicionalmente, se debe de estimar las tasas de acumulación de carbono en estos bosques, para así junto con el valor biológico de los mismos se pueda hacer una evaluación de los servicios ambientales derivados de ellos. Este conjunto de datos, finalmente se utilizan para formular estrategias de conservación de bosques tal como el pago por servicios ambientales, servidumbres ecológicas, redes de reservas privadas, aprovechamiento forestal de bajo impacto, entre otros.

Como un todo, el proyecto generó datos para probar la hipótesis de que los bosques secundarios en la Península de Osa, son capaces de proveer muchas de las funciones de los bosques naturales no intervenidos, en termino de conservación de la biodiversidad, y fijación de carbono, tal como se ha demostrado para algunos bosques secundarios en Panamá (Kirby y Potvin 2007). El proyecto beneficiará directamente actividades de conservación y manejo forestal sostenible fuera de los parques nacionales, generando información científica para establecer guías de manejo forestal y de uso de la tierra dentro del Corredor Biológico Corcovado-Río Piedra Blancas, así como datos para el establecimiento de esquemas de conservación de los bosques en el corredor. En este informe se presentan los resultados de diversas investigaciones realizadas como parte del proyecto para cumplir con los objetivos planteados.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo General**

Establecer un conjunto de parcelas permanentes de monitoreo de sucesión secundaria y de bosque maduro en el Corredor Biológico Osa, con el fin de evaluar sus cambios en la provisión de bienes y servicios ambientales, tal como conservación de biodiversidad, fijación de carbono, y protección del recurso hídrico.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Crear una línea-base de estudios de la diversidad de especies de árboles en la Península de Osa.
- Caracterizar la composición florística y la estructura de sitios con bosques en diferentes estadios de sucesión secundaria y bosque maduro.
- Analizar el status de conservación y uso de las especies de árboles, incluyendo especies de maderables.

- Determinar cobertura del suelo en las áreas de estudio con sensores remotos, y estimar índices de fragmentación y conectividad de las mismas.
- Determinar los servicios ambientales derivados de las zonas de estudio, incluyendo la tasa de fijación de carbono en la vegetación, conservación de la biodiversidad, y protección del agua
- Registrar la fenología de la floración y fructificación y tamaños de madurez de las especies arbóreas.
- Análisis de la biodiversidad alfa, beta y gamma de especies arbóreas de mayor importancia en los sitios de estudio.
- Evaluación funcional de los grupos de especies arbóreas de mayor importancia identificadas

### 3. REVISIÓN DE LITERATURA

Los bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica; se encuentran inmersos en una matriz de diferentes usos del suelo; incluyen remanentes de bosques naturales no intervenidos, similares a los protegidos en los Parques Nacionales Corcovado, Piedras Blancas, la Reserva Forestal Golfo Dulce, en proyectos privados de conservación y manejo forestal, así como bosques intervenidos y secundarios en distintos estadios de sucesión (Atlas digital de Costa Rica 2008; Vílchez et al. 2009, Kappelle *et al.* 2002). Kappelle *et al.* (2002) mencionan que el 44.7% (190248 ha) de la cobertura del Área de Conservación Osa corresponde a bosques de diferentes tipos. Según el Atlas Digital de Costa Rica (Ortiz 2008), los bosques secundarios abarcan 6461 ha aproximadamente.

La cobertura forestal de la Península de Osa y Costa Rica ha venido en aumento en los últimos años (Calvo *et al.* 1999; FAO 2009, Sánchez *et al.* 2002; Calvo y Sánchez 2007), producto de una disminución en las actividades agrícolas y pecuarias, la creación de políticas para financiar la ordenación forestal y el pago de servicios ambientales (Barrantes 2000; Moreno 2005; FAO 2009, Berti 2001). Estos acontecimientos han favorecido principalmente el establecimiento y regeneración de bosques secundarios.

De esta manera, los bosques secundarios deben ser tomados en cuenta en la ordenación forestal de toda región, ya que representan un enorme potencial para el desarrollo del sector forestal costarricense (CCT 1991; Segura et al. 1997); derivado no sólo de su abundancia respecto a otros ecosistemas forestales, sino además de su conveniencia como proveedor de bienes y servicios ambientales para la sociedad (Berti 2001).

Diversos autores destacan los beneficios de los bosques secundarios tropicales, como fijación de carbono, acumulación de biomasa, fuente de productos maderables y no maderables, reservorios de biodiversidad y especies

amenazadas, mejoramiento de las propiedades del suelo, entre otros (Ortiz *et al.* 1998 citado por Berti 2001; Chazdon y Coe 1999; Berrocal 1998; Letcher y Chazdon 2009; Ferreira *et al.* 2001; Norden *et al.* 2009; Fedlmeier 1996; Denslow 2000; Berti 2000; Redondo *et al.* 2001; Vílchez *et al.* 2008; Chazdon *et al.* 2007). Por consiguiente, evaluar los cambios estructurales, florísticos y funcionales de los bosques en diferentes etapas de la sucesión, permite determinar el grado de evolución de estos ecosistemas; y la existencia o no de una convergencia de los bosques secundarios hacia los primarios (Norden *et al.* 2009; Letcher y Chazdon 2009; Denslow 2000; Chazdon *et al.* 2007). Estas consideraciones son fundamentales para crear estrategias de conservación y tomar decisiones para el manejo de los bosques en general.

Por otro lado, la fragmentación de bosques es un proceso dinámico que genera cambios importantes en un paisaje (Bennett, 2003). Sus efectos espaciales – variación del tamaño y el número de parches, su forma y dimensión fractal, conectividad y aislamiento, entre otros -, inciden sobre gran número de procesos ecológicos (Forman, 1995).

En particular, la fragmentación produce cambios en la composición florística y en la estructura del bosque original (Benítez y Martínez, 2003a, 2003b), además crea murallas para los procesos de dispersión y colonización de las poblaciones (Primack *et al.*, 2001). Esto es acentuado por el hecho de que en los bosques neotropicales algunas especies presentan poblaciones muy confinadas y con densidades muy bajas. Andrén (1994) menciona que la deforestación puede eliminar poblaciones, o conjuntos completos de especies al formarse paisajes fragmentados.

Existen diversos verificadores que permiten determinar el grado de fragmentación de un hábitat específico, tal como: área total de cada uno de los tipos de cobertura, números de parches de hábitat, índice de parche de mayor, densidad

local de hábitat, continuidad local de hábitat natural y ubicación geográfica de procesos de deforestación y fragmentación.

Por otra parte, la conectividad dentro de un paisaje es un término muy amplio que posee dos componentes: el estructural y el funcional. En cuanto al componente estructural, éste se encuentra determinado por la distribución espacial de los tipos diferentes de hábitat en el paisaje y además influyen los factores como la continuidad de hábitat adecuados, la cantidad y longitud de las brechas y la presencia de sendas o redes alternas entre hábitats (Bennet, 2003). La evaluación de la conectividad funcional de un paisaje en función de las especies, requiere de la medida de tasas de dispersión a través de los elementos del paisaje, a una escala suficiente para abarcar la capacidad de circulación de los individuos sobre el paisaje entero.

Algunos estudios han determinado la conectividad funcional empleando una superficie de fricción al movimiento de las especies. Por ejemplo, Ramero (2005) en el estudio de la estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado, utilizó esta herramienta para el diseño de estrategias y conservación de la biodiversidad; y por otro lado Murrieta (2006) la empleó para determinar la caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el Corredor Biológico Volcánica Central – Talamanca, Costa Rica.

Por lo tanto los corredores biológicos, tan como el Corredor Biológico Osa, son facilitadores de la conectividad, ya que permiten la interconexión entre distintos parches y reducen el efecto de la distancia entre los fragmentos. Además, los corredores deben brindar continuidad del paisaje y mantener procesos ecosistémicos que requieren de hábitats continuos para funcionar (Bennett, 2003).

## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.1. Ubicación y descripción de los sitios de estudio**

En el año 2009 se definió una cronosecuencia de bosques a partir de información existente de la distribución geográfica y composición de los bosques en la Península de Osa. Se seleccionaron áreas de estudio representativas para monitorear cambios en la estructura vertical y horizontal así como la provisión de servicios ambientales del bosque. Inicialmente se establecieron 14 sitios partiendo de cuatro estadios sucesionales a saber: 5-15 años, 15-30 años, mayores de 30 años y bosque viejo o primario. Los sitios fueron establecidos en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, específicamente en los sectores de Río Piro (8°24'6,933"N, 83°20'28,847"W), Matapalo (8°23'24,873"N, 83°17'42,497"W), Los Mogos (8°44'57,275"N, 83°22'47,412"W) y Bahía Chal (8°43'24,307"N, 83°26'18,045"W). Durante el 2010 se completaron 18 sitios y a inicios del 2011 se completó una muestra de 20 sitios de manera que existieran cinco repeticiones por estadio sucesional. Sin embargo, a finales del 2011 se reevaluó uno de los sitios existentes y se determinó que no correspondía al estadio sucesional anteriormente designado; por tanto, a la fecha el proyecto mantiene los 20 sitios con cuatro estadios sucesionales pero diferente número de repeticiones (Cuadro 1).

En los sitios seleccionados se estableció una muestra representativa de parcelas permanentes de monitoreo (PPM), cada una de las 20 parcelas tiene un área de 5000 m<sup>2</sup> (50x100m), y está dividida en sub parcelas de 10x10m, para un total de 50 sub-parcelas numeradas en forma consecutiva del número 1 hasta el 50.

Los sectores de Río Piro y Matapalo presentan una precipitación promedio anual de 4500 a 5000 mm, con una estación seca de tres meses en promedio; mientras que los sectores de Los Mogos y Bahía Chal oscilan entre los 3500 y 4000 mm, con una estación seca de un mes.

**Cuadro 1. Número de sitios establecidos por estadio sucesional en la Península de Osa, Costa Rica.**

<b>Estadio sucesional (años)</b>	<b>Repeticiones (N)</b>
5-15	5
15-30	4
Mayor a 30	5
Primario	6
Total	20

Los sitios de estudio presentan dos órdenes de suelos: ultisoles con horizonte argílico e inceptisoles caracterizados por un suelo joven con horizonte B cámbico (apenas se forma B). Además estos sitios pertenecen a la zona de vida Bosque Muy Húmedo Tropical (bmh-T) para la mayoría de las unidades experimentales y Bosque Pluvial Premontano Transición a Basal (bp-P6) para las parcelas once y catorce.

#### **4.2. Recolección de datos**

##### **4.2.1. Composición florística y estructura de los sitios; status de conservación de las especies en los sitios**

La recolección de datos para este estudio se efectuó durante el 2009 en las primeras 14 parcelas del proyecto. Se midió el diámetro (cm) a 1,3 metros de altura (dap) de todos los árboles con diámetro mayor o igual a 5 cm; cuando el dap no se pudo medir a esta altura, se utilizó la metodología expuesta por CATIE (2000). La identificación taxonómica se realizó a nivel de familia, género y especie, cuando fue necesario se recolectaron muestras botánicas y se compararon en el herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) de Costa Rica; también se contó con la colaboración del Ingeniero Forestal Alexander Rodríguez (INBio, TEC), y el experto botánico Reinaldo Aguilar de la Reserva Forestal privada Los Charcos de Osa. Para la determinación de la altura total (m), se eligió el árbol más

alto por subparcela de 10x10 m y se midió su altura con clinómetro y cinta métrica, a partir de esta altura se estimaron los demás árboles en la subparcela; cuando esto no fue posible realizarlo, las alturas se estimaron seccionando el árbol en trozas de 3 m (con una vara de madera) hasta completar la altura total. Se determinó el gremio ecológico de las especies identificadas en heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas, de acuerdo a la clasificación utilizada por Finegan (1993) y la utilizada en los “Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales” de Costa Rica. Para los cálculos de la composición florística, diversidad y similitud no se incluyeron las especies desconocidas, o aquellos especímenes a nivel de género o familia que no aseguraban ser una especie distinta a las ya identificadas.

Conjuntamente se determinaron especies de alto valor para la conservación, en función de su grado de amenaza o/y endemismo, de acuerdo a diferentes bases nacionales e internacionales: Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN (UICN 2008), Apéndices CITES (CITES 2008), Evaluación y categorización del Estado de Conservación de Plantas en Costa Rica (Estrada *et al.* 2005), Especies vedadas por el Decreto No 25700 – MINAE (Quesada *et al.* 1997) y Especies de Plantas Amenazadas de la Península de Osa (Soto y Jiménez, 1992).

Además se ordenaron espacialmente las unidades de bosque, y se determinaron agrupaciones florísticas entre las parcelas mediante un Escalonamiento No Métrico Multidimensional (siglas en inglés NMDS), el índice de similitud utilizado fue Chao - Jaccard. Para comprobar diferencias significativas entre la composición de los tipos de bosque, se utilizó la prueba no paramétrica “Análisis de Similitud” de una sola vía (siglas en inglés one - way ANOSIM) con un nivel de significancia del 2%, y se utilizaron los valores de R para las comparaciones específicas entre las etapas de sucesión. Las especies que fueron responsables de las diferencias entre los grupos de bosque, fueron determinadas a partir de un análisis de Porcentaje de Similitud (siglas en inglés SIMPER). El índice de similitud Bray – Curtis está implícito en este tipo de análisis.

Asimismo se determinó la estructura horizontal en función del número de especies (en 0,5 ha) y área basal extrapolada a hectárea, de las especies esciófitas, heliófitas durable y heliófitas efímeras para cada tipo de bosque. Los resultados fueron comparados mediante un arreglo factorial de 4 x 3, donde los factores fueron los cuatro tipos de bosque, y los niveles los tres gremios ecológicos. Las diferencias entre los promedios fueron calculadas a partir de las pruebas de Duncan con un alfa de 0.05.

Por último se estimó la estructura vertical en los diferentes estadios de sucesión de bosque a partir de la metodología expuesta por IUFRO (Leibundgut 1958, citada por Lamprecht 1990). Para analizar los resultados se determinó la afinidad florística entre los tipos de bosque por cada piso de altura, basado en el índice de similitud de "Horn", el cual toma en cuenta la abundancia de las especies. Las alturas máximas promedio por bosque fueron comparadas mediante un análisis de varianza y pruebas de Duncan con un alfa de 0.05 en el programa STATISTICA 6.1.

#### **4.2.2. Comportamiento fenológico de los bosques**

Para este estudio se trabajó en 18 de las parcelas establecidas hasta el 2010 por parte del proyecto. Inicialmente se efectuaron mediciones para la temporalidad de la floración y fructificación para lo que se evaluaron mensualmente los individuos del bosque durante un período de 12 meses, desde enero del 2010 hasta diciembre del 2010. Las copas de los árboles se observaron con binoculares desde el piso del bosque. El estadio de floración y fructificación se evaluó usando una escala de cinco puntos de acuerdo a la metodología de Fournier (1989), la cual aplica la siguiente escala:

- 0: ausencia de la característica, con un ámbito de 0%
- 1: presencia de la característica, con un ámbito desde 1-25%
- 2: presencia de la característica, con un ámbito desde 26-50%
- 3: presencia de la característica, con un ámbito desde 51-75%

- 4: presencia de la característica, con un ámbito desde 76-100%

Las mediciones se realizaron dentro de parcelas de 5 000 m<sup>2</sup> cada una, en el mes de enero se evaluaron 14 parcelas, en febrero 15 parcelas, marzo, abril y mayo 16 parcelas y 18 parcelas de junio a diciembre.

Para efectuar la descripción de los patrones fenológicos se modificó la metodología de Newstron *et al.* (1994) usada para medir y clasificar los patrones de floración. En este caso, se evaluaron los patrones de la producción de flores y frutos de las especies del dosel. Se consideraron tres principales patrones:

1. Patrón continuo: la producción de flores o frutos cesa esporádicamente y por poco tiempo.
2. Patrón subanual: es más irregular y poco entendido, la floración o fructificación ocurre en cualquier época del año y a intervalos variables.
3. Patrón anual: tiene un episodio de floración y fructificación al año.

Se consideraron períodos breves los menores o iguales a un mes, los intermedios entre 1 y 5 meses y extensos los mayores de 5 meses.

Además se efectuó una clasificación de los individuos por distribución diamétrica (cm) y estratos (m) para lo cual se tomaron 15 parcelas, las cuales tenían la medición del diámetro y altura de cada uno de los individuos. Las otras 3 parcelas (16-17 y 18) aún no se encontraban medidas, por lo que se descartaron para este análisis. Del total de árboles  $\geq$  a 5 cm de diámetro (d) registrados en floración, fructificación y sin reproducción, según especie; se clasificaron en piso superior, piso medio y piso inferior, de acuerdo a la clasificación IUFRO (Lamprecht, 1990). Especies del piso superior fueron las que se elevaron a una altura (m) superior a 2/3 de la altura superior del vuelo. Piso medio fueron las especies que estuvieron entre  $<2/3$  y  $>1/3$  de la altura (m) superior de vuelo y en las del piso inferior estuvieron las especies  $<1/3$  de la altura (m) superior de vuelo.

Se realizó la distribución diamétrica (cm) para todos los individuos muestreados a partir de árboles  $\geq$  a 5 cm de diámetro (d) registrados en fase reproductiva y sin reproducción, según especie.

Asimismo se determinó el número de especies por gremio ecológico para lo cual se clasificaron el total de especies en floración, fructificación y sin reproducción en heliófitas efímeras, heliófitas durables y esciófitas. Especies heliófitas efímeras son aquellas intolerantes a la sombra, generalmente su reproducción es masiva y precoz; el crecimiento es rápido en buenas condiciones de luz y tienen una vida corta, aptas para la colonización de espacios abiertos. Las especies heliófitas durables son intolerantes a la sombra, de vida relativamente larga, pueden regenerarse en claros más pequeños en el bosque, aunque requieren altos niveles de luz para establecerse y sobrevivir y las especies esciófitas son tolerantes a la sombra, tienen un crecimiento más lento que las heliófitas, con mayor esfuerzo asignado a la producción de estructuras permanentes que favorecen una vida larga de los individuos (CATIE, 2003).

#### **4.2.3. Uso de sensores remotos para estimar biomasa arriba del suelo**

En este estudio se emplearon los datos de 18 parcelas. Los datos de biomasa aportados por Ortiz (2010) fueron estimados utilizando las siguientes ecuaciones:

- Ecuación estándar para estimar la biomasa aérea de árboles individuales tolerantes a la sombra en un bosque tropical húmedo en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica (Ortiz, 1997).

$$W=0,01689*(d)^{1,6651}*(h)^{1,4412} \quad \text{(Ecuación 1)}$$

Donde:

W = Biomasa en kilogramos / árbol

h = Altura en metros

d = Diámetro a 1,30 m de altura en centímetros.

- Ecuación estándar para estimar la biomasa aérea de árboles individuales parcialmente tolerantes a la sombra e intolerantes a la sombra en un bosque tropical húmedo en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica (Ortiz, 1997).

$$W=0,01363*(d)^{1,8520}*(h)^{1,2611} \quad \text{(Ecuación 2)}$$

Donde:

W = Biomasa en kilogramos / árbol

h = Altura en metros

d = Diámetro a 1,30 m de altura en centímetros

Se emplearon imágenes del 2010 del sensor SPOT para la determinación de los datos. Para ello se debió efectuar una serie de procesamientos de la imagen SPOT.

Inicialmente se hizo corrección geográfica para lo cual se utilizaron puntos de cruces de caminos y puentes adquiridos con GPS. Además se emplearon hojas cartográficas para probar la georeferenciación en lugares donde no se levantaron puntos.

A la imagen SPOT se le hizo una corrección radiométrica debido a que tenía problemas por factores atmosféricos. Estos pueden causar un incremento en la radiación reflejada, por lo que se procedió a corregir o aproximar los valores de reflectancia a los reales por medio del método de substracción de objetos oscuros. Se seleccionaron objetos que absorben toda la radiación (agua profunda), los cuales se supone tienen reflectancia igual a cero y se restó el promedio de la reflectancia diferentes a cero a todos los pixeles de cada banda espectral. La corrección de la banda se hizo con el programa ArcGis (Soto, 2011).

Para eliminar los errores ocasionados por efecto del relieve se hizo una corrección topográfica de la imagen SPOT con la herramienta *Lambertian Reflection Model*

del programa ERDAS. Además se utilizó el modelo de elevación ASTER con 30 metros de resolución espacial.

Para la elaboración de la base de datos de trabajo la imagen SPOT que fue corregida radiométrica y geométricamente se le extrajo la información del promedio de reflectancia en las tres bandas espectrales para cada parcela. Todo el procedimiento se realizó con el programa ArcGis.

Se calcularon los índices de vegetación: Global Environmental Monitoring (GEMI), Soil- Adjusted Vegetation Index (SAVI), Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) y el SAVI modificado (MSAVI) con los valores espectrales promedio de las parcelas consideradas (Soto, 2011)

Por último para la construcción y validación del modelo se probó la correlación existente entre la biomasa estimada para las parcelas y los valores espectrales de las bandas e índices de vegetación (promedio) de cada parcela. La comparación entre los diferentes modelos ajustados se basó en criterios numéricos, examinándose principalmente el coeficiente de determinación, que muestra la proporción de la varianza de la variable dependiente explicada por el modelo.

#### **4.2.4. Análisis de fragmentación y conectividad del Corredor Biológico Osa**

Para evaluar el grado de fragmentación de los años 2000 y 2005, se calcularon tres índices:

- Área total remanente (CA)
- Número de parches (NP) de hábitat
- Índice de parche mayor (LPI)

El grado de conectividad entre áreas protegidas a través de corredores biológicos se analizó usando mapas digitales de cobertura derivados de las imágenes de satélite del 2005 (Calvo, 2009). Para el desarrollo de este indicador se hizo una evaluación sobre la manera más adecuada de evaluar la conectividad estructural sobre los mapas digitales, y se decidió generar una superficie de fricción al

desplazamiento de las especies, considerando variables como: presencia de ríos y canales de agua, carreteras, centros de población, cobertura, y fragmentación. Para evaluar la conectividad de los años 2000 y 2005, se calcularon los siguientes índices:

- Densidad de los fragmentos (PD)
- Distancia media al vecino más cercano (MNN)

Además se utilizó la función Cost Distance de la extensión Spatial Analyst de ArcGis 9.3, para analizar la conectividad, lo cual requirió de dos fases para su ejecución: selección de núcleos y puntos de salida (conectividad funcional) y ponderaciones de variables físico-ambientales en escala de valores prioritarios con relación a la conectividad estructural de los corredores biológicos en Costa Rica. En el caso de la segunda fase fueron tomadas en cuenta cinco variables físico-ambientales para crear un modelo que reflejara la resistencia a la conectividad espacial; dichas variables fueron: ríos, poblados, carreteras, cobertura de la tierra y fragmentación. Cada una representa una capa independiente, por lo que se utilizó el programa ArcGis 9.3 para el manejo de las mismas (Calvo, 2009).

#### **4.2.5. Determinación de la fracción de carbono y peso específico básico de cuatro especies forestales**

El muestreo fue realizado en 14 parcelas del proyecto, en estas parcelas se procedió a muestrear un total de 64 árboles con el fin de determinar su peso específico básico (PEB) y fracción de carbono (FC).

Para la selección de especies, se procedió a analizar las bases de datos del proyecto Biodiversidad de Osa, con el fin de determinar cuáles especies poseían un comportamiento generalista respecto a los estadios de sucesión a estudiar. Las especies que siguieron el comportamiento fueron:

- *Apeiba tibourbou*

- *Gatteria amplifolia*
- *Hyeronima alchorneoides*
- *Tetrathylacium macrophyllum*

Las muestras fueron extraídas con un barreno Pressler para madera. La extracción se realizó en árboles con diámetro a 1,30 m del suelo entre los 7,60 y 75,00 cm, aproximadamente a la misma altura sobre el suelo. Para la extracción, el barreno fue colocado formando un ángulo de 90° con el árbol. Se extrajeron en total 2 muestras de cada individuo, la primera con posición norte (N) y la otra dirigida al este (E). En total se extrajeron 4 muestras por especie en cada estadio de sucesión (Navarro, 2011).

Para determinar el PEB de la madera se determinó el PEB de dos muestras de madera por individuo muestreado (nombradas como N y E). Se calculó el volumen, obteniendo primero el diámetro de cada muestra en tres puntos distintos (para luego obtener un promedio de diámetros y el radio de las muestras), y el largo de la misma, ello se llevó a cabo con un micrómetro marca Mitutoyo de 150 mm (0,1 precisión) (Navarro, 2011). Luego se realizó el cálculo del volumen de la muestra, considerándola un cilindro perfecto, para lo cual se utilizó la siguiente fórmula:

$$V_v = (\pi * r^2) * l \quad \text{(Ecuación 3)}$$

Donde:

$V_v$ : volumen verde (cm<sup>3</sup>)

$r$ : radio promedio de la muestra (cm)

$l$ : largo de la muestra (cm)

Una vez obtenido este dato, las muestras fueron secadas al 0% de contenido de humedad a una temperatura de 103°C por 24 horas, luego se determinó su peso

con una balanza analítica (0,0001 precisión). El peso específico básico (PEB) de la madera se calculó como sigue:

$$PEB = \frac{P_o}{V_v} \quad (\text{Ecuación 4})$$

Donde:

*PEB*: peso específico básico

*P<sub>o</sub>*: peso seco (0% Contenido Humedad)

*V<sub>v</sub>*: Volumen verde (cm<sup>3</sup>)

Para clasificar la madera, se utilizaron las categorías de PEB detalladas por Barcenás (1985). Para la determinación de la fracción de carbono (FC) cada muestra fue sometida a un proceso de eliminación de extractivos previo a la determinación de la FC, ya que se estableció que los mismos pueden afectar los valores de FC y tienden a aumentar considerablemente el calor de la combustión (Kumar *et al* 2010), generando datos erróneos para efecto de este estudio. Los extractivos fueron separados de la madera, llevando a cabo la metodología propuesta por ASTM (D 1105 – 96). Seguidamente las muestras fueron molidas y secadas nuevamente a 0% CH. De cada uno de los individuos muestreados, se realizaron 3 pruebas, de las cuales dos siempre van a ser homogéneas y la última puede que varíe, así que ésta se descarta, y luego se procede a promediar los datos. El método utilizado fue el de calorimetría descrito por Eduarte y Segura (1998) citados por Cubero y Rojas (1999).

La cantidad de energía total (kilojulios/kilogramo), fue medida con la utilización de un calorímetro de Parr y siguiendo los procedimientos de la A.S.T.M (1973) citado por Cubero y Rojas (1999), para combustibles sólidos; el valor obtenido, fue transformado a moles de carbono potencial fijado, utilizando la relación de moles (g/peso molecular); y con el peso inicial de la muestra, se obtuvo finalmente la fracción de carbono fijado (Navarro, 2011).

La utilización de una pastilla de ácido benzoico en una de las pruebas de calorimetría, pretende determinar el poder calórico del equipo y separarlo del que generado por las muestras de madera.

El procedimiento involucró la ecuación :

$$FC = \left[ \left( \frac{\left( \frac{6318}{Pac.b. * Tac.ben.} * Tm \right) * 4,1868}{4,5 * 10^5} \right) * 12,0107 \right] \div Pm$$

Donde:

FC: fracción de carbono

Pác.ben. = Peso del ácido benzoico (g)

Tác.ben. = Temperatura del ácido benzoico (°C)

Pm = Peso de la muestra (g)

Tm = Temperatura de lamuestra (°C) (Adaptado de Cubero y Rojas 1999).

Para determinar la existencia de diferencias significativas en los parámetros analizados (FC y PEB) entre las cuatro especies en estudio y los diferentes estadios sucesionales, se procedió a realizar un análisis de covarianza (ANCOVA), donde las especies y los estadios sucesionales fueron las variables independientes, la FC y PEB las variables de respuesta y el diámetro a 1,30 m del suelo la covariable. Para conocer la diferencia entre medias de los parámetros analizados, se aplicó la prueba de Tukey, con un nivel de confianza del 95% (Navarro, 2011).

El segundo análisis estadístico aplicado, consistió en un análisis de regresión aplicado a las observaciones de FC y PEB con el diámetro y estadios sucesionales, así como un análisis de regresión entre la FC y PEB. Este tipo de análisis se aplicó con el fin de establecer el grado de correlación entre las variables analizadas. Finalmente se aplicó un análisis multivariado tipo Clúster, con el objetivo de establecer el comportamiento de los diferentes estadios

sucesionales y determinar cuáles estadios poseían o no similitud, considerando las variables evaluadas (Navarro, 2011).

#### 4.2.6. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo

Para este estudio se trabajó en las 20 parcelas existentes del proyecto. La determinación de la biomasa sobre el suelo contempló la medición de mantillo y madera muerta en el suelo. La recolección de la materia vegetal depositada sobre el suelo se llevó a cabo durante los meses de febrero y marzo del 2011.

**Mantillo:** se montaron cuatro parcelas circulares de 0,5 m<sup>2</sup> (40 cm de radio), en cada una de las esquinas de cada parcela de monitoreo. Se recolectó manualmente todo el material vegetal que estaba ubicado dentro del área de cada parcela circular (hojas y ramas o ramillas con menos de 10 cm de diámetro), luego se procedió a pesarlo y mezclarlo hasta lograr un material lo más homogéneo posible. De cada una de estas muestras se extrajo una submuestra representativa mayor o igual a 100 g, que fue nuevamente pesada y depositada en una bolsa de plástico para su transporte al laboratorio, ubicado en el Centro de Investigación e Integración Bosque Industria (CIIBI) del Instituto Tecnológico de Costa Rica en Cartago. Allí fueron secadas al horno a una temperatura de 100°C durante 24 horas para luego ser pesadas y así obtener el peso seco. Para el cálculo del peso seco de las muestras de campo se utilizó la ecuación 6 (Aguilar, 2011).

$$P_{S_m} = k * P_{V_m} \quad k = \frac{P_{S_{sub}}}{P_{V_{sub}}} \quad (\text{Ecuación 6})$$

Donde:

*K*: coeficiente de materia seca

*P<sub>S<sub>sub</sub></sub>*: peso seco de la submuestra

*P<sub>V<sub>sub</sub></sub>*: peso verde de la submuestra

*P<sub>S<sub>m</sub></sub>*: peso seco de la muestra

*P<sub>V<sub>m</sub></sub>*: peso verde de la muestra

**Madera muerta:** se instalaron cuatro parcelas circulares de 5,65 m de radio (100 m<sup>2</sup>) tomando como base las esquinas de las sub-parcelas 21, 22, 23 y 24 de cada una de las 20 parcelas permanentes. Dentro de cada unidad de submuestreo se midió toda la madera muerta (troncos, ramas, raíces, tocones, con diámetro mayor o igual a 10 cm que estuviera sobre el suelo (no se incluyó en este estudio árboles muertos en pie). Se procedió a medir las trozas cada metro de largo y medir el diámetro de las dos caras para luego calcular el volumen de cada troza como el volumen de un cilindro truncado (Ecuación 7). De cada árbol medido se tomó una muestra para determinar la densidad de la madera. Las muestras fueron llevadas al Centro de Investigación Bosque Industria (CIIBI) del Instituto Tecnológico de Costa Rica donde fueron pesadas en condición verde, seguidamente se obtuvo el volumen por el método de desplazamiento de agua y fueron llevadas al horno a 100 °C durante 24 horas (0% CH) para luego ser pesadas en seco y obtener de esta forma la densidad de la muestra (Ecuación 8). Una vez obtenida la densidad y el volumen de cada árbol medido se calculó la biomasa seca de cada muestra (Ecuación 9). Para obtener los valores de biomasa seca del componente madera en toneladas por hectárea, se efectuaron las conversiones respectivas, tomando en cuenta que las unidades de muestreo fueron de 0,01ha (Aguilar, 2011).

$$V = (A_1 + A_2) * \frac{L}{2} \quad (\text{Ecuación 7})$$

Donde:

V= volumen de la troza Smalian (Prodan *et al*, 1997) (cm<sup>3</sup>)

A<sub>1</sub>= área de la sección 1 (cm<sup>2</sup>)

A<sub>2</sub>= área de la sección 2 (cm<sup>2</sup>)

L= largo de la troza en (cm)

$$d = \frac{P_{seco}}{V_{verde}} \quad (\text{Ecuación 8})$$

Donde:

$d$ = densidad de la muestra ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )

$P_{\text{seco}}$ = peso seco de la muestra (g)

$V_{\text{verde}}$ = volumen de la muestra obtenido por desplazamiento ( $\text{cm}^3$ )

$$B = v * d \quad (\text{Ecuación 9})$$

Donde:

$B$ : es la biomasa seca (g)

$v$ : es el volumen obtenido de cada troza según la fórmula Smalian (Prodan *et al.* 1997) ( $\text{cm}^3$ )

$d$ : es la densidad de la madera obtenida a partir de la muestra de campo ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ).

Para la determinación del carbono en el suelo se usó la fórmula propuesta por la IPCC (2006) la cual se presenta a continuación:

$$COS = (\%COS) * \text{densidad}_{\text{aparente}} * \text{profundidad} * \% \text{fragmentos gruesos} * 10$$

(Ecuación 10)

Donde:

$COS$ = Carbono orgánico almacenado para el suelo de interés, t/ha

( $\%COS$ )= concentración de carbono orgánico en el suelo en una masa dada (a partir de los resultados de laboratorio),  $\text{gC} / (\text{kg} \text{ suelo})$

Densidad aparente= masa de suelo por volumen de muestra,  $\text{Mg}/\text{m}^3$

Profundidad= espesor o profundidad del suelo para la muestra, m

$\% \text{Fragmentos gruesos}$ =  $1 - (\% \text{ volumen de fragmentos gruesos}/100)$

Finalmente se debe multiplicar por 10 para convertir las unidades a toneladas de carbono por hectárea ( $\text{tC}/\text{ha}$ ).

El procedimiento seguido para obtener los datos de cada una de las variables que componen la fórmula se describe a continuación.

**Porcentaje de carbono en el suelo:** En las sub-parcelas 17,19, 27 y 29 de cada uno de los 20 sitios, se seleccionaron cuatro sitios al azar hacia el centro de cada

sub-parcela. En cada uno de estos sitios se tomó una muestra de suelo hasta 30 cm de profundidad. Luego, las cuatro muestras de cada parcela fueron bien mezcladas para obtener una muestra homogénea de cada parcela relativa a 500 g. Seguidamente la muestra obtenida fue depositada en una bolsa y llevada al Laboratorio de Suelos y Foliar del Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica (UCR) para determinar el carbono total (%) presente en cada muestra (Aguillar, 2011).

**Densidad aparente:** La densidad aparente es igual al peso seco del suelo (en gramos) dividido por el volumen del suelo (en  $\text{cm}^3$ ). Para la determinación de esta variable en las unidades de muestreo, se utilizó el método del “cilindro de volumen conocido” descrito por MacDicken (1997) haciendo uso de un cilindro metálico de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad, con un volumen de 100 ml. El cilindro fue totalmente introducido en el suelo de manera vertical, a tres profundidades (0-10, 10-20, y 20-30 cm) para lo cual se utilizó un mazo de acero. Luego se extrajo el cilindro del suelo con una pala y seguidamente se eliminó el sobrante de suelo de los bordes del cilindro. Una vez lleno y nivelado por ambos extremos, se extrajo el suelo contenido cuyo volumen corresponde al del cilindro. Luego las muestras fueron depositadas en una bolsa obteniendo cuatro muestras por parcela y, llevadas al Centro de Investigación e Integración Bosque Industria (CIIBI) del Instituto Tecnológico de Costa Rica para ser puestas en un horno a  $105^\circ \text{C}$  por un periodo de 24 horas. Posteriormente se pesó cada una de las muestras y se obtuvo el valor de peso seco, en gramos (Aguillar, 2011).

**Fragmentos gruesos:** Para hacer uso de la ecuación 10, se determinó el porcentaje de fragmentos gruesos. Para ello se calculó la pedregosidad en cada una de las parcelas, con base en siete categorías descritas en la Metodología para la determinación de la capacidad uso de las tierras de Costa Rica (Decreto N° 23214-MAG-MIRENEM 1991).

#### **4.2.7. Tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa en bosques tropicales**

Se utilizó la información de una base de datos de 14 parcelas permanentes de muestreo. Las 14 unidades de muestreo de 5000 m<sup>2</sup> se dividieron en subparcelas de 100, 1000 y 2500 metros cuadrados, y para cada tamaño de parcela y estadio sucesional se calculó área basal, biomasa arriba de suelo, y sus respectivos coeficientes de variación. Los resultados fueron graficados, y se ajustó un modelo para obtener el tamaño óptimo.

#### **4.2.8. Estimación de biomasa arriba del suelo usando área basal**

Para este estudio se trabajó en las 20 parcelas permanentes del proyecto. Se utilizaron ecuaciones alométricas ya preparadas para Costa Rica, para estimar biomasa y se calculó biomasa arriba del suelo por árbol, y luego se estimó área basal (en m<sup>2</sup>/ha) y biomasa arriba del suelo por hectárea para una de las parcelas. Los gráficos de dispersión de los datos de biomasa y área basal indicaron probar tres modelos de regresión: exponencial:  $y = \beta_0 * e^{\beta_1 * x}$ , logarítmico:  $y = \beta_0 * x^{\beta_1}$ , y un polinomio de segundo grado:  $y = a + b * x + c * x^2$ .

## **5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **5.1. Línea-base de estudios de la diversidad de especies de árboles en la Península de Osa**

Se efectuó un análisis de sitios potenciales para el estudio de características del bosque en cuatro estadios de sucesión. Se lograron establecer veinte parcelas permanentes de monitoreo a lo largo del Corredor Biológico Osa. Se establecieron cinco parcelas para los estadios de sucesión de 5-15 años y mayores de 30 años. Se establecieron seis parcelas para bosque primario y cuatro parcelas para el estadio de sucesión de 15 a 30 años de edad. Las figura 1 y 2 muestran la ubicación de las parcelas de estudio obtenidas como base del proyecto. En el cuadro 2 se detalla la información de la ubicación y detalle de cada parcela.

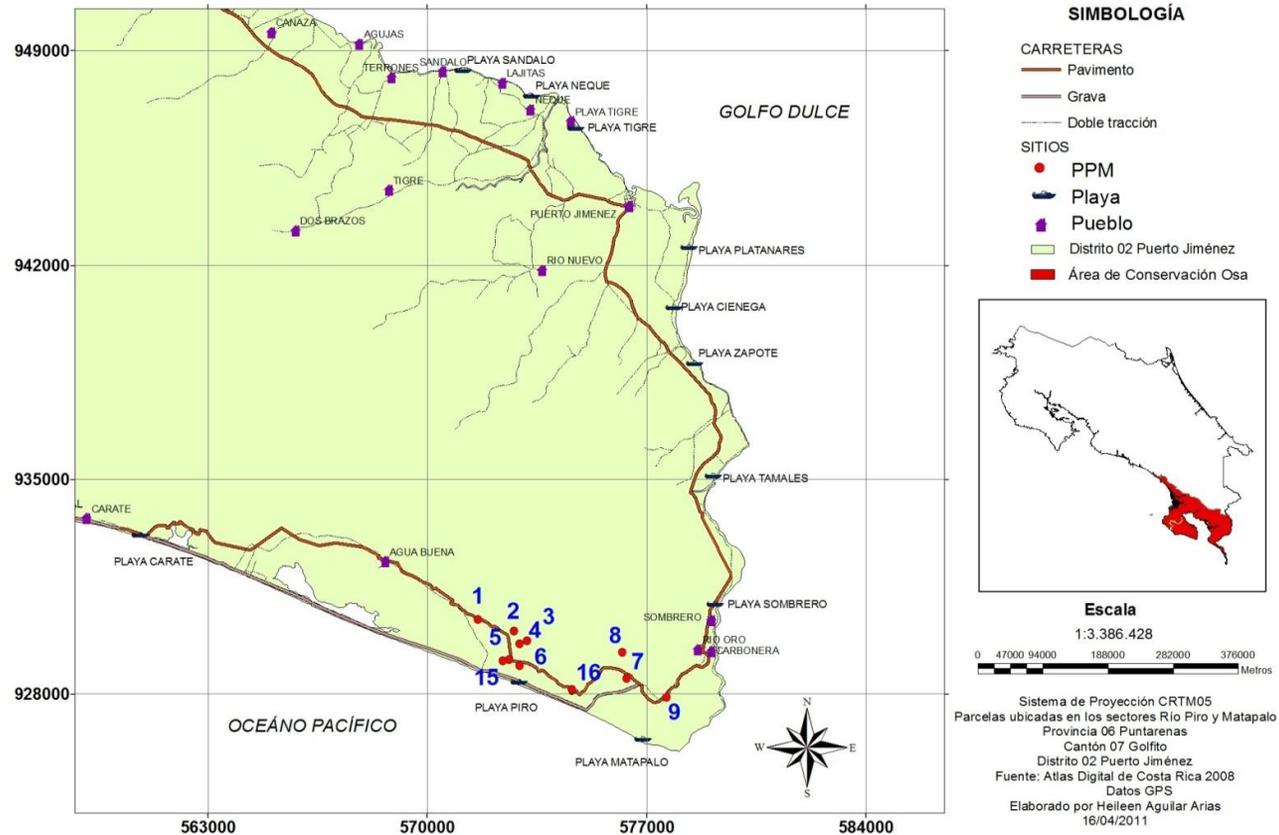
#### **5.1.1. Composición florística y estructura de sitios con bosques en diferentes estadios de sucesión secundaria y bosque maduro**

Se midieron un total de 6558 ejes, de estos 5955 fueron árboles individuales. Los árboles pueden poseer varias ramificaciones por debajo del dap, por ende se decidió en este estudio determinar los dos valores. De acuerdo al número de árboles muestreados, se encontraron 432 especies, de las cuales el 4,6% (20 especies) quedaron a nivel de morfoespecie (concepto de especie basado solamente en las características morfológicas de los individuos, sin considerar ningún otro factor biológico; ver Sarmiento (2000), 15,3% (66 especies) a nivel de género, y 0,7% (3 especies) a nivel de familia. El número de árboles desconocidos fue de 20, principalmente por ausencia de hojas o alta abundancia de lianas en la copa. Este alto porcentaje de especies con taxonomía no clara, indicó que se necesita más trabajo aún en el proceso de identificación de especies, sin embargo ha sido un muy buen avance (Aguilar 2010).

**Cuadro 2. Ubicación de las 20 PPM en el Corredor Biológico Osa.**

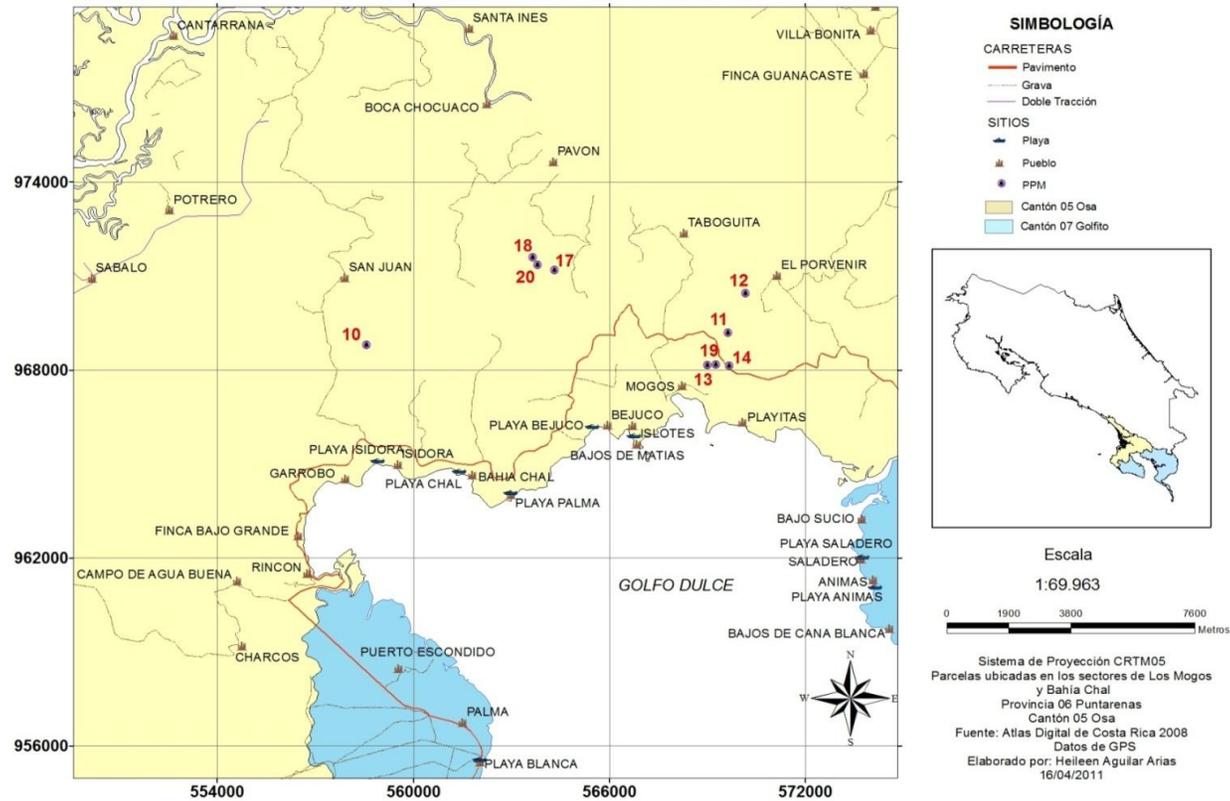
Estadio de sucesión	Región	Sitio	ID PPM	n (subtotal)
5-15 años	Matapalo	Bert Kaslteter	7	1
	Los Mogos	Elvin Campos	12	1
	Los Mogos	Elvin Campos	14	1
	Los Mogos	Alfonso Durán	17	1
	Los Mogos	Alfonso Durán	20	1
			<b>Total</b>	<b>5</b>
15-30 años	Río Piro	Sitio La U	1	1
	Río Piro	Sendero terciopelo	5	1
	Matapalo	Lapa Ríos	9	1
	Los Mogos	Alfonso Durán	18	1
			<b>Total</b>	<b>4</b>
> 30 años	Río Piro	Sendero Los Higueros	4	1
	Río Piro	Sendero Piro	6	1
	Los Mogos	Propiedad El Tucán	11	1
	Río Piro	Sendero las Rocas	15	1
	Río Piro	Sendero las Rocas	16	1
			<b>Total</b>	<b>5</b>
primario	Río Piro	Laguna Silvestre	2	1
	Río Piro	Sendero Los Higueros	3	1
	Matapalo	Finca Manuel Ramírez	8	1
	Los Mogos	Servicentro Río Claro	10	1
	Los Mogos	Mirador Mogos	13	1
	Los Mogos	Mirador Mogos	19	1
			<b>Total</b>	<b>6</b>
<b>Gran Total</b>				<b>20</b>

**Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector Río Piro y Cabo Matapalo en la Península de Osa**



**Figura 1. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Río Piro y Matapalo, Península Osa, Costa Rica. Fuente: Aguilar (2011).**

**Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector Los Mogos y Bahía Chal en la Península de Osa**



**Figura 2. Ubicación de las Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos y Bahía Chal, Península de Osa. Fuente: Aguilar (2011).**

### 5.1.1. Composición florística y estructura de sitios con bosques en diferentes estadios de sucesión secundaria y bosque maduro<sup>1</sup>

Se midieron un total de 6558 ejes, de estos 5955 fueron árboles individuales. Los árboles pueden poseer varias ramificaciones por debajo del dap, por ende se decidió en este estudio determinar los dos valores. De acuerdo al número de árboles muestreados, se encontraron 432 especies, de las cuales el 4,6% (20 especies) quedaron a nivel de morfoespecie (concepto de especie basado solamente en las características morfológicas de los individuos, sin considerar ningún otro factor biológico; ver Sarmiento (2000), 15,3% (66 especies) a nivel de género, y 0,7% (3 especies) a nivel de familia. El número de árboles desconocidos fue de 20, principalmente por ausencia de hojas o alta abundancia de lianas en la copa. Este alto porcentaje de especies con taxonomía no clara, indicó que se necesita más trabajo aún en el proceso de identificación de especies, sin embargo ha sido un muy buen avance (Aguilar 2010).

Según la prueba ANOSIM, se encontraron diferencias estadísticas en la composición de árboles entre las etapas de sucesión ( $R = 0,665$ ;  $p = 0,0005$ ). Sin embargo, cuando se realizaron las comparaciones específicas, entre los bosques secundarios no se encontraron diferencias (joven – intermedio  $R = 0,11$ ; joven – maduros  $R = 0,222$ ; intermedio – maduro  $R = -0,296$ ), mientras que los bosques primarios fueron diferentes florísticamente a los secundarios (valores de  $R > 0,7$ ).

El análisis multivariado NMDS determinó la agrupación espacial de las 14 parcelas permanentes, en función de la abundancia de las especies de árboles (figura 3). Los bosques primarios se localizaron al lado derecho del gráfico, mientras que los bosques secundarios al lado izquierdo (figura 3), demostrando diferencias

---

<sup>1</sup> Resultados extraídos de Morales, M. 2010. Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 115 p.

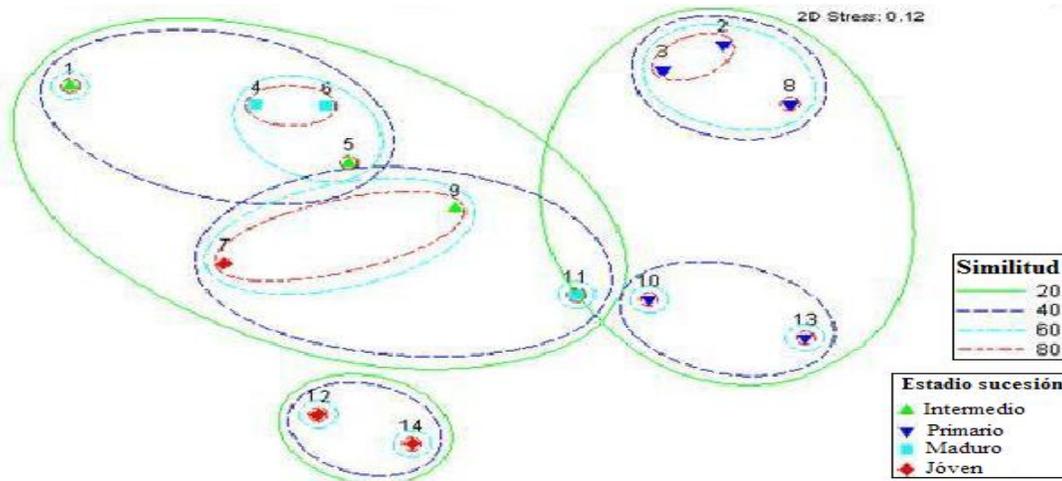
florísticas dentro de los dos tipos de bosque. Al nivel del 20% de similitud se encontraron 3 grupos, mientras al 40% se identificaron 5 grupos de florísticos.

Un gran grupo de parcelas está conformado por bosques secundarios jóvenes, intermedios y maduros, a un nivel de similitud del 20% (figura 3). Al nivel de similitud del 40%, los bosques intermedios no conformaron un grupo. Las unidades 4 y 6 con edad mayor a 30 años fueron muy similar entre sí, pero muy diferentes a la parcela 11. Las unidades 12 y 14 (5 – 15 años) ubicadas en Los Mogos fueron también muy similares florísticamente, pero no tan similar a la parcela 7, que su vez fue más similar a la parcela 9 de 15 – 30 años. Los resultados indican que la edad de los bosques no es el único factor que explica ciertas agrupaciones, sin embargo, en general estas son las principales especies presentes en estos bosque: *Apeiba tibourbou*, *Spondias mombin*, *Vochysia ferruginea*, *Luehea seemannii*, *Inga multijuga*, *Alchornea costaricensis*, *Miconia argentea*, *Hyeronima alchorneoides*, *Trichospermum galeotii*, *Goethalsia meiantha*, *Ficus insipida*, *Inga thibaudiana*, entre otras especies; características de bosques secundarios tropicales y pertenecientes al gremio de heliófitas durables y efímeras (Finegan 1996; Sanchún y González 2006).

La parcela 1 con edad de 15 – 30 años se alejó más florísticamente de los demás bosques secundarios (al extremo izquierdo del gráfico), y por ende no presentó una agrupación tan clara; consecuencia del fuerte peso ecológico de *Guazuma ulmifolia* y la menor presencia de especies comunes en los demás bosques secundarios. Posiblemente la fuerte intensidad de uso del suelo en el pasado provocó estas fuertes diferencias, ya que *G. ulmifolia* es asociada a matrices agrícolas y silvopastoriles (Ferreira *et al.* 2001; CATIE 2003).

La parcela 11 (> 30 años) también estuvo más distante de los demás bosques secundarios, sin embargo florísticamente estuvo más cerca de los bosques primarios. Las especies más abundantes fueron *Vochysia ferruginea*, *Laetia procera*, *Casearia arborea* y *Vochysia allenii*, sin embargo, especies esciófitas de bosques primarios comenzaron a regenerar en mayor medida en este bosque: *Peltogyne purpurea*, *Aspidosperma spruceanum*, *Carapa nicaraguensis*, *Couratari*

*guianensis*, *Eschweilera biflora*, *Guarea* spp., *Lacmellea panamensis*, *Parathesis acostensis*, *Ocotea multiflora*, *Pleurothyrium golfodulcensis*, *Pouteria* spp., *Terminalia amazonia*, *Vantanea barbourii*, *Welfia regia*, entre otras.



**Figura 3. Ordenación espacial de las unidades de bosque según el escalonamiento no métrico multidimensional (NMDS).** Fuente Morales (2010)

Nota: Números corresponden a la identificación de cada parcela dentro del Corredor Biológico Osa. Tipos de bosques: 5 – 15 años = 7,12 y 14; 15 – 30 años = 1, 5 y 9; > 30 años = 4, 6 y 11; Primarios = 2,3,8,10 y 13.

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

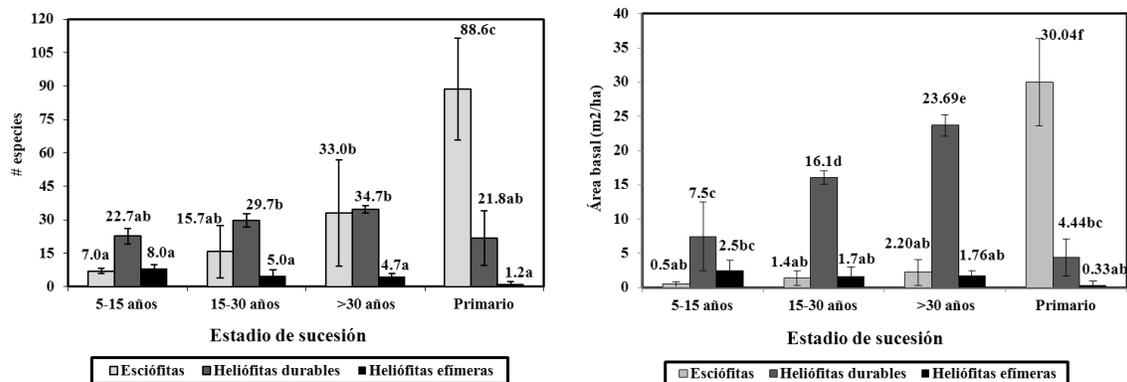
De acuerdo a estos resultados, el número y abundancia de especies esciófitas y palmas, es la principal causa de las diferencias florísticas entre bosques primarios y secundarios del Corredor Biológico Osa, determinado principalmente por la edad del bosque y el grado de intervención. Dentro de los bosques primarios, el factor distribución geográfica es la principal razón en la desigualdad de especies, donde los bosques del norte de la península son muy diferentes florísticamente a los del sur. Quesada *et al* (1997) también describen tipos de vegetación en función de la zona geográfica, topografía y otros factores para la Península de Osa, basados principalmente en experiencias de campo y recolecciones botánicas.

Muy posiblemente dentro de los bosques secundarios, las diferencias florísticas no solo se explican por la edad de sucesión, variables como tipos de suelo, banco de semillas, uso anterior del suelo, limitaciones especiales en la dispersión de semillas, presencia de bosques primarios remanentes, biología de las especies, variaciones fenológicas, entre otros, podrían ser otras de las causas, que también son descritas por diversos autores (Ruschel *et al.* 2009, Venancio *et al.* 2008; Norden *et al.* 2009, Saldarriaga *et al.* 1988, Guariguata *et al.* 1997; Guariguata y Ostertag 2002; Louman *et al.* 2001; Lamprecht 1990; Gentry 1998; citado por Asquith 2002; Ferreira *et al.* 2001, Letcher y Chazdon 2009).

Según el análisis de la estructura horizontal, se determinaron diferencias en el número de especies en relación a la edad del bosque, el gremio ecológico y la interacción edad – gremio ( $p < 0,0001$ ). Igual comportamiento se presenta para el área basal por gremio ecológico (Edad bosque; Gremio; Interacción edad – gremio:  $p < 0,00001$ ). El número de especies y área basal del gremio esciófito incrementó con el avance de la sucesión, y fue máxima en los bosques primarios. El área basal y cantidad de especies heliófitas durables incremento hasta los bosques > 30 años, para luego disminuir en los bosques primarios. Las especies heliófitas efímeras disminuyeron con el avance de la sucesión, de forma similar se comportó el área basal (figura 4).

El aumento del número especies tolerantes a la sombra y su área basal a lo largo de la sucesión, es un indicador de la recuperación y fase de cambio estructural de

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



**Figura 4.** Número de especies (en 0,5 ha) y área basal (m<sup>2</sup>/ha) por gremio ecológico a través de la cronosecuencia del CBO. **Barras corresponden a las desviaciones estándar. Letras indican diferencias estadísticas entre grupos según pruebas de Duncan.** Fuente Morales (2010)

El análisis de varianza de la estructura vertical, determinó diferencias estadísticas significativas en las alturas máximas por tipo de bosque ( $p < 0,000001$ ). Estos resultados mostraron una recuperación en la estructura vertical, donde la altura

máxima aumentó en función del avance de la sucesión, siendo mayor en bosques primarios. Denslow (2000) determinó una altura máxima promedio de 40 m en bosques maduros del Monumento Natural Barro del Colorado, Panamá, con árboles emergentes de 50 m; mientras que Saldarriaga *et al.* (1988) encontraron en bosques también maduros del sitio Río Negro, Venezuela; alturas máximas mayores o iguales a 25 m.

A partir de las alturas máximas se obtuvieron los pisos de altura, se determinaron las especies y se calculó la similitud florística entre los tipos de bosques, basado en el índice de afinidad de “Horn” (cuadro 4). La principal similitud florística entre los bosques secundarios y primarios se presenta en el piso inferior, donde la edad > 30 años fue la más afín con 32%. Para todos los pisos de altura, las edades de 15 – 30 años y > 30 años fueron los más similares, y la menor afinidad se presentó entre la edad de 5 – 15 años y los bosques primarios. El piso superior muestra que, los bosques secundarios comparten un bajo porcentaje de la composición florística con bosques los primarios, comportamiento descrito por Guariguata y Ostertag (2002).

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

**Cuadro 3. Altura máxima promedio (h max pro en metros), desviaciones estándar (De), pisos de altura y comparaciones de Duncan\* para diferentes estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.**

**Fuente Morales (2010)**

Estadio sucesión	h max pro	De	2/3 h max pro**	1/3 h max pro***
5-15 años	17.0 a	3.6	11.3	5.7
15-30 años	23.7 b	3.2	15.8	7.9
>30 años	29.0 b	2.6	19.3	9.7
Primario	39.6 c	3.2	26.4	13.2

\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales; \*\* Dos terceras partes de la altura máxima de vuelo por tipo de bosque; \*\*\* Una tercera parte de la altura máxima de vuelo por tipo de bosque.

**Cuadro 4. Porcentaje de afinidad florística por piso de altura y tipo de bosque para la cronosecuencia del CBO, según el índice de similitud de Horn. Fuente Morales (2010)**

Piso altura*	Tipo bosque	Tipo bosque		
		5-15 años	15-30 años	> 30 años
PI	15-30 años	29.6		
	> 30 años	26.0	54.5	
	Primario	10.1	22.3	32.0
PM	15-30 años	53.8		
	> 30	40.6	59.9	
	Primario	12.3	15.5	15.0
PS	15-30 años	59.7		
	> 30 años	39.8	60.4	
	Primario	2.5	7.4	2.2

\* Piso de altura: PI = piso inferior; PM = piso medio; PS = piso superior

### 5.1.2. Status de conservación y uso de las especies de árboles, incluyendo especies de maderables

Un total 46 especies fueron clasificadas con algún grado de amenaza o restricción de exportación e importación en diferentes bases de datos nacionales e internacionales. Un total de 26 especies son endémicas de Costa Rica, correspondiente al 6,2% de las especies encontradas en el presente estudio (432 especies): *Aiouea obscura*, *Ardisia dunlapiana*, *Coccoloba standleyana*, *Desmopsis verrucipes*, *Duroia costaricensis*, *Ficus osensis*, *Guarea aguilarii*,

*Guatteria pudica*, *Inga bella*, *Inga jimenezii*, *Inga litoralis*, *Licania operculipetala*, *Licaria pergamentacea*, *Miconia osaensis*, *Mortoniendendron cauliflorum*, *Ocotea multiflora*, *Ouratea rinconensis*, *Parathesis acostensis*, *Pleurothyrium golfodulcensis*, *Pleurothyrium pauciflorum*, *Sapium allenii*, *Sloanea guapilensis*, *Unonopsis osae*, *Vachellia allenii* y *Williamodendron glaucophyllum*. Las familias que presentan mayor número de especies endémicas son Lauraceae (6 especies), Fabaceae (4 especies), Annonaceae (3 especies) y Myrsinaceae (2 especies). De las especies endémicas, solo cinco están también clasificadas de acuerdo algún grado de amenaza: *Aiouea obscura*, *Inga bella*, *Inga jimenezii*, *Inga litoralis* y *Williamodendron glaucophyllum*. En el cuadro 5 se detalla el número de especies por tipo de bosque que se encuentran catalogadas con algún tipo de peligro, además se muestra la cantidad de especies endémicas.

**Cuadro 5. Número de especies por tipo de bosque que se encuentran categorizadas según CITES (2008), IUCN (2008), Estrada et al (2005), Decreto 25700, Soto y Jiménez (1992) y endémicas (Aguilar y Cornejo, 2010). Fuente Morales (2010)**

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

\*Para obtener mayor detalle de las especies encontradas en el presente estudio, consultar Morales 2010.

*Anthodiscus chocoensis* y *Caryodaphnopsis burgeri* correspondieron a especies vedadas según el Decreto 25700 del MINAET. Cinco especies se valoraron con una taxonomía que no es clara, ellas son *Laetia* sp, *Trichilia* sp, *Virola* sp, *Hirtella* sp, y *Garcinia* sp y posiblemente puedan ser nuevas para la ciencia según consultas en el INBio. El caso de *Hirtella* sp. posiblemente no haya sido colectada.

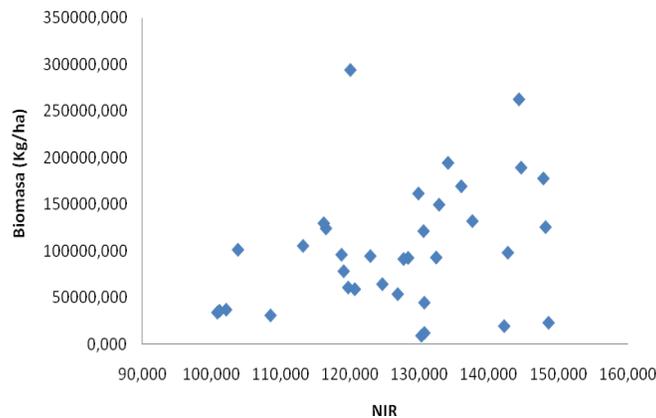
Los bosques primarios presentaron mayor cantidad especies con algún grado de peligro y endémicas respecto a los bosques secundarios. Sin embargo se nota un aumento de estas especies conforme el estadio de sucesión es mayor; y por consiguiente los bosques secundarios también resguardan especies amenazadas

o/y endémicas. Estas especies son evidencia de que la flora de la Península de Osa y otras partes de Costa Rica, todavía no se conoce en su totalidad.

## 5.2. Cobertura del suelo en las áreas de estudio con sensores remotos e índices de fragmentación y conectividad de las mismas<sup>2</sup>

### 5.2.1 Uso de sensores remotos para estimar biomasa arriba del suelo

Se determinaron los factores que intervienen en el comportamiento anormal de la reflectancia con respecto a la biomasa a través del estudio de las parcelas muestradas (cada parcela se dividió en dos partes A-B obteniendo una muestra de 36 parcelas con su valor de biomasa y reflectancia. Las parcelas 7A, 7B, 14A, 14B y 2A fueron eliminadas de la base de datos) (Figura 5).



**Figura 5. Biomasa contra NIR con las 36 parcelas incluidas.  
Fuente Soto (2011)**

Según Gilabert et al (1997) a medida que la vegetación crece sobre un tipo de suelo determinado, disminuye la reflectividad en el rojo y aumenta en el infrarrojo

---

<sup>2</sup> Resultados extraídos de: Soto, C. 2011. Uso de sensores remotos para estimar biomasa en bosques de la Península de Osa. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 45 p.

cercano, por lo que podemos separar los sitios con cubierta vegetal de los sitios con suelo expuesto. No obstante, con los datos de las 36 parcelas no se presentó el fenómeno mencionado por estos autores.

En el cuadro 6 se muestran los valores de reflectancia promedio del NIR por etapa de desarrollo del bosque. La etapa de sucesión de 5 a 15 años tiene mayor reflectancia (125,787) que la presentada por el bosque en la etapa de 15 a 30 años (118,172). Al eliminar las parcelas 7A, 7B, 14A, 14B y 2A se presenta el comportamiento expuesto por Gilabert et al (1997) (Cuadro 7).

**Cuadro 6. Datos de biomasa y reflectancia por tipo de bosque, utilizando las 36 parcelas. Fuente Soto (2011)**

ETAPA	B PROM Kg/ha	B STD	NIR PROM	NIR STD
may-15	31939,353	20493,9	125,787	15,864
15-30	62120,37	24062,959	118,172	11,227
Mayor de 30	114318,704	18546,792	125,881	13,852
Primario	202342,678	77823,745	137,124	9,422

**Cuadro 7. Datos de biomasa y reflectancia por tipo de bosque, eliminando las parcelas 7A, 7B, 14A, 14B y 2A. Fuente Soto (2011)**

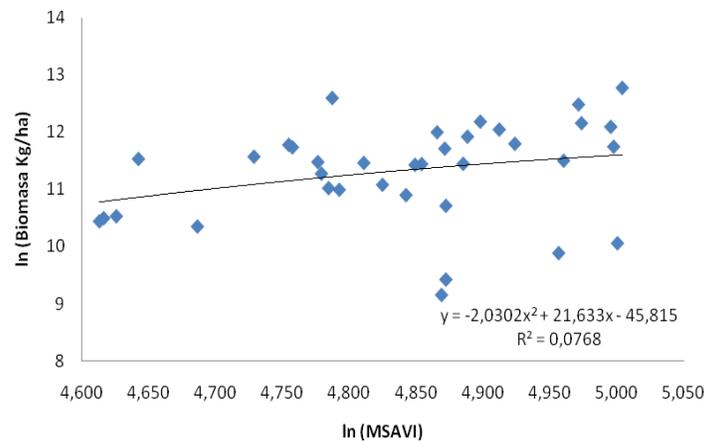
ETAPA	B PROM (Kg/ha)	B STD	NIR PROM	NIR STD
may-15	47724,811	16580,416	113,706	10,822
15-30	62120,37	24062,959	118,172	11,227
Mayor de 30	114318,704	18546,792	125,881	13,852
Primario	192196,526	75202,91	139,029	7,685

Las parcelas 14A y 14B (5 a 15 años) se encontraban invadidas por una capa densa de helechos que pueden alcanzar dos metros de altura. De acuerdo a Díaz *et al.* (2008), las zonas con mucho helecho (Azolla) aparecen como manchas

altamente reflectivas en el infrarrojo cercano lo que indica una elevada actividad fotosintética, muy superior a la de la vegetación nativa en lugares inundados.

El comportamiento descrito por Díaz et al (2008) fue encontrado en la parcela 14A, la cual tiene un valor bajo de biomasa (9430,75 Kg/ha) y la reflectividad es alta (130,20); lo mismo sucede con la parcela 14B.

Al graficar el logaritmo natural de la biomasa contra el logaritmo del MSAVI se observó que las parcelas 14A, 14B, 7A y 7B presentaron una línea de tendencia diferente a las demás parcelas (Figura 6). Además la correlación entre las variables independientes y la biomasa fue muy baja, 0,4 para el NIR y MSAVI (Cuadro 8).



**Figura 6. Logaritmo natural de la biomasa natural del MSAVI con las 36 parcelas incluidas Fuente Soto (2011)**

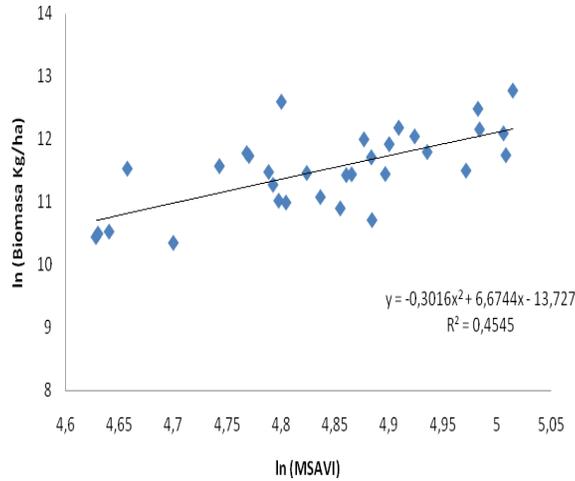
**Cuadro 8. Matriz de correlaciones de las bandas espectrales e índices de vegetación extraídos de la imagen con corrección de la bruma y relieve con las 36 parcelas incluidas en el estudio. Fuente Soto (2011)**

	B	NIR	Roja	Azul	SAVI	$\eta$	GEMI	NDVI	MSAVI
<b>B</b>	1,000								
<b>NIR</b>	0,400	1,000							
<b>Roja</b>	-0,259	-0,295	1,000						
<b>Azul</b>	-0,208	-0,145	0,975	1,000					
<b>SAVI</b>	0,244	0,235	-0,994	-0,974	1,000				
<b><math>\eta</math></b>	0,426	0,917	-0,651	-0,522	0,601	1,000			
<b>GEMI</b>	-0,221	-0,047	0,337	0,338	-0,337	-0,178	1,000		
<b>NDVI</b>	0,243	0,231	-0,994	-0,974	1,000	0,598	-0,337	1,000	
<b>MSAVI</b>	0,400	1,000	-0,299	-0,149	0,239	0,919	-0,049	0,235	1,000

**Cuadro 9. Matriz de correlaciones de las bandas espectrales e índices de vegetación extraídos de la imagen con corrección de la bruma y relieve sin las parcelas 7A-7B y 14A- 14B. Fuente Soto (2011)**

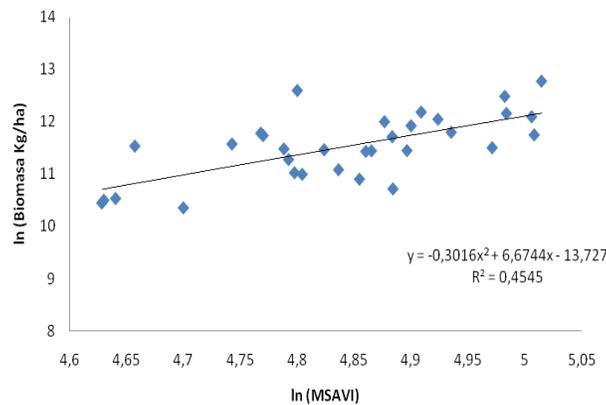
	B	NIR	Roja	Azul	SAVI	$\eta$	GEMI	NDVI	MSAVI
<b>B</b>	1,000								
<b>NIR</b>	0,596	1,000							
<b>Roja</b>	-0,278	-0,287	1,000						
<b>Azul</b>	-0,215	-0,122	0,974	1,000					
<b>SAVI</b>	0,248	0,232	-0,994	-0,975	1,000				
<b><math>\eta</math></b>	0,590	0,911	-0,655	-0,515	0,610	1,000			
<b>GEMI</b>	0,002	-0,133	0,379	0,339	-0,376	-0,267	1,000		
<b>NDVI</b>	0,246	0,228	-0,994	-0,975	1,000	0,607	-0,376	1,000	
<b>MSAVI</b>	0,597	1,000	-0,291	-0,126	0,236	0,913	-0,134	0,232	1,000

Se eliminaron las parcelas 14A, 14B, 7A y 7B para lograr una única línea de tendencia (Figura 7). La correlación entre las variables independientes y la biomasa aumentó a 0,59 para el NIR y MSAVI (Cuadro 9).

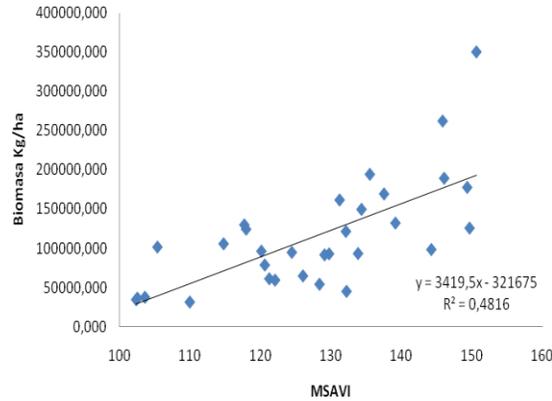


**Figura 7. Logaritmo natural de la biomasa contra logaritmo natural del MSAVI sin las parcelas 7A-7B y 14A-14B. Fuente Soto (2011)**

Al graficar biomasa versus MSAVI se encontró que la parcela 2A posee un valor de biomasa observada alto y una reflectancia baja (Figura 8). Además se registró en esta parcela un árbol de la especie *Caryocar costaricense* con 2 m de diámetro, 40 m de altura y la biomasa es de 22,7 toneladas. La parcela 2A fue eliminada de los datos utilizados para crear el modelo porque presenta un comportamiento diferente al resto de la muestra (Figura 9).



**Figura 8. Biomasa contra MSAVI sin las parcelas 7A-7B y 14A-14B. Fuente Soto (2011)**



**Figura 9. Biomasa contra MSAVI sin las parcelas 7A-7B, 14A-14B y 2A.**

**Fuente Soto (2011)**

Al eliminar las parcelas 14A, 14B, 7A, 7B y 2A, la variable que presentó mayor correlación con la biomasa fue el MSAVI con 0,5968 el cual superó por poco a la banda NIR con 0,5963 y el  $\eta$  con 0,5895 (Cuadro 10).

El índice de vegetación GEMI minimiza los errores relacionados con los efectos atmosféricos sin alterar la información sobre la vegetación. La imagen utilizada para este estudio fue corregida (se eliminó la bruma), sin embargo utilizar GEMI no aporta mucho al modelo. En estudios en los que no se haga corrección radiométricamente es necesario valorar la utilización del GEMI (Cuadro 10).

**Cuadro 10. Matriz de correlaciones de las bandas espectrales e índices de vegetación extraídos de la imagen con corrección de la bruma y relieve sin las parcelas 7A-7B, 14A-14B y 2A. Fuente Soto (2011)**

	B	NIR	Roja	Azul	SAVI	H	GEMI	NDVI	MSAVI
<b>B</b>	1,0000								
<b>NIR</b>	0,5963	1,0000							
<b>Roja</b>	-0,2780	-0,2866	1,0000						
<b>Azul</b>	-0,2153	-0,1220	0,9744	1,0000					
<b>SAVI</b>	0,2483	0,2319	-0,9942	-0,9747	1,0000				
<b><math>\eta</math></b>	0,5895	0,9115	-0,6553	-0,5145	0,6097	1,0000			
<b>GEMI</b>	0,0023	-0,1329	0,3788	0,3387	-0,3759	-0,2674	1,0000		
<b>NDVI</b>	0,2462	0,2280	-0,9940	-0,9751	1,0000	0,6065	-0,3757	1,0000	
<b>MSAVI</b>	0,5968	1,0000	-0,2906	-0,1261	0,2361	0,9132	-0,1344	0,2322	1,0000

## Selección del mejor modelo de ajuste

Por medio del análisis de regresión se determinó que el mejor modelo de ajuste fue  $B=458,575227*\eta$ , con un  $r^2$  de 0,80203 lo cual implica que más del 80% de la variación total observada en la variable dependiente (biomasa) es explicada por el modelo. Otros modelos que presentaron buenos resultados fueron los que estiman biomasa a partir del NIR y MSAVI (Cuadro 11).

En el caso de que la imagen tenga muchos problemas de nubosidad y no se haya aplicado una corrección radiométrica se recomienda utilizar un modelo como  $B=941,088954*NIR$  el cual solo utiliza la banda infrarroja cercana. La banda roja es más afectada por la nubosidad.

Se han realizado otros estudios para estimar biomasa con sensores remotos: Sevillano et al (2009) utilizaron imágenes Charge-Coupled Device (CCD) del satélite Chinese-Brazilian Earth Resources Satellite (CBERS) para estimar biomasa en *Pinus radiata* y obtuvieron ecuaciones con  $r^2$  máximo de 0,519. Estos autores manifestaron que esos resultados preliminares muestran que los datos proporcionados por las imágenes CCD-CBERS son útiles en la estimación de biomasa aérea y reservas de carbono.

Muukkonen y Heiskanen (2006) crearon una ecuación para calcular biomasa en un bosque de coníferas al norte de Finlandia. La ecuación estimó la biomasa en función de las bandas NIR y roja de imágenes ASTER y MODIS, obteniendo un  $r^2$  de 0,56. En este estudio se determinó con una imagen de menor resolución espectral (SPOT) y ecosistemas más complejos (Bosque tropical) un modelo con mejor ajuste ( $r^2 = 0,80203$ ) que el encontrado por los investigadores antes citados.

**Cuadro 11. Criterios para seleccionar el modelo para estimar biomasa a partir de las bandas espectrales y/o los índices de vegetación. Fuente Soto (2011)**

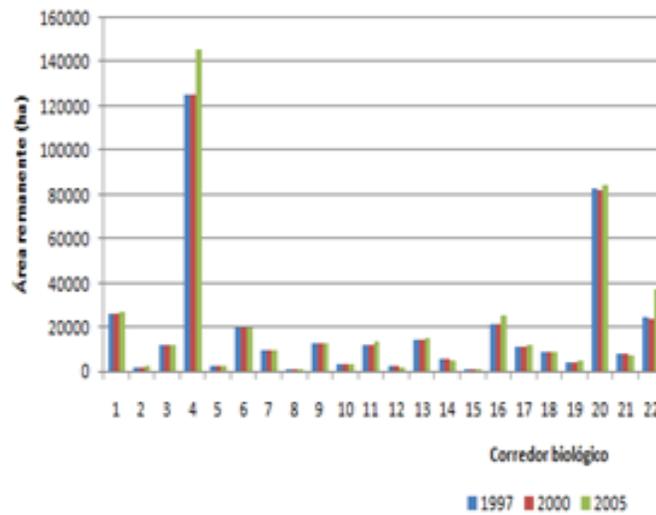
Criterios de decisión	Modelo Analizado					
	1	2	3	4	5	6
<b>Ecuación</b>	B=929,666841 *MSAVI	B=941,088954 *NIR	B=458,575227* $\eta$	ln(B)=2,371450 *ln(MSAVI)	ln(B)=2,377407 *ln(NIR)	ln(B)=2,070067 *ln( $\eta$ )
<b>r<sup>2</sup></b>	0,79429	0,79482	0,80203	0,99854	0,99855	0,9985
<b>Syx</b>	61764,48225	61685,06126	60591,94569	0,44597	0,44466	0,45193
<b>FI</b>	0,79429	0,79482	0,80203	0,34604	0,35004	0,34089
<b>Se</b>	61764,48225	61685,06126	60591,94569	56670,84963	56497,08321	56893,31747
<b>CV%</b>	53,77132	53,70218	52,75053	49,33688	49,1856	49,53055
<b>Análisis de residuos</b>						
<b>Y<sub>obs</sub> vrs Y<sub>est</sub></b>	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO
<b>Resid vrs Y<sub>est</sub></b>	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO
<b>Resid vrs VI</b>	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO	BUENO

### **5.2.2. Análisis de fragmentación y conectividad del Corredor Biológico Osa<sup>3</sup>**

La figura 10 muestra el área total remanente de cobertura forestal de diferentes corredores biológicos

---

<sup>3</sup> Resultados extraídos de: Calvo, A. 2009. Determinación de índices de fragmentación y modelación de la conectividad en los corredores biológicos de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 152 p.



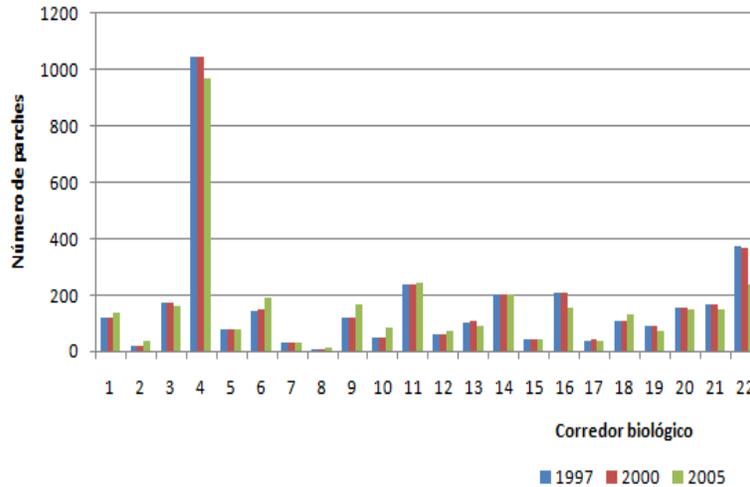
**Figura 10. Área total remanente (ha) de cobertura forestal de diferentes CB.**

**Fuente: Calvo (2009)**

En el año 2000 el CB Osa presentó una de las áreas remanentes mayores en comparación a otros corredores, con un valor de 82 132 ha. Del mismo modo, para el año 2005 este corredor obtuvo una de las áreas de remanencia mayores, sin embargo incrementó a 84 484 ha.

Durante el período 2000-2005 se dio la deforestación de 9257 ha, proceso que se concentró en el 62,8 % de varios CB de Costa Rica, siendo poco afectado el CB Osa.

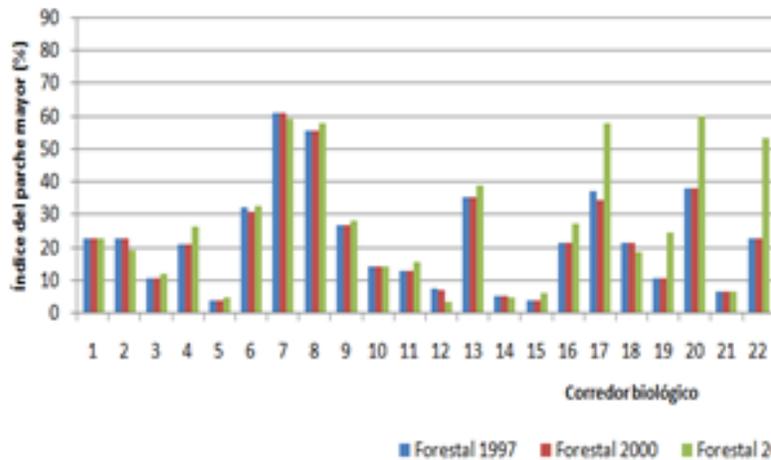
De acuerdo con la figura 11, en el año 2000 el CB Osa registró 155 parches de bosque, mientras que para el año 2005 se contabilizaron 145 parches de bosque, mostrándose una disminución para este último año.



**Figura 11. Número de parches con cobertura forestal de diferentes CB.**

**Fuente: Calvo (2009)**

La figura 12 muestra el comportamiento del índice del parche mayor de cobertura forestal de diferentes CB.



**Figura 12. Índice del parche mayor (%) de la cobertura forestal de diferentes**

**CB. Fuente: Calvo (2009)**

En el año 2000 el CB Osa presentó un LPI de 38%, mientras que para el año 2005 reportó uno de los valores máximos con respecto a los otros corredores, el cual es equivalente a un 60,1%, notándose un incremento del 22,1% durante ese período.

Durante el periodo 2000-2005 este corredor mostró procesos de deforestación y recuperación de la cobertura forestal en forma simultánea; además surgieron parches de bosque secundario o se incrementó el perímetro de los parches existentes con cobertura clasificada también como bosque secundario. Igualmente, aumentó la proporción del parche de mayor tamaño, por lo tanto el LPI se incrementó.

Según Gurrutxaga et al. (2008), los parches remanentes tienden a disminuir en superficie o desaparecen, al ocurrir simultáneamente los procesos de recuperación y deforestación de la cobertura forestal.

Cuando ocurren frentes de deforestación y en estos mismos frentes ocurren igualmente procesos de recuperación, la fragmentación y restauración del paisaje adquiere un carácter muy dinámico (FONAFIFO y EOSL, 2007).

En general para este corredor que sufrió un cierto grado de deforestación, ningún índice de fragmentación se quedó sin variar, por lo tanto disminuyeron o aumentaron.

### **Conectividad**

De un total de 121 123 ha, para el año 2005 el CB Osa presentó el 71,3% de su territorio cubierto por hábitat natural (forestal y manglar), de los cuales el 1,6% corresponde a manglar.

Según el análisis de conectividad, se reportó que para el año 2000 la densidad de fragmentos de bosque del CB Osa correspondió a 0,13 parches por cada 100 ha, lo cual obtuvo una de las densidades menores con respecto a otros corredores. Para el año 2005 este corredor presentó una densidad de 0,12 parches por cada 100 ha, notándose una disminución durante este periodo.

En cuanto a la distancia media al vecino más cercano, se tiene que para el año 2000 el CB Osa registró una distancia de 290,7 m, mientras que para el año 2005 se obtuvo una distancia de 281,4 m, observándose una variación durante el periodo, es decir, ocurrió una reducción de 9,3 m.

Por otro lado, este corredor mostró una resistencia de 216, por lo que se clasificó como de conectividad estructural media, mientras que la conectividad funcional se calificó como alta, ya que se obtuvo un valor de costo a la conectividad de 336042 (lo anterior fue evaluado a nivel nacional).

A nivel de CB, cerca del 99,9% del territorio presentó valores de resistencia bajos o de conectividad estructural alta. Mientras que el porcentaje restante se dividió en proporciones mínimas de conectividad media y baja.

Además cerca del 98,1% del territorio presentó valores de resistencia bajos o de conectividad funcional alta. Mientras que aproximadamente el 1,4% del territorio muestra valores de resistencia o conectividad funcional media. Alrededor del 0,5% del territorio presenta valores de resistencia altos o de conectividad funcional baja.

Es importante mencionar que este estudio muestra una generalización de cómo la interacción de elementos específicos del paisaje tales como lo son la fragmentación de los ecosistemas naturales, cobertura de la tierra, ríos poblados y carreteras van a condicionar o favorecer la conectividad del CB.

Cabe destacar que el mayor costo para la conectividad funcional en el CB Osa se debe a la interacción de los siguientes elementos: en el sector sur se da la presencia de un segmento del río Sierpe, inmerso principalmente en una matriz de cobertura no forestal, gran fragmentación y ausencia de alguna área silvestre protegida (ASP) cerca de esta zona. Más al noreste del CB existe un tramo de una carretera de la red vial nacional primaria, inmersa en una matriz formada por cobertura no forestal y algunas plantaciones forestales. Posterior a la carretera, siempre al noreste del CB el costo disminuye debido a la cercanía del Parque Nacional Piedras Blancas.

En general, las condiciones óptimas para la conectividad funcional son aquellas en las que cerca de las ASP existe un alto porcentaje de hábitat natural, baja fragmentación y ausencia de carreteras y poblados, lo cual es lógico ya que serían áreas de poca influencia antropogénica en excelente estado de conservación a pesar de no encontrarse protegidas.

Por otro lado, cuando una carretera queda inmersa en una matriz compuesta por cobertura forestal y no forestal, poco fragmentada, su efecto se reduce y por lo tanto no afecta en gran medida la conectividad funcional. Sin embargo esto es cierto siempre y cuando la carretera se encuentre cercana a un ASP o a zonas de alta presencia de cobertura forestal. Esta situación ocurrió en el CB Osa.

Los ríos independientemente del orden en que se clasifiquen no representan una limitante para la conectividad. Sin embargo para que esta afirmación sea del todo cierta, los ríos deben encontrarse en una matriz de hábitat natural, poco fragmentado. En el CB Osa el río Rincón afectó la conectividad funcional, debido a que se trató de un río orden siete inmerso en una matriz altamente fragmentada y dominada por cobertura no forestal.

### **5.3. Servicios ambientales derivados de las zonas de estudio, incluyendo la tasa de fijación de carbono en la vegetación, conservación de la biodiversidad, y protección del agua**

Los resultados para este objetivo se dieron a partir de tres estudios realizados con base a la fijación de carbono y la biomasa disponible en los diferentes ecosistemas.

#### **5.3.1. Variación en el contenido de carbono y la gravedad específica de madera de cuatro especies de árboles tropicales<sup>4</sup>**

##### ***Promedios de gravedad específica (GE) y fracción de carbono (FC)***

La GE media por árbol individual varió hasta 3 veces en todas las especies, la más baja fue para *Apeiba* (0,18) y la mayor para *Hyeronima* (0,55). La especie con mayor variación de GE fue *A. tibourbou* con CV del 23,79% y el de menor variación fue *Tetrathylacium* con CV de 8,8%. La media de GE para *A. tibourbou*

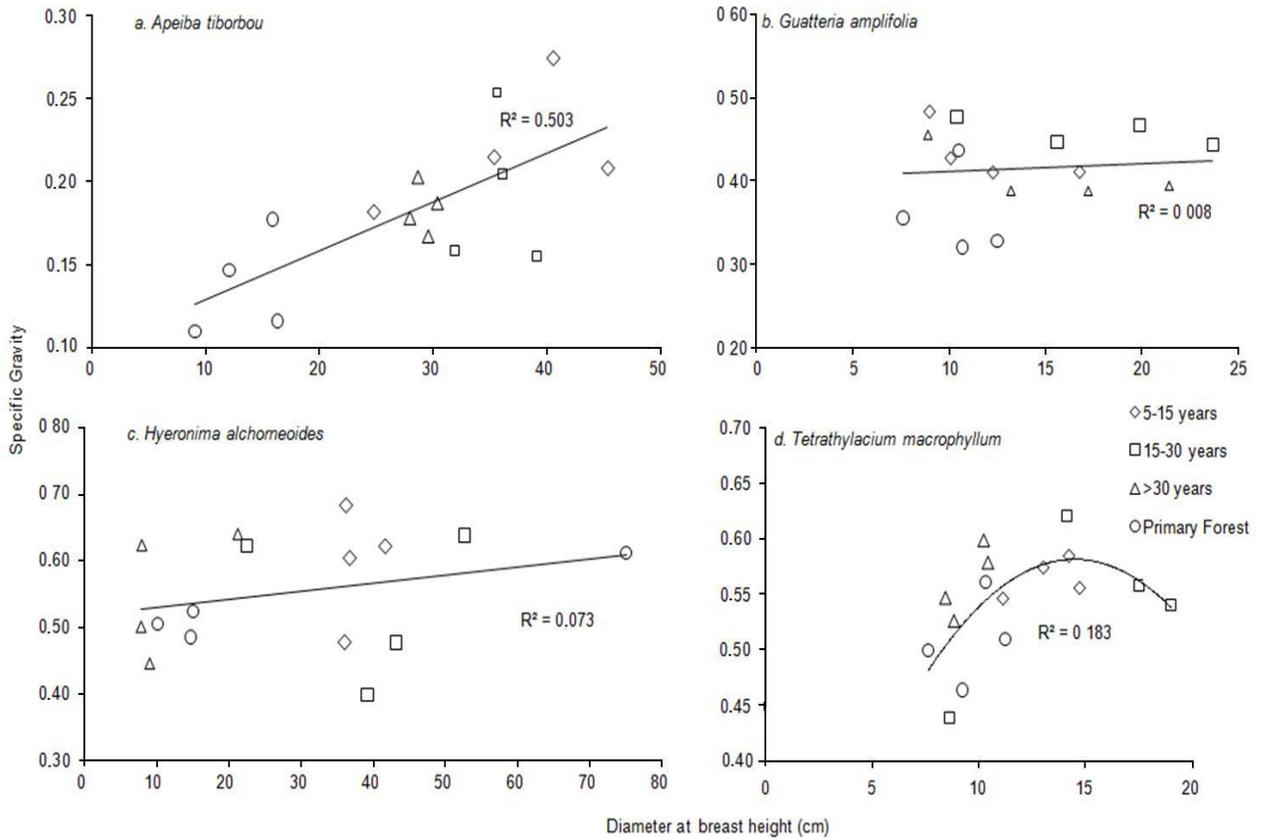
---

<sup>4</sup> Resultados extraídos de: Navarro, M. 2011. Determinación de la fracción de carbón y peso específico básico de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 87 p.

fue significativamente menor ( $p < 0,05$ ) que para las otras especies, y la media de GE para *Guatteria* fue significativamente mayor que *Apeiba*, pero inferior a la de *Hyeronima* y *Tetrathylacium* (Cuadro 12). *Hyeronima* y *Tetrathylacium* tuvieron la mayor GE, pero no difieren significativamente entre sí ( $P > 0,05$ , Cuadro 12). La FC promedio varió menos entre especies, pero también fue más bajo para *Apeiba* (0,40) y el más alto para *Hyeronima* (0,51). *Apeiba* mostró la mayor variación FC (CV = 25,78%), mientras que *Hyeronima* mostró el menor CV de 11,68% (tabla 16). *Apeiba* fue significativamente menor en FC, que las otras tres especies ( $p < 0,05$ , Cuadro 12), que no difirieron significativamente entre sí ( $p > 0,05$ ).

### ***Efecto de diámetro en la gravedad específica (GE) y la fracción de carbono (FC)***

El análisis de regresión mostró que la GE en *Apeiba* y *Tetrathylacium* varió significativamente con el diámetro a la altura del pecho (DAP) ( $\alpha < 95\%$ , figura 13a y 13d), mientras que *Guatteria* y *Hyeronima* no mostraron un efecto significativo del DAP en la GE (Figuras 13b y 13c). *Apeiba* muestra un aumento lineal de la GE con el diámetro, mientras que *Tetrathylacium* muestra un ligero aumento en GE con un diámetro de hasta 15 cm. Por el contrario, la FC no varía significativamente con el diámetro de cualquier especie ( $p > 0,05$ ).



**Figura 13. Efecto de la variación del diámetro la altura del pecho en la GE de cuatro especies en cuatro estadios diferentes de sucesión en los bosques del Corredor Biológico de Osa, Costa. Fuente Navarro (2011).**

### Diferencia y tendencia de la gravedad específica (GE) y la fracción de carbono (FC) entre las diferentes etapas de sucesión

El cuadro 12 muestra los valores estadísticos para la GE y la FC correspondiente a cada una de las especies muestreadas en los estadios de la sucesión. Las cuatro especies mostraron diferencias significativas en las diferentes fases de la sucesión, pero las tendencias de sucesión a través de especies varían. La Gravedad Específica se redujo en sucesión temprana y en bosques primarios en *Apeiba* y *Hyeronima*, pero fue la más alta en etapa de 15-30 años en *Guatteria* y el

más bajo en el bosque primario. La etapa de 5-15 años no difiere estadísticamente de los bosques de 15 y 30 años y 30-50 años en *Tetrathylacium* (Cuadro 12).

En cuanto a Fracción de Carbono (FC), el análisis estadístico determinó que los bosques de 5-15 y 15-30 años fueron estadísticamente diferentes a los otros estadios de sucesión para todas las especies estudiadas. Pero no hay diferencias significativas en la FC en la fase del bosque > 30 y primaria (cuadro 12). La especie con el mayor coeficiente de variación de la FC es *Apeiba* con 38,10% en la etapa de sucesión forestal primaria. La especie con la menor variación fue *Hyeronima* con un CV 6,73% en la etapa de años anteriores-de-30.

**Cuadro 12. Gravedad específica y fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios de la sucesión de los bosques tropicales en el Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. Fuente: Navarro (2011).**

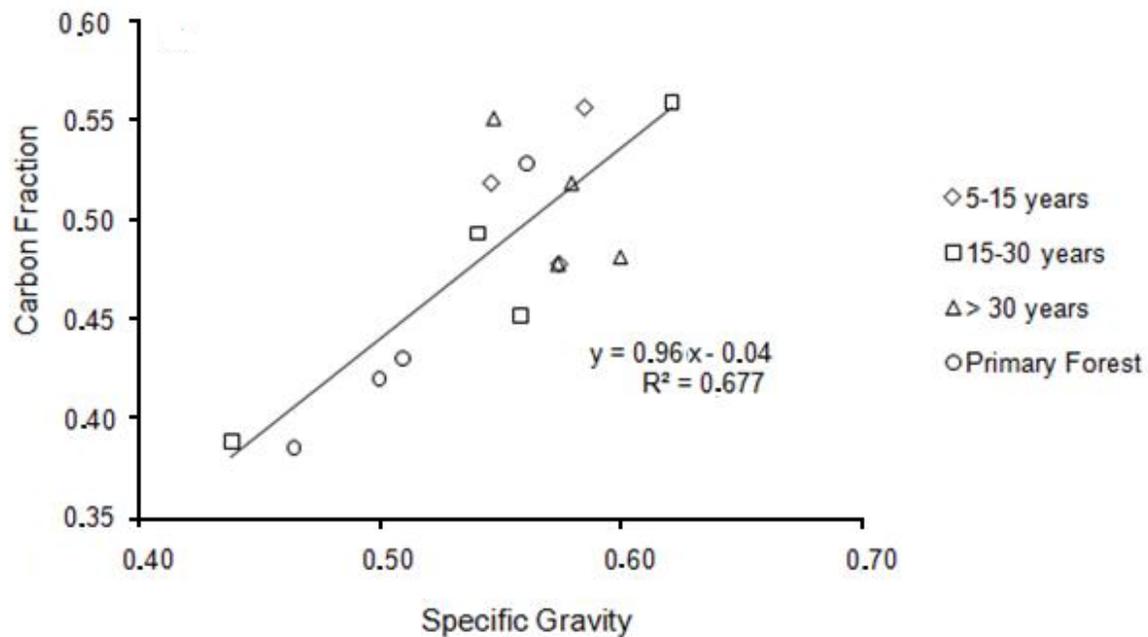
<b>Especie</b>	<b>Estado de sucesión</b>	<b>Diámetro (cm)</b>	<b>GE</b>	<b>FC</b>
<i>Apeiba tibourbou</i>		28.62 <sup>A</sup> [9.00 - 45.30]	0.18 <sup>A</sup> (23.79) [0.11 - 0.27]	0.40 <sup>A</sup> (25.78) [0.21 - 0.48]
<i>Guatteria amplifolia</i>	Promedio para Todas las etapas	23.74 <sup>B</sup> [7.60 - 23.70]	0.41 <sup>B</sup> (12.02) [0.32 - 0.48]	0.49 <sup>B</sup> (18.84) [0.29 - 0.64]
<i>Hyeronima alchorneoides</i>		29.34 <sup>A</sup> [7.80 - 75.00]	0.55 <sup>C</sup> (15.41) [0.4 - 0.68]	0.51 <sup>B</sup> (11.68) [0.37 - 0.62]
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>		11.77 <sup>C</sup> [7.60 - 19.00]	0.54 <sup>C</sup> (8.8) [0.44 - 0.62]	0.48 <sup>B</sup> (12.78) [0.39 - 0.56]
	5-15	36.45 (24.24) [24.70 - 45.30]	0.22 <sup>A</sup> (18.84) [0.18 - 0.27]	0.34 <sup>A</sup> (29.4) [0.21 - 0.44]
<i>Apeiba tibourbou</i>	15-30	35.68 (8.28) [31.90 - 39.10]	0.19 <sup>B</sup> (23.95) [0.16 - 0.25]	0.42 <sup>B</sup> (14.2) [0.36 - 0.49]
	30-50	29.08 (3.60) [27.90 - 30.30]	0.18 <sup>B</sup> (8.14) [0.17 - 0.2]	0.43 <sup>B</sup> (21.18) [0.35 - 0.53]
	Bosque primario	13.28 (25.89) [9.00 - 16.30]	0.14 <sup>C</sup> (22.56) [0.11 - 0.18]	0.42 <sup>B</sup> (38.1) [0.27 - 0.65]
	5-15	12.05 (28.64) [9.00 - 16.80]	0.43 <sup>AB</sup> (7.99) [0.41 - 0.48]	0.41 <sup>A</sup> (10.81) [0.34 - 0.44]
<i>Guatteria amplifolia</i>	15-30	17.40 (32.88) [10.40 - 23.70]	0.46 <sup>B</sup> (3.52) [0.44 - 0.48]	0.53 <sup>B</sup> (14.38) [0.46 - 0.64]
	30-50	15.18 (35.31) [8.90 - 21.40]	0.41 <sup>AC</sup> (8.09) [0.39 - 0.46]	0.55 <sup>B</sup> (11.2) [0.48 - 0.62]
	Bosque Primario	10.33 (19.63) [7.60 - 12.50]	0.36 <sup>D</sup> (14.76) [0.32 - 0.44]	0.45 <sup>A</sup> (25.15) [0.29 - 0.53]
	5-15	37.73 ( 7.07) [36.10 - 41.70]	0.60 <sup>A</sup> (14.47) [0.48 - 0.68]	0.50 <sup>A</sup> (7.44) [0.45 - 0.53]
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	15-30	39.38 (31.93) [22.50 - 52.60]	0.53 <sup>B</sup> (21.62) [0.4 - 0.64]	0.48 <sup>A</sup> (17.46) [0.37 - 0.57]
	30-50	11.50 (57.01) [7.80 - 21.30]	0.55 <sup>B</sup> (17.01) [0.45 - 0.64]	0.54 <sup>B</sup> (6.73) [0.5 - 0.58]
	Bosque Primario	11.88 (30.87) [7.50 - 15.10]	0.53 <sup>B</sup> (10.45) [0.49 - 0.61]	0.52 <sup>AB</sup> (13.91) [0.46 - 0.62]
	5-15	13.25 (12.08) [11.10 - 14.70]	0.56 <sup>A</sup> (3.08) [0.55 - 0.58]	0.49 <sup>A</sup> (12.37) [0.41 - 0.56]
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	15-30	14.80 (31.17) [8.60 - 19.00]	0.54 <sup>AB</sup> (14.03) [0.44 - 0.62]	0.47 <sup>AC</sup> (15.15) [0.39 - 0.56]
	30-50	9.45 (10.56) [8.40 - 10.40]	0.56 <sup>A</sup> (5.81) [0.53 - 0.6]	0.53 <sup>B</sup> (6.74) [0.48 - 0.56]
	Bosque Primario	9.58 (16.19) [7.60 - 11.20]	0.51 <sup>B</sup> (7.86) [0.46 - 0.56]	0.44 <sup>C</sup> (13.9) [0.39 - 0.53]

Leyenda: Medias con letras iguales no presentan diferencias significativas. Decidido a P-valor > 0,01. Los valores entre paréntesis cuadrados representan los valores mínimos y máximo y el paréntesis normales representan los coeficientes de variación.

**Cuadro 13. Análisis varianza de los resultados de la gravedad específica y la fracción de carbono de la madera en cuatro especies forestales en bosques tropicales primarios y secundarios en el Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. Fuente: Navarro (2011).**

Propiedad de árbol	Valor de F para	<i>Apeiba tibourbou</i>	<i>Guatteria amplifolia</i>	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>
Valor F de ANOVA para FC	Modelo	3.34*	5.28**	0.65 <sup>NS</sup>	2.56*
	Valor F de DAP	1.43 <sup>NS</sup>	2.89*	1.22 <sup>NS</sup>	5.13*
	Especie (A)				
	Estado sucesional (B)	2.37*	6.95**	0.53 <sup>NS</sup>	2.11*
	Interacción A x B				
Valor F de ANOVA para GE	Modelo	3.34*	5.28**	0.65 <sup>NS</sup>	2.56*
	Valor de F para DAP				
	Especie (A)	2.37*	6.95**	0.53 <sup>NS</sup>	2.11*
	Estado sucesional (B)	1.43 <sup>NS</sup>	2.89*	1.22 <sup>NS</sup>	5.13*
	Interacción A x B				

Otro resultado importante fue que la GE estaba significativamente correlacionado con el FC de *T. macrophyllum* ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,05$ ) por GE (Figura 13d). Al aumentar la GE, FC también aumenta ( $R^2$  de 0,68) (Figura 14).



**Figura 14. Efecto de la gravedad específica en la fracción de carbono en *Tetrathylacium macrophyllum* en cuatro estadios de sucesión de bosques tropicales en el Corredor Biológico de Osa. Fuente: Navarro (2011).**

Los valores más bajos de GE se encuentran en *Apeiba* y *Guatteria* (Cuadro 13) se explica por el hecho de que estas especies se clasifican como heliófilas durables (Morales 2010; Sanchún y González 2006), que colonizan los claros del bosque y áreas deforestadas (Lamprecht 1990) y presentan altas tasas de crecimiento (Asquith 2002). De acuerdo con datos del registro del incremento de estas especies se confirma que los incrementos son producto de una baja en GE. *Apeiba* y *Guatteria* tuvieron mayores incrementos de diámetro en relación con *Hyeronima* y *Tetrathylacium*, sobre todo durante las primeras etapas de la sucesión (datos no publicados). Este comportamiento en los resultados de los bosques en la producción de madera con las fibras de pequeño espesor de la pared celular y los poros de gran diámetro, en general, evidencia una baja GE (Asquith, 2002).

La variación en la FC fue mayor en *Apeiba* (CV = 25,78%) que en las otras especies (Cuadro 13), lo que puede explicarse por el hecho de que los árboles

muestreados presentan una gran variedad de diámetros. Los diámetros para esta especie variaron desde 9,00 hasta 45,30 cm (Cuadro 13). La alta variación se produce por árboles muestreados en el bosque primario. Estos árboles presentan menor diámetro en relación con las otras etapas de sucesión (Cuadro 13), lo que indica que esta especie puede haber colonizado recientemente un espacio de bosque primario.

Los valores obtenidos de FC con las medidas de valor calorífico son números cerca del 50%, a excepción de *Apeiba* que presenta un valor de 40%. Estos valores coinciden con los valores establecidos para los organismos vivos, es decir, el 50% de carbono de peso seco de la madera (Woodcock y Shier 2003, Lammlom y Savidge, 2003). Sin embargo, otros estudios, como Elías y Potvin (2003), Ramírez et al (1997), Ortiz (1997), Brown et al. (1986) y Goudriaan (1992) también informan de la variabilidad de FC, de 0,45 a 0,53, un rango que está cerca de los valores encontrados para las cuatro especies estudiadas en los diferentes etapas de sucesión. Un aspecto relevante a destacar de estos valores es que el procedimiento para determinar FC no se detalla.

Por otro lado, Kumar et al (2010) también encontró una variabilidad FC en siete especies forestales utilizadas en la India para producir leña. Diversos autores informan resultados que oscilan entre 37,80% y 46,60%, similares a los reportados en el presente estudio, pero la determinación de las especies en la India se llevó a cabo utilizando el método de Walkley y Negro, que se basa en la oxidación del carbono orgánico que la muestra tiene en la presencia de dicromato de potasio en un medio ácido fuerte. Otras investigaciones interesantes se llevaron a cabo por Elías y Potvin (2003), donde miden la FC de 32 especies de árboles tropicales en Panamá con un sistema automatizado de analizador elemental (modelo EA 1108, Instrumentos Fisons, Milán, Italia). Ellos encontraron que el FC varió entre 44,4 y 49,4%, con *Ormosia macrocalyx* y *Tectona grandis* donde varían los límites inferior y superior, respectivamente. Las diferencias entre las especies (38,7%) se explica por la variación de 10 veces más que los sitios (3,4%), mientras que los grupos ecologistas no toman en cuenta cualquier variación significativa en la FC.

Otro aspecto relevante es que en el presente estudio los extractivos fueron eliminados de la madera. Muchos tipos de extractivos están presentes en la madera y no están presentes en pequeñas cantidades. Están constituidos por grasas, ceras, resinas fenólicas, terpenoides, alcanos, las proteínas y los monosacáridos y derivados y que puede aumentar la GE en 0,0 a 3,0% (Sjöström, 1993). Al estudiar la FC de 11 maderas duras y 9 maderas suaves a través del análisis de combustión, Ragland et al (1991) determinó que las maderas duras tienen un promedio de 0,50 FC y las suaves 0,53. Al analizar las causas de esa variación, la conclusión fue que las diferencias se deben al contenido de lignina y los extractos de cada una de las maderas. Estas variaciones reflejan las diferencias de composición química de las especies. Por ejemplo, los lípidos, la lignina y las proteínas tienen concentraciones elevadas de C, mientras que los ácidos orgánicos y minerales, contienen poco y no C, respectivamente. La composición química de madera varía con la edad del árbol, la posición radial, la longevidad de las especies (Hills, 1987). Esta declaración apunta a la necesidad de eliminar extractos de la madera en nuestro estudio, lo que elimina la variación y una fuente de error en los resultados entre las especies. Y así proporcionar una mejor estimación de contenidos de carbono de los bosques naturales.

Algunos estudios sobre las especies tropicales muestran que el diámetro no afecta significativamente la variación de GE. Por ejemplo, Fearnside (1997) concluyeron que la edad del árbol es el factor más influyente en la madera, de acuerdo con su estudio sobre la variación de GE el noroeste de Brasil. Por el contrario, algunas investigaciones han demostrado que el diámetro no es un factor determinante para la GE. Wiemann y Williamson (1989) encontraron que los incrementos GE radial de las especies pioneras en las tierras bajas de la región atlántica de Costa Rica se asocian con la edad del árbol y no a su diámetro, similares a los resultados con *G. amplifolia* y *Hyeronima*. Con base en esos resultados, Williamson y Wiemann (2010) afirman que el diámetro del tallo no es un buen indicador de la GE en los árboles de especies pioneras en los bosques tropicales húmedos.

Por su parte, Woodcock (2000) en un estudio sobre la Amazonía sur del Perú en los bosques no intervenidos encontró una sola especie (*Pseudolmedia laevis*), de 70 analizados, con una relación positiva entre la GE y la variación de diámetro. Este autor menciona que en el caso de la relación entre la GE y el DAP, que se debe a una respuesta biomecánica de la especie a la necesidad de proporcionar resistencia y rigidez al tronco como el árbol se desarrolla con el incremento de diámetro, situación que se puede aplicar a la relación encontrada en *Apeiba* y *Tetrathylacium* en el presente estudio. Butterfield *et al.* (1993) en un estudio sobre *Hyeronima alchorneoides* y *Vochysia guatemalensis*, en la Estación Biológica La Selva, también confirman la relación positiva entre la GE y el DAP como con *Apeiba* y *Tetrathylacium* (Figura 14a y 14d).

La estimación de la biomasa proviene de la GE (Nogueira *et al.*, 2007, 2008a, 2008b) y se correlaciona con el FC. Sin embargo, ya se ha mencionado que no hay relación entre la GE con DAP en *Apeiba* y *Tetrathylacium*, en contraste con *Guatteria* y *Hyeronima* en donde no se estableció diferencia. Así, la estimación de la biomasa a partir de GE en *Apeiba* y *Tetrathylacium*, si no se considera la relación entre la GE y el DAP, podrían afectar los cálculos de la biomasa o los errores de la biomasa. Por ejemplo, en los árboles *Apeiba* es aproximadamente de 0,15 en la primera etapa de la actividad forestal secundaria, pero los adultos de los árboles de los bosques naturales alcanzan aproximadamente 0,30 en GE (el doble de los valores de la etapa juvenil). Entonces, si no consideramos la variación de GE, las estimaciones de biomasa pueden variar en un 100% de la etapa juvenil o madura.

Resultados anteriores, así como los obtenidos a través de este trabajo, sugieren que la FC es una característica intrínseca de cada especie (Elias y Potvin, 2003), y depende de otros factores, como la variación de la taxonomía y género (Martin y Thomas, 2011) o la edad de los bosques secundarios (Hughes *et al.*, 1999) de la silvicultura vista y lignina / celulosa (Pettersen, 1984), la variación en las concentraciones de carbohidratos estructurales (Wurth *et al.*, 2005, Poorter y Kitajima, 2007.) y la fracción volátil de carbono (Thomas y Malczewski, 2007;

Lammlom y Savidge, 2003). Además, el FC depende de la variación geográfica, las condiciones ambientales y el crecimiento. Elias y Potvin (2003) con 32 especies de árboles neotropicales demostraron que los factores ambientales de crecimiento explican la variación en la concentración de C en el tronco, y que las especies responden de manera diferente a los factores ambientales. Sin embargo, a pesar de estos factores, se encontró que el FC no depende del diámetro de los árboles y afectó principalmente en la etapa juvenil. Este comportamiento hace que sea muy fácil de determinar FC en especies de bosques tropicales, ya que no dependerá de una gran variedad de diámetros de los árboles, que siempre será una parte de los bosques tropicales. Sin embargo, es necesario conocer la variación geográfica y ambiental de las especies estudiadas para predecir el FC real.

### **5.3.2. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo<sup>5</sup>**

Para la biomasa sobre el suelo se calculó biomasa de mantillo y biomasa de madera muerta:

**Mantillo:** En total se recolectaron 80 muestras para determinar la biomasa seca acumulada en la capa de mantillo en los diferentes estadios de sucesión de bosque, los resultados muestran una variación de 1,70 a 20,10 t/ha.

Al calcular los valores promedio para cada una de las parcelas permanentes de monitoreo (PPM), se encontró que el valor máximo alcanzado corresponde a la parcela 10 (bosque primario) con 10,84 t/ha y el valor mínimo de biomasa de mantillo fue encontrado en la parcela 20 (5-15 años) con 3,56 t/ha.

En el cuadro 14 se presentan los valores obtenidos de biomasa promedio (t/ha) para la capa de mantillo acumulada en los diferentes estadios de sucesión. Este

---

<sup>5</sup> Resultados extraídos de: Aguilar, H. 2011. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques tropicales en la Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 67 p.

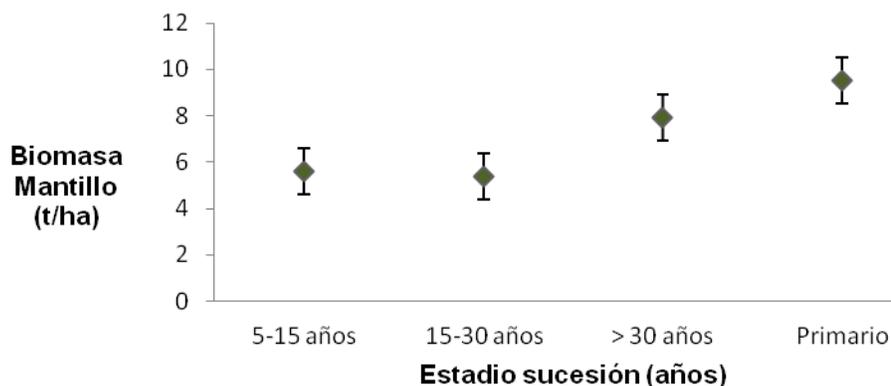
cuadro muestra que la biomasa de mantillo aumenta conforme se incrementa la edad o estadio sucesional, sin embargo solo se encontraron diferencias significativas ( $\alpha=0,05$ ) entre bosque primario y bosques de 5-15 años.

**Cuadro 14. Biomasa promedio (t/ha), desviación estándar (S), coeficiente de variación (CV) y comparación estadística (DMS) para el mantillo acumulado en cuatro estadios de sucesión, en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Fuente: Aguilar (2011)**

Estadio sucesión	B (t/ha)	S	CV (%)	Letra*
5-15 años	5,60	2,06	36,80	c
15-30 años	5,39	1,46	27,49	bc
> 30 años	7,93	1,38	17,43	ab
Primario	9,51	1,11	11,67	a
Promedio	7,11	2,26	31,86	-

\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales para un alfa de 0,05

El cuadro 14 muestra la formación de dos grupos estadísticos para comparar, por un lado se puede agrupar los bosques de sucesión temprana (5-15 y 15-30 años) y por otro lado los bosques maduros (> 30 años y primario). Al efectuar una prueba de DMS para comparar las medias de estos dos grupos se encontró que existe diferencia significativa en la biomasa de mantillo acumulada en los bosques de sucesión temprana respecto a la de bosques más viejos.



**Figura 15. Biomasa promedio (t/ha) de mantillo para cuatro estadios de sucesión en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011.**

**Las líneas verticales representan la DMS. Fuente: Aguilar (2011)**

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que la biomasa sobre el suelo tiende a aumentar conforme se incrementa el estadio sucesional del bosque (Figura 15), donde los bosques primarios acumulan más biomasa y son estadísticamente distintos ( $\alpha=0,05$ ) a bosques de sucesión temprana (5-15 años).

Algunos autores como Grimm y Fassbender (1981); citados por Fassbender (1984) han realizado estudios donde reportan un total de 39,60 t/ha para la biomasa de mantillo, la cual dividen en mantillo reciente (hojarasca) con 5,90 t/ha y mantillo descompuesto con 33,70 t/ha, correspondiente a un ecosistema montano andino (Reserva de San Eusebio en Mérida, Venezuela).

Por otro lado, Chacón *et al* (2007) reportan para bosques secundarios de la Región Atlántica de Costa Rica una capa de mantillo de  $(0,10 \pm 0,02)$  t/ha, valores que se encuentran muy por debajo de los encontrados en este trabajo. Arnaldos *et al*. (2004) mencionan que para latitudes medias la mayor parte de los bosques producen de 3 a 6 t/ha de mantillo cada año, datos similares a los de nuestro estudio.

De acuerdo con Arnaldos *et al*. (2004), las existencias de mantillo dependen de las tasas de producción de cada tipo de comunidad vegetal; de las tasas de

mineralización o descomposición, del tiempo que esta capa de mantillo tarda en descomponerse y su velocidad varía con el clima y el sustrato. La actividad de los descomponedores se incrementa con la temperatura y la humedad y se reduce con la sequía. Estos autores sostienen que en ocasiones, la tasa de producción de mantillo es superior a la de descomposición y se producen acumulaciones de materia seca sobre el suelo.

De acuerdo con Fournier (1989), la sucesión forestal además de recuperar el bosque, permite mantener un nivel de nutrientes en el sistema, reflejado en componentes como la biomasa del mantillo la cual en bosques de 30 años es más diversa y estable que la de otros estadios de sucesión anteriores. Este comportamiento descrito por Fournier (1989) es semejante a lo encontrado en este estudio donde la biomasa promedio de mantillo fue proporcional al aumento de la edad de la sucesión vegetal.

### **Biomasa de madera muerta (caída)**

En total se recolectaron 99 muestras de madera muerta para determinar la densidad, y se midieron 385 trozas para efectuar el cálculo de la biomasa acumulada en la madera muerta sobre el suelo en los diferentes estadios de sucesión de bosque. Los resultados por sub-parcela muestran una variación de 0 a 89,60 t/ha para todos los datos.

Al efectuar los cálculos para obtener el valor promedio por parcela, se encontró que un bosque de 15-30 años (Parcela 1) acumula la menor cantidad de biomasa de madera muerta siendo esta de 0,15 t/ha, mientras que un bosque primario (Parcela 3) obtuvo el máximo de 22,64 t/ha.

En el cuadro 15 se muestran los valores obtenidos de biomasa promedio de madera muerta (t/ha) para los cuatro estadios de sucesión de bosque. Los bosques primarios y bosques de 15-30 años acumulan la mayor cantidad de biomasa promedio (t/ha) para el componente de madera muerta siendo de 6,91 t/ha y 6,69 t/ha respectivamente. Mientras que los valores en bosques de 5-15

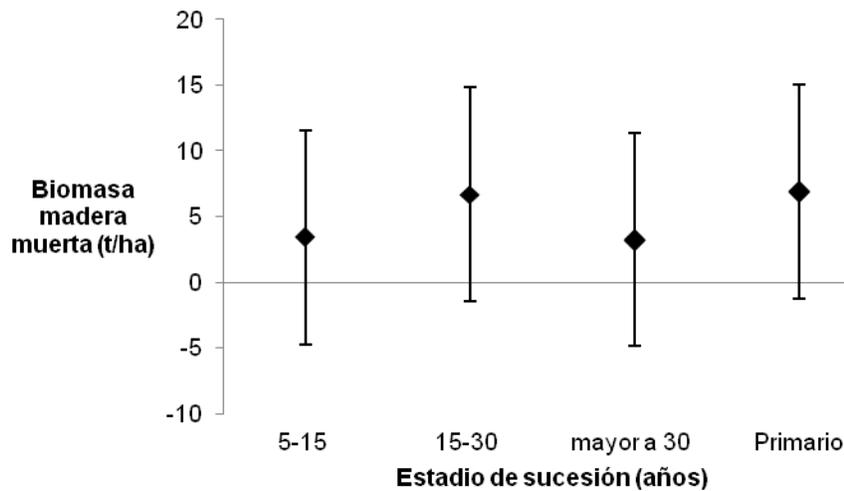
años y mayores de 30 son muy similares donde los primeros acumulan 3,42 t/ha y los segundos 3,26 t/ha ( $\alpha=0,05$ ).

**Cuadro 15. Biomasa promedio (t/ha), desviación estándar (S), coeficiente de variación y prueba de DMS para el componente madera muerta en cuatro estadios de sucesión, en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Fuente: Aguilar (2011)**

Estadio sucesión	B (t/ha)	S	CV (%)	Letra
5-15 años	3,42	2,26	66,24	a
15-30 años	6,69	6,92	103,57	a
> 30 años	3,26	2,87	88,27	a
Primario	6,91	8,85	128,04	a
Promedio	5,07	5,85	115,43	-

\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales para un alfa de 0,05.

A partir de la figura 16 se puede ver que los valores de biomasa en madera muerta más altos se encuentran en bosques de 15 a 30 años y en bosques maduros, mientras que los bosques de 5-15 años y mayores de 30 años acumulan casi la misma cantidad de biomasa. Sin embargo, al efectuar el análisis para comparar si existen diferencias significativas ( $\alpha=0,05$ ) entre los estadios de sucesión, es decir, si la biomasa que cae en bosques de sucesión temprana varía con respecto a bosques maduros, no se encontraron diferencias que representen una variación en los valores de biomasa de madera muerta con respecto a la edad del bosque.



**Figura 16. Biomasa promedio (t/ha) de madera muerta para cuatro estadios de sucesión en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Las líneas verticales indican la DMS. Fuente: Aguilar (2011)**

La cantidad de madera muerta en un sitio va a estar regulada por factores relacionados con el sitio, las especies circundantes, los disturbios, los agentes y organismos degradantes tales como la humedad y las termitas. La ocurrencia, frecuencia y probabilidad de apertura de claros es sin duda uno de los aspectos más importantes que regulan la dinámica de crecimiento de las especies, ligado a la muerte y sustitución de especies (Leigh *et al.* 1990). De acuerdo con este mismo autor, la caída de árboles es mayor en los meses de agosto y setiembre con un pico subordinado en marzo. Los meses más secos tienen vientos más fuertes que pueden provocar caída de ramas en incluso árboles; sin embargo, los meses más lluviosos presentan tormentas que traen consigo vientos más variables con más ráfagas.

En esta investigación, la biomasa de madera muerta tuvo un comportamiento similar a la de mantillo, con tendencias al aumento según el avance del estadio sucesional del bosque. Delaney *et al.* (1998) encontraron que para seis tipos de bosque natural en Venezuela los valores de biomasa de madera muerta (incluyendo madera caída y en pie) se ubican en un rango de 1-77 t/ha.

De acuerdo con Harmon *et al.* 1986, citados por Delaney *et al.* (1998) la madera muerta puede llegar a significar gran parte de la biomasa total en algunos bosques, con un valor máximo reportado de 490 t/ha en los bosques de coníferas del Pacífico Noroeste.

Delaney *et al.* (1998) reportan en su estudio, un valor de biomasa de madera caída de 18,50 t/ha para bosque húmedo tropical y de 21,00 t/ha en bosque húmedo montano bajo. Por otra parte, Herrera *et al.* (2001) reportan para bosques primarios en Colombia valores promedio de detritos de madera gruesa (DMG) de 6,07 t/ha mientras que para bosques secundarios los valores dados son en promedio 2,02 t/ha. Además, estos autores, explican que estos valores son bajos porque los bosques primarios de la zona pueden no estar aún en un clímax o equilibrio y los árboles muy viejos y de grandes dimensiones todavía no mueren y caen. En el caso de los bosques de la Península de Osa, los valores promedio de biomasa seca para el componente madera muerta por edad, son similares a lo reportado por Herrera *et al.* (2001).

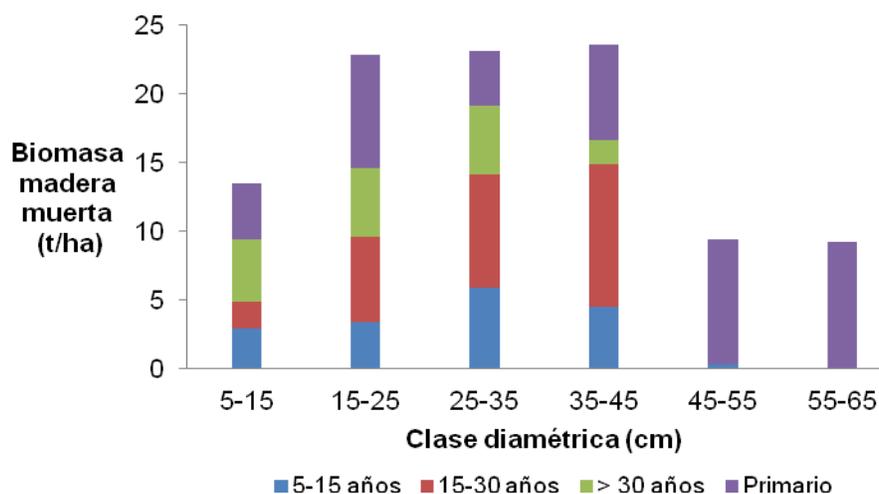
De acuerdo con Leigh *et al.* (1990) la dinámica del bosque juega un papel importante en la madera caída en bosques tropicales, las tasas de acumulación de biomasa muerta sobre el suelo van a depender del sitio, las especies, las tasas de cambio y la apertura de claros. Especies pioneras de vida corta que tienen una permanencia limitada a condiciones propias de luz, se consideran efímeras en el tiempo y su acumulación en madera muerta en el espacio será pronta. En su estudio en una franja de 10 m de anchura, a lo largo de ambos lados de 14 km de senderos en la isla de Barro Colorado en Panamá, 36 de los claros formados aparecieron por rotura de los árboles, mientras que sólo 16 se formaron por desarraigo, es decir que la mayor cantidad de madera caída existente en el ecosistema es proveniente de ramas que de árboles completos.

Según nuestra investigación en Península de Osa, Costa Rica, la biomasa de madera muerta es producto de árboles y ramas de diámetros menores, y ocurre en todos los estados de sucesión estudiados. Individuos de las mayores dimensiones aportaron sólo en estados de sucesión de bosques viejos o maduros.

Arboles grandes generalmente no hacen aporte a la biomasa de madera muerta en todos los estadios.

Este trabajo muestra que los tratamientos de 15-30 y mayores de 30 años no tienen individuos mayores a 45 cm de diámetro en el componente de madera muerta. La cantidad de madera muerta que se acumula en la edad 15-30 años en las categorías inferiores de diámetro es superior a la de bosques de 5-15 años, donde muchos de sus individuos están aún creciendo e incluso a los mayores de 30. Probablemente, en los bosques estudiados y en la categoría entre 15-30 años de edad, hay un importante aumento de individuos muertos de diámetros menores.

La figura 17 ilustra el comportamiento de los árboles medidos en campo. Los resultados muestran la biomasa de madera muerta ubicada en seis clases diamétricas de acuerdo a los individuos medidos en campo. Se puede observar que para todos los estadios de sucesión es posible encontrar árboles muertos en las clases diamétricas inferiores (5-15 cm). Mientras que árboles muertos más grandes (55-65 cm) sólo se ubican en el estadio de bosque primario.



**Figura 17. Biomasa promedio de madera muerta (t/ha) por clase diamétrica en unidades de 0,01ha para bosques de diferentes estadios sucesionales en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Fuente: Aguilar (2011)**

## Carbono en el suelo

En total, se recolectaron 80 muestras de suelo para determinar la densidad aparente en los diferentes estadios de sucesión de bosque, los resultados muestran una variación de 0,71 a 1,38 g/cm<sup>3</sup>. Los valores promedio de densidad aparente son mayores en bosques de 15-30 años (1,15 g/cm<sup>3</sup>), seguido por bosques mayores a 30 años (1,02 g/cm<sup>3</sup>), bosques de 5-15 años (0,96 g/cm<sup>3</sup>) y por último los datos más bajos en bosques primarios (0,93 g/cm<sup>3</sup>) (Cuadro 16). La prueba estadística demostró que existen diferencias significativas en la densidad aparente en bosques de 15-30 años respecto bosques primarios ( $\alpha=0,05$ ).

**Cuadro 16. Densidad promedio (g/cm<sup>3</sup>), desviación estándar (S), coeficiente de variación (%CV) y porcentaje de carbono orgánico del suelo para cuatro estadios de sucesión de bosque en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2011. Fuente: Aguilar (2011)**

Estadio sucesión	d (g/cm <sup>3</sup> )	S	CV (%)	COS (%)	S	CV (%)
5-15 años	0,96 ab	0,12	12,09	3,04 a	0,92	30,25
15-30 años	1,15 a	0,12	10,70	2,66 a	0,47	17,85
> 30 años	1,02 ab	0,21	20,45	3,95 a	1,49	37,81
Primario	0,93 b	0,08	8,04	3,50 a	0,69	16,89
Promedio	1,00	0,15	15,31	3,34	1,03	30,71

\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales para un alfa de 0,05

Los porcentajes de carbono orgánico (COS %) se reportan como altos si son mayores a 2,5%, medios si se encuentran entre 1 a 2,5 % y bajos si son menores a 1% (Núñez 2000b). Para esta investigación los datos de COS (%) se consideran altos para la mayoría de las parcelas, exceptuando las parcelas 1, 9, 6, 12 y 18 que representan valores medios de COS (%). Estos valores van desde 1,7% hasta 6,24%, y son similares a los encontrados por Neumann *et al* (2011) en bosques secundarios jóvenes en Panamá. En cuanto al promedio de COS (%) por estadio de sucesión los bosques mayores de 30 años tienen el mayor porcentaje de carbono en el suelo, mientras que los bosques de 15-30 años fueron los de menor porcentaje (Cuadro 17). Sin embargo, la prueba estadística no demostró

existencia de diferencias en el % COS con respecto a la edad del bosque ( $\alpha=0,05$ ).

Los valores de COS (para una profundidad de 30cm) por unidad de área oscilan entre 29,57 t/ha para bosque de 5-15 años (PPM 12) y 133,87 t/ha para bosque mayor a 30 años (PPM 4); valores que se encuentran dentro del rango reportado para suelos de México donde el contenido de COS varía desde 0,2 hasta 493 t/ha.

**Cuadro 17. Carbono orgánico del suelo (COS) (tC/ha), desviación estándar (S), coeficiente de variación (%CV) y resultado de la prueba DMS para cuatro estadios de sucesión, en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Fuente: Aguilar (2011)**

Estadio sucesión	COS (tC/ha)	S	CV (%)	Letra*
5-15 años	79,48	29,84	37,37	b
15-30 años	86,94	17,60	20,25	ab
> 30 años	109,24	23,71	21,70	a
Primario	92,28	12,85	13,93	ab
Promedio	92,08	22,81	24,78	-

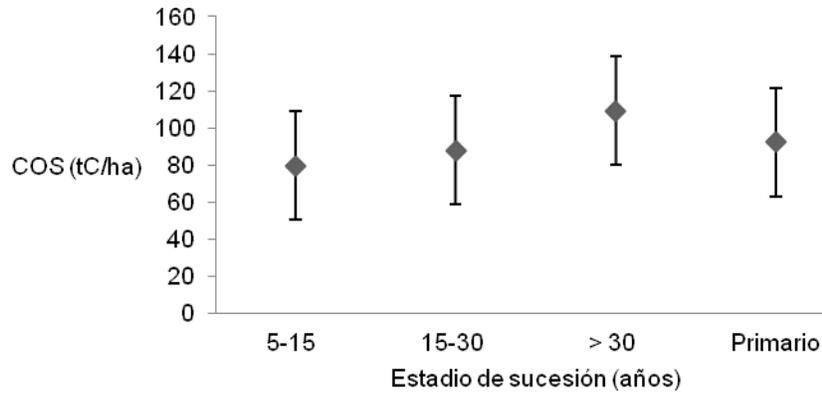
\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales para un alfa de 0,05

Los mayores valores de contenido de carbono orgánico en el suelo por estadio de sucesión se observan en la edad de bosques mayores a 30 años (109,24 t/ha), siguiéndole en orden los bosques primarios (92,28 t/ha), bosques de 15 a 30 años (86,94 t/ha) y por último con menos contenido de COS bosques de 5 a 15 años (78,49 t/ha) (Figura 18).

Al efectuar una prueba de DMS se encontró que estadísticamente existe diferencia significativa en los contenidos de carbono en el suelo para bosques de 5-15 y mayores de 30 años ( $\alpha=0,05$ ).

El cuadro 17 muestra la formación de dos grupos estadísticos para comparar, por un lado se puede agrupar los bosques de sucesión temprana (5-15 y 15-30 años) y por otro lado los bosques maduros (> 30 años y primario). Al efectuar una

prueba de DMS para comparar las medias de estos dos grupos se encontró que no existe diferencia significativa en el contenido de carbono acumulado en los suelos de los bosques de sucesión temprana respecto a la de bosques maduros.



**Figura 18. Carbono promedio (tC/ha) en el suelo cuatro estadios de sucesión en bosques de la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica 2011. Fuente: Aguilar (2011)**

Uno de los factores que determinan el contenido de carbono orgánico almacenado en el suelo es la densidad aparente; de acuerdo con Núñez (2000b), la densidad aparente varía desde  $0,1 \text{ g/cm}^3$  o menos en suelos orgánicos, hasta  $1,6 \text{ g/cm}^3$  en suelos minerales y puede llegar hasta valores de  $1,8 \text{ g/cm}^3$  en suelos arenosos y  $2,0 \text{ g/cm}^3$  en suelos compactados. Como la densidad aparente incluye el espacio poroso, a mayores valores de densidad aparente disminuye proporcionalmente la porosidad del suelo; a su vez, si la densidad aparente disminuye aumenta la porosidad (Núñez 2000b).

El carbono orgánico del suelo (COS) promedio de los cuatro estadios de sucesión estudiados mostró una relación positiva de aumento conforme la edad del bosque hasta los 30 años. Luego de esta edad se observó una baja. Esta disminución puede ser debida a procesos que causan pérdidas de carbono del suelo, tal como la mineralización de la materia orgánica y la lixiviación del carbono orgánico e inorgánico lo que limita la acumulación de carbono a través del tiempo de acuerdo como lo menciona Núñez (2000a).

A su vez la densidad aparente del suelo juega un papel importante en el contenido de carbono. Para bosques primarios se encontró una densidad más baja que la hallada para bosques mayores a 30 años, lo que determina una mayor cantidad de poros disponibles en el suelo. Al existir más espacios porosos hay mayor disponibilidad de oxígeno y espacio para los microorganismos que se encargan de la mineralización de la materia orgánica (FAO 2002).

Según Jackson (2000), citado por IPCC (2006) lo habitual es que el contenido de C orgánico de los suelos forestales minerales (hasta 1 m de profundidad) varíe entre 20 y más de 300 toneladas de C/ha según el tipo de bosques y las condiciones climáticas. Una gran proporción de las entradas procede de la hojarasca aérea en los suelos forestales, por lo que la materia orgánica del suelo tiende a concentrarse en los horizontes superiores del suelo, con aproximadamente la mitad del C orgánico del suelo en la capa superior de 30 cm. A menudo, el C contenido en el perfil superior es el más descomponible químicamente y el de más exposición directa a perturbaciones naturales y antropogénicas.

Del mismo modo Cifuentes *et al.* (S.f.) explican que en el Bosque seco Tropical (Bs-T) hay mayor acumulación de carbono en el suelo que en Bosque húmedo Tropical y le atribuyen la causa a la humedad disponible en el suelo del Bosque húmedo tropical (Bh-T). Esta condición de humedad en el Bh-T es suficiente para no detener completamente la descomposición de materia orgánica, aún durante la época seca, por lo que los procesos de lixiviación y descomposición de la materia orgánica son más constantes y permiten; por tanto, una acumulación mayor de C a través del tiempo. Cifuentes *et al.* (S.f.) también encontraron que en Bosque húmedo Tropical los bosques secundarios tienen mayor cantidad de carbono almacenado en el suelo que los bosques primarios.

Los valores promedio de COS (tC/ha) fueron similares al %COS entre los bosques mayores de 30 años y los primarios, mientras que en los bosques más jóvenes no sucedió lo mismo. En este caso, los de 5-15 años tienen mayor porcentaje de C pero menor COS (t/ha) mientras que los de 15-30 años tienen menor %COS pero

acumulan más COS (tC/ha). Este comportamiento podría estar estrechamente ligado a la densidad aparente del suelo ya que para los bosques de 5-15 años es menor lo que implica más espacio poroso por donde el carbono puede lixiviarse.

Otro factor determinante en la acumulación de carbono es la pedregosidad, en una parcela de 5-15 años se obtuvo el valor más bajo 29,57 (tC/ha). En esta parcela se encontraba un flujo de agua no permanente con un porcentaje de pedregosidad de 35%, lo que permite explicar mejor el movimiento del carbono por lixiviación y la dificultad para ser fijado y acumulado en el suelo.

En Sarapiquí, Powers y Veldkamp (2005) encontraron que los valores medios de C almacenado en el suelo mineral fueron similares en los bosques primarios (80,5 t/ha) y pastos (76,7 t/ha) a través de una gran región (1400 km). Similar a lo reportado por Schedlbauer y Kavanagh (2008) quienes encontraron un contenido de COS de 75,0 t/ha en pastos mientras que en charral y bosque secundario los valores fueron de 72,5 t/ha.

De la misma forma Cifuentes *et al* (s.f.), hallaron similitud en el carbono almacenado en los primeros 30cm del suelo entre bosques primarios y suelos de pastizales. Donde los valores encontrados para bosques primarios varían entre 57,80 y 127,44 t/ha, siendo menor el depósito de C en Bosque húmedo Tropical y mayor en Bosque pluvial Premontano.

Esta investigación concuerda con lo dicho por los diferentes autores, donde el COS en bosques primarios no es distinto al acumulado en bosques de sucesión temprana (5-15 años).

### **5.3.3. Estimación de biomasa arriba del suelo usando área basal**

La estimación de biomasa seca por hectárea se puede hacer de varias formas, pero la más práctica es utilizar una ecuación que relacione la biomasa arriba del suelo por hectárea con variables de rodal fáciles de medir en el campo. Una variable integradora de las características de un rodal es el área basal, ya que combina la medición de tamaño y número de árboles por hectárea, y es de

esperar que esté altamente correlacionada con biomasa por hectárea para cualquier tipo de bosque.

**Cuadro 18. Área basal promedio por estadio de sucesión en bosques tropicales de la Península de Osa. Fuente: Aguilar (2011)**

Estadio sucesión	G (m <sup>2</sup> /ha)	S	CV (%)
5-15 años	12,36	5,09	41,22
15-30 años	20,45	7,04	34,42
> 30 años	29,15	23,71	11,99
Primario	34,80	3,44	9,90
Promedio	24,91	9,50	39,28

Los datos de área basal variaron entre 7,7 y 38,6 m<sup>2</sup>/ha, mientras que los de biomasa seca arriba del suelo varían de 41,5 y 298,1 t/ha. Los cuadros 22 y 23 muestran los valores promedio de estas dos variables por estadio sucesional. Los cálculos demostraron que ambas variables están altamente correlacionadas ( $r=0,981$ ).

El modelo de mejor ajuste, y mejor comportamiento de los residuos fue un polinomio de segundo grado, a saber:  $BAS= 32,14363+0,09451 \cdot G-0,00075 \cdot G^2$  ( $r^2=0,973$ ;  $S_{yx}=13,7$ ;  $CV\%=8,4\%$ ).

**Cuadro 19. Biomasa seca arriba del suelo por estadio sucesional en bosques tropicales de la Península de Osa. Fuente: Aguilar (2011).**

Estadio sucesión	B (t/ha)	S	CV (%)
5-15	69,53	31,77	45,70
15-30	116,81	44,88	38,42
mayor a 30	184,82	47,12	25,50
Primario	253,16	46,45	18,35
<b>Promedio</b>	<b>156,08</b>	<b>79,48</b>	<b>50,93</b>

Dado que el área basal de un bosque se puede estimar con exactitud usando parcelas de área variable y un relascopio Bitterlich, y que este tipo de parcelas son

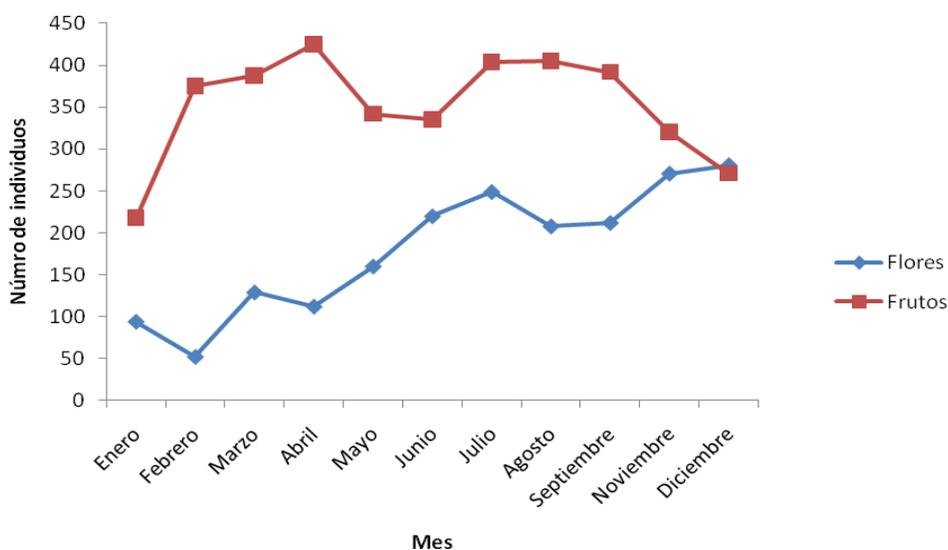
fáciles de establecer en el campo, el modelo preparado permitirá monitorear los cambios en biomasa arriba del suelo de bosques en la Península de Osa a un menor costo.

Los resultados demuestran que es posible desarrollar un modelo para estimar biomasa arriba del suelo a partir de mediciones del área basal (en m<sup>2</sup>/ha).

Si se tiene un modelo como el desarrollado para los bosques de la península de Osa, para diferentes regiones del país, se reduce significativamente los costos del monitoreo de la iniciativa REDD recientemente aprobada para el país.

#### 5.4. Fenología de la floración y fructificación y tamaños de madurez de las especies arbóreas

La figura 19 resume la distribución mensual de los individuos en floración y fructificación durante un periodo de doce meses.



**Figura 19. Distribución mensual del número de individuos en floración y fructificación en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

Se observaron dos picos en la producción de frutos, en los meses de abril y entre julio y agosto. La menor producción de frutos se da en el mes de enero y

diciembre. En cuanto a la producción de flores, el mínimo y el máximo se da en los meses de febrero y diciembre respectivamente, en abril inicia un incremento en la producción de flores que culmina en julio. Se puede observar que conforme aumenta la fructificación en un mes, decrecen los individuos con flores y viceversa. Los datos ponen de manifiesto que en todo el año hay disposición de frutos.

En el mes de octubre no se reportó ningún dato, debido a las condiciones climáticas, que interrumpieron las vías de acceso y no permitieron realizar las mediciones en ninguno de los sitios. El cuadro 20 resume el número de individuos y de especies en estado reproductivo en los sitios de estudio.

**Cuadro 20. Número de individuos y de especies en estado reproductivo en cada uno de los sitios de estudio en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

Sitio	Estado reproductivo			
	Flor (n)		Fruto (n)	
	Individuos	Especies	Individuos	Especies
7 (5-15 años)	198	15	652	22
12 (5-15 años)	132	15	275	20
14 (5-15 años)	169	14	130	15
17 (5-15 años)	49	13	77	11
1 (15-30 años)	89	10	353	16
5 (15-30 años)	251	21	277	20
9 (15-30 años)	186	15	296	22
18 (15-30 años)	127	14	136	14
4 (mayor de 30 años)	128	15	226	18
6 (mayor de 30 años)	141	19	228	21
11 (mayor de 30 años)	44	14	118	21
15 (mayor de 30 años)	68	16	169	29
16 (mayor de 30 años)	73	13	189	26
2 (primario)	68	23	137	28
3 (primario)	77	17	187	25
8 (primario)	58	14	112	18
10 (primario)	49	18	141	30
13 (primario)	81	20	172	25
<b>Total</b>	<b>1988</b>		<b>3875</b>	

En las 18 parcelas (9 ha), se obtuvieron un total de 5 610 individuos reproductivos con diámetros mayores o iguales a 5 cm, de los cuales 253 individuos presentaron flores y frutos al mismo tiempo, pertenecientes a 190 especies. La floración fue más baja que la fructificación y variable entre los sitios. El número de individuos promedio; que en el momento fueron vistos con flores en los dieciochos sitios fue de 110,44, con una desviación estándar de 59,76 y un coeficiente de variación alto de 54,11%. Los sitios con más individuos en floración fueron el sitio 5 (bosque secundario entre 15 – 30 años) y el sitio 7 (bosque secundario entre 5 – 15 años).

Por otro lado, la fructificación presentó variabilidades entre sitios, tanto en el número de individuos como de especies. El número promedio de individuos vistos con frutos en todos los lugares fue de 215,28, con una desviación estándar de 131,47 y un coeficiente de variación alto de 61,07%. El cuadro 21 resume por estado de sucesión especies vistas en floración.

**Cuadro 21. Especies con floración en cada uno de los estados de sucesión, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

Especie	Estado de sucesión			
	5-15 años	15-30 años	≥30 años	Primario
<i>Anacardium excelsum</i>	X			
<i>Cestrum racemosum</i>	X			
<i>Croton smithianus</i>	X			
<i>Piper aduncum</i>	X			
<i>Cordia bicolor</i>	X	X		
<i>Isertia laevis</i>	X	X		
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	X	X		
<i>Apeiba tibourbou</i>	X	X	X	
<i>Goethalsia meiantha</i>	X	X	X	
<i>Luehea seemannii</i>	X	X	X	
<i>Miconia argentea</i>	X	X	X	
<i>Spondias mombin</i>	X	X	X	
<i>Trichospermum galeotii</i>	X	X	X	
<i>Vochysia ferruginea</i>	X	X	X	
<i>Chimarrhis latifolia</i>	X	X	X	X
<i>Guatteria amplifolia</i>	X	X	X	X
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	X	X		X
<i>Apeiba membranacea</i>			X	X

<i>Peltogyne purpurea</i>	X	X
<i>Socratea exorrhiza</i>	X	X
<i>Dialium guianense</i>		X
<i>Humiriastrum diguense</i>		X
<i>Iriartea deltoidea</i>		X
<i>Schizolobium parahyba</i>		X
<i>Tachigali versicolor</i>		X
<i>Virola koschnyi</i>		X
<i>Virola surinamensis</i>		X
<i>Welfia regia</i>		X

De 137 especies que presentaron flores, varias especies sólo presentaron este patrón en un estado de sucesión como por ejemplo, *Anacardium excelsum*, *Cestrum racemosum* y *Piper aduncum*, los cuales solo tuvieron floración en el bosque secundario de 5 – 15 años. *Dialium guianense*, *Tachigali versicolor*, *Virola surinamensis* y *Welfia regia* solo tuvieron floración en bosques primarios. Otras presentaron este patrón en dos o tres estadios de sucesión, por ejemplo, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Apeiba tibourbou*, *Goethalsia meiantha*, *Hyeronima alchorneoides* y *Peltogyne purpurea*. El cuadro 22 resume por estado de sucesión, especies con presencia de frutos.

**Cuadro 22. Especies con fructificación en cada uno de los estados de sucesión, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

Especie	Estado de sucesión			
	5-15 años	15-30 años	≥30 años	Primario
<i>Alchornea latifolia</i>	X			
<i>Lonchocarpus ferrugineus</i>	X			
<i>Senna papilosa</i>	X			
<i>Stemmadenia donnell smithii</i>	X			
<i>Alchornea costaricensis</i>	X	X		
<i>Callicarpa acuminata</i>	X	X		
<i>Siparuna gesnerioides</i>	X	X		
<i>Apeiba tibourbou</i>	X	X	X	
<i>Ficus insipida</i>	X	X	X	
<i>Goethalsia meiantha</i>	X	X	X	
<i>Luehea seemannii</i>	X	X	X	
<i>Spondias mombin</i>	X	X	X	

<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	X	X	X	
<i>Trichospermum galeotii</i>	X	X	X	
<i>Vochysia ferruginea</i>	X	X	X	
<i>Chimarrhis latifolia</i>	X	X	X	X
<i>Guatteria amplifolia</i>	X	X	X	X
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	X	X		X
<i>Caryocar costaricense</i>			X	X
<i>Socratea exorrhiza</i>			X	X
<i>Symphonia globulifera</i>			X	X
<i>Virola koschnyi</i>			X	X
<i>Welfia regia</i>			X	X
<i>Peltogyne purpurea</i>			X	X
<i>Apeiba membranacea</i>				X
<i>Dialium guianense</i>				X
<i>Humiriastrum diguense</i>				X
<i>Iriartea deltoidea</i>				X
<i>Virola surinamensis</i>				X

De 182 especies que presentaron frutos, varias especies sólo presentaron este patrón en un estado de sucesión como por ejemplo, *Alchornea latifolia*, *Lonchocarpus ferrugineus* y *Senna papilosa*, las cuales solo tuvieron fructificación en el bosque secundario de 5 – 15 años. *Dialium guianense*, *Humiriastrum diguense*, *Virola surinamensis* y *Iriartea deltoidea* solo fructificaron en bosques primarios. Otras presentaron este patrón en dos o tres estadios de sucesión, por ejemplo, *Spondias mombin*, *Apeiba tibourbou*, *Goethalsia meiantha*, *Vochysia ferruginea* y *Peltogyne purpurea*. El cuadro 23 resume el comportamiento del número de especies según el patrón fenológico.

**Cuadro 23. Cantidad de especies con flor, fruto y sin ninguna fase reproductiva, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

Patrón fenológico	Número de especies
Floración	21
Fructificación	56
Ambas	113
Sin reproducción	253
<b>Total</b>	<b>443</b>

De 443 especies encontradas en las 18 Parcelas Permanentes de Monitoreo (PMM), sólo 190 especies (42,9 %) lograron la fase reproductiva y las 253 (57,1%) no se reprodujeron durante el año de medición. Cabe destacar que 21 especies solo presentaron flores, 56 especies frutos y 113 especies presentaron tanto flores como frutos. El cuadro 24 resume los patrones de producción de frutos continuos, subanuales y anuales.

**Cuadro 24. Número de individuos y de especies en estado reproductivo por patrón fenológico en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

Patrón fenológico	Estado reproductivo			
	Flor (n)		Fruto (n)	
	Individuos	Especies	Individuos	Especies
Anual breve	95	56	49	45
Anual intermedia	260	26	348	45
Anual extensa	1026	9	657	18
Subanual breve	48	14	56	20
subanual intermedia	463	30	393	32
Subanual extensa	39	1	79	4
Continua extensa	57	1	2293	18
<b>Total</b>	<b>1988</b>	<b>137</b>	<b>3875</b>	<b>182</b>

La cantidad de especies en floración con un patrón anual breve, anual intermedio y anual extenso fue de 91 (66,42%). Entre las especies que presentan un patrón de floración anual breve estuvieron *Terminalia amazonia*, *Schizolobium parahyba*, *Brosimum guianense*, entre otras. Especies que presentan un patrón anual intermedio son *Caryocar costarricense*, *Dialium guianense*, *Peltogyne purpurea* y especies que presentan un patrón anual extenso son *Apeiba tibourbou*, *Hyeronima alchorneoides*, *Socratea exorrhiza*.

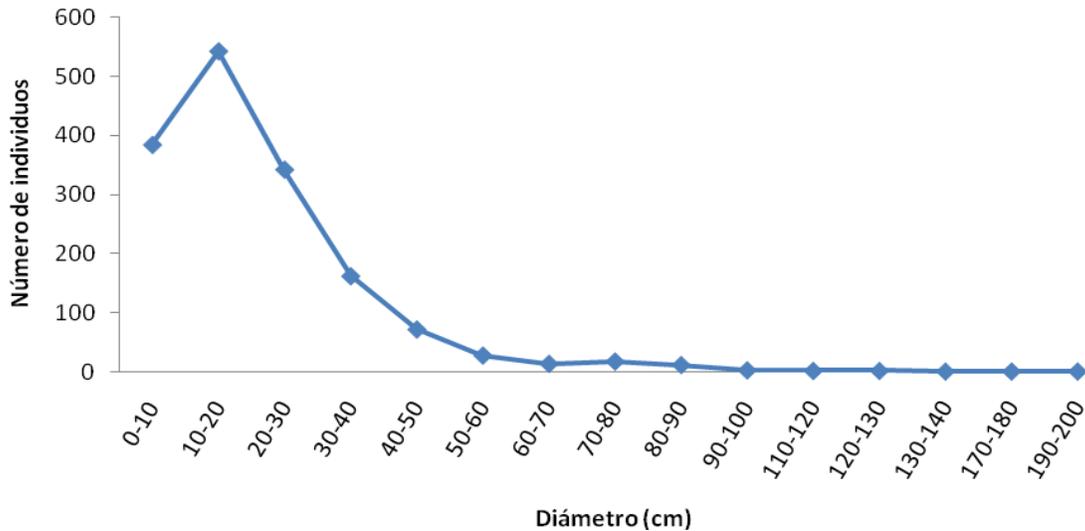
La cantidad de especies subanuales (breves, intermedias y extensas) con floración fue de 45 (32,85%), entre las especies que presentan un patrón subanual breve se tienen *Apeiba membranacea*, *Guazuma ulmifolia*, *Casearia arborea*. Especies que presentan un patrón subanual intermedio son *Anacardium excelsum*,

*Carapa nicaraguensis*, *Lacmellea panamensis*. La única especie que presentó un patrón subanual extenso fue *Virola sebifera*.

La especie *Piper aduncum* es la única especie vista con flores que tiene un patrón continuo extenso. La cantidad de especies en fructificación con un patrón anual breve, anual intermedio y anual extenso fueron 108 (59,34%), entre las especies que presentan un patrón anual breve están *Calophyllum brasiliense*, *Humiriastrum diguense*, *Miconia trinervia*. Especies que presentaron un patrón anual intermedio son *Casearia arborea*, *Dendropanax arboreus*, *Inga punctata*. Especies que presentan un patrón anual extenso son *Virola koschnyi*, *Vochysia ferruginea*, *Euterpe precatória*.

La cantidad de especies subanuales (breves, intermedias y extensas) con frutos fue de 56 (30,77%), entre las especies que presentan un patrón subanual breve están *Bombacopsis sessilis*, *Carapa nicaraguensis*, *Sapium glandulosum*. Especies que presentan un patrón subanual intermedio son *Apeiba membranacea*, *Caryocar costarricense*, *Peltogyne purpurea*, entre otras y especies que presentan un patrón subanual extenso son *Hyeronima alchorneoides*, *Tetragastris panamensis*, *Cordia bicolor* y *Xylopia sericophylla*.

Entre las especies que tienen un patrón continuo están *Apeiba tibourbou*, *Dialium guianense*, *Goethalsia meiantha*. Fueron vistos un mayor número de individuos y de especies que fructificaron en comparación a los que presentaron algún patrón de floración. Esta situación se debe a que las visitas al campo para las evaluaciones fueron mensuales, las flores algunas veces no se mostraron durante los días de visita. Los frutos se mantienen por más tiempo en los árboles. La figura 20 muestra la distribución de los individuos que presentaron un patrón fenológico por clase diamétrica.



**Figura 20. Distribución diamétrica de los número de individuos en estado reproductivo, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

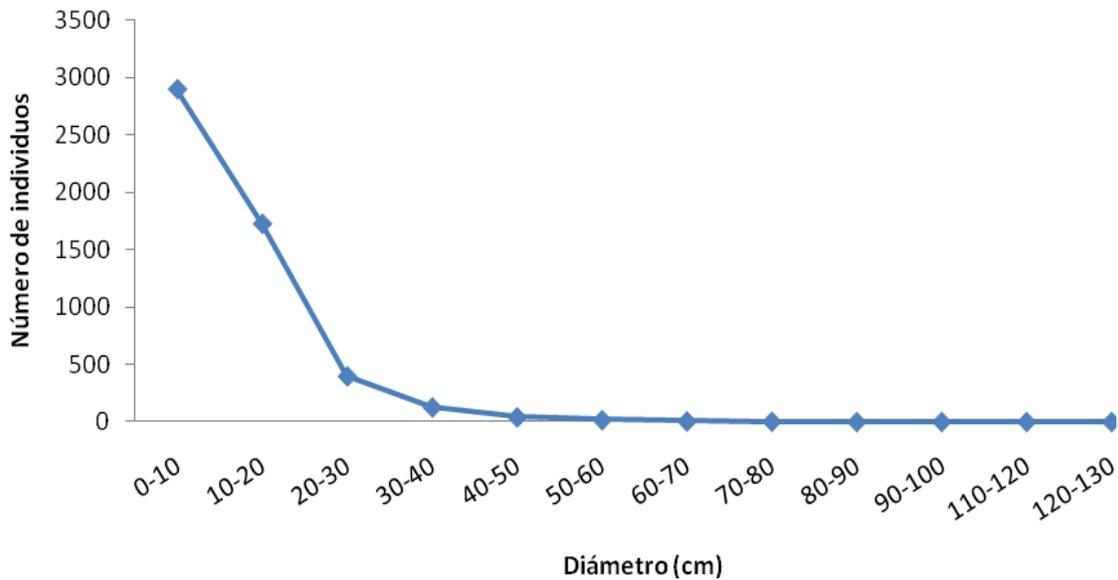
De 1 584 individuos  $\geq$  a 5 cm de diámetro (d) que presentaron fructificación y floración, el mayor número de individuos reproductivos se encuentran en las primeras 3 clases diamétricas (0-10, 10-20 y de 20-30 cm). La clase de 10-20 cm presentó el mayor número (542 árboles). Se puede notar que la distribución de los individuos asemeja a una “j” invertida, con excepción de los que se encuentran entre 0-10 cm de diámetro, donde la mayor cantidad de individuos están en las primeras clases diamétricas y desciende conforme éstas aumentan.

Algunas de las especies que están en las primeras 3 clases diamétricas son *Apeiba tibourbou*, *Cecropia insignis*, *Xylopia macrantha*, *Vochysia ferruginea*, *Vismia baccifera*, *Symphonia globulifera*, *Spondias mombin*, *Simarouba amara*, *Luehea seemannii*, *Guazuma ulmifolia*.

Especies que están en clases diamétrica intermedias (30-70 cm) son *Vochysia ferruginea*, *Apeiba membranacea*, *Castilla tunu*, *Chimarrhis latifolia*, *Dialium guianense*, *Goethalsia meiantha*, *Tachigali versicolor*.

Especies que se encuentran reproduciendo con diámetros mayores a 70 cm están *Brosimun utile*, *Carapa nicaraguensis*, *Caryocar costarricense*, *Peltogyne purpurea*, *Vantanea barbourii*, *Virola surinamensis*.

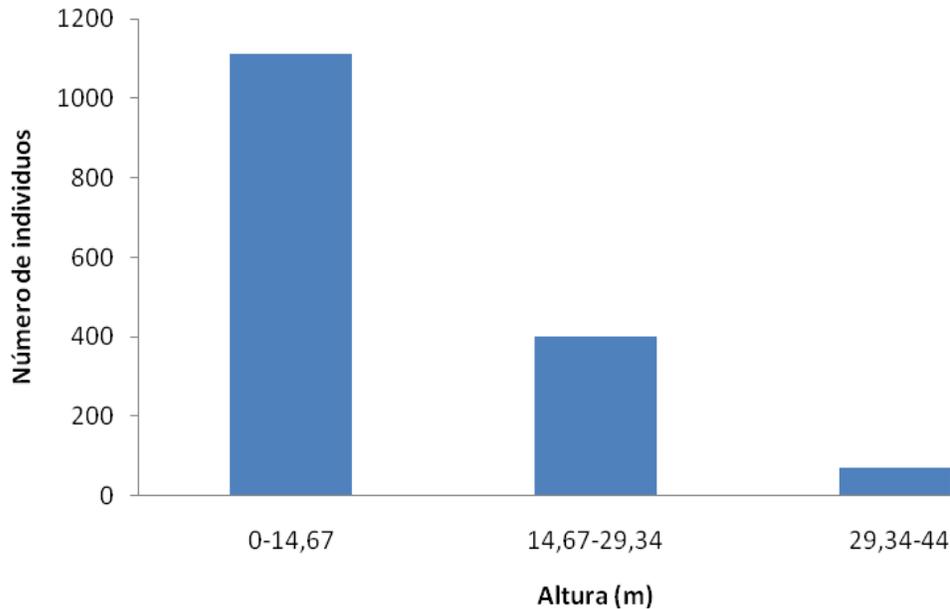
La figura 21 muestra la distribución de los individuos sin reproducirse encontrados según clase diamétrica.



**Figura 21. Distribución diamétrica de los número de individuos sin fase reproductiva, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

De 5 231 individuos  $\geq$  a 5 cm de diámetro (d) sin fase reproductiva, el mayor número de individuos se encuentran en las primeras 3 clases diamétricas (0-10, 10-20 y de 20-30 cm). Presentando la clase de 0-10 cm el mayor número (2 901 árboles). Se puede notar que la distribución de los individuos asemeja a una “j” invertida, donde la mayor cantidad de individuos están en las primeras clases diamétricas y desciende conforme éstas aumentan.

Algunas de las especies que no fueron visto en reproducción son *Abarema adenophora*, *Anthodiscus chocoensis*, *Aspidosperma myristicifolium*, *Ceiba pentandra*, *Couratari guianensis*, *Dilodendron costarricense*, *Dussia macrophyllata*, *Minquartia guianensis*, *Ruptiliocarpon caracolito*. La figura 22 muestra el número de individuos en estado reproductivo por estrato vertical.



**Figura 22. Número de individuos en estado reproductivo, según estrato vertical, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

De 1584 individuos reproductivos  $\geq$  a 5 cm de diámetro (d), 1 112 se encuentran en el piso inferior del bosque con una altura menor a 14,67 metros, 401 individuos están presentes en el piso medio del bosque con una altura entre 14,67 a 29,34 metros y 71 individuos se encuentran en el piso superior del bosque con una altura de 29,34 a 44 metros.

Especies que se encuentran reproduciéndose en el piso inferior están *Anacardium excelsum*, *Miconia trinervia*, *Palicourea guianensis*, *Piper aduncum*, *Tetrathylacium macrophyllum*, *Vismia baccifera*, *Welfia regia*.

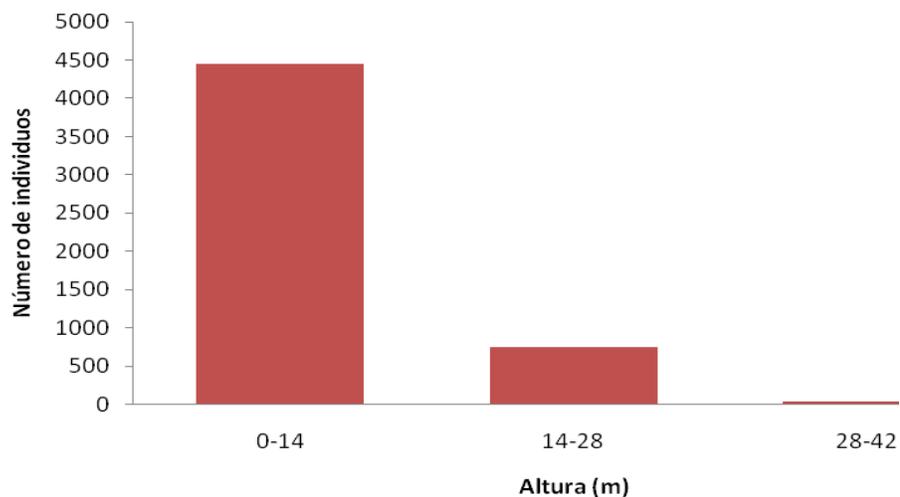
Especies que se encuentran en el piso medio están *Chrysophyllum argenteum*, *Hampea appendiculata*, *Lonchocarpus ferrugineus*, *Ochroma pyramidale*, *Ocotea mollifolia*, *Otoba novogranatensis*, *Tapirira myriantha*, *Virola macrocarpa*.

Especies que están en el piso superior están *Brosimum utile*, *Calophyllum brasiliense*, *Carapa nicaraguensis*, *Dialium guianense*, *Humiriastrum diguense*, *Licania operculipetala*, *Peltogyne purpurea*, *Tachigali versicolor*.

Especies que se reproducen en los primeros dos pisos son *Apeiba tibourbou*, *Casearia arborea*, *Cecropia insignis*, *Dendropanax arboreus*, *Goethalsia meiantha*, *Guazuma ulmifolia*, *Iriartea deltoidea*, *Luehea seemannii*, *Vochysia allenii*, *Vochysia ferruginea*.

Especies que se reproducen en todos los pisos del bosque se encuentran *Caryocar costarricense*, *Castilla tunu*, *Chimarrhis latifolia*, *Ficus insípida*, *Inga multijuga*, *Simarouba amara*, *Symphonia globulifera*, *Tetragastris panamensis*, *Vantanea barbourii* y *Virola sebifera*.

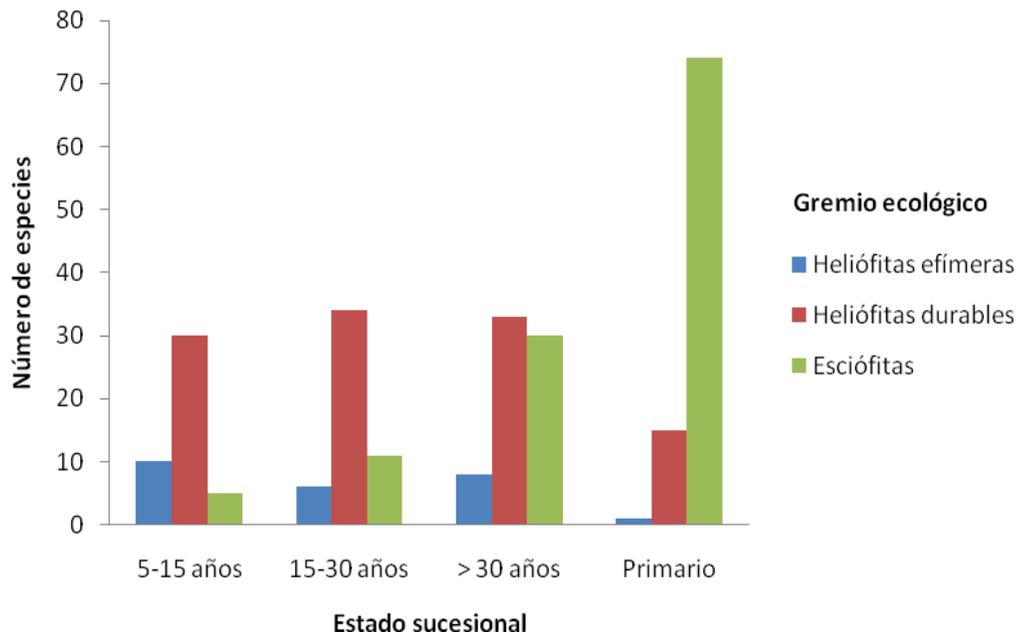
La figura 23 muestra el número de individuos sin fase reproductiva por estrato vertical (m).



**Figura 23. Número de individuos sin fase reproductiva, según estrato vertical, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

De 5 231 individuos sin fase reproductiva  $\geq$  a 5 cm de diámetro (d), 4 444 se encuentran en el piso inferior del bosque con una altura menor a 14 metros, 748 individuos están presentes en el piso medio del bosque con una altura entre 14 a 28 metros y 39 individuos se encuentran en el piso superior del bosque con una

altura entre 28 y 42 metros. La figura 24 muestra la cantidad de especies reproductivas por gremio ecológico en cada uno de los estadios de sucesión.



**Figura 24. Número de especies presentes en cada uno de los estadios de sucesión en estado reproductivo, según gremio ecológico, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

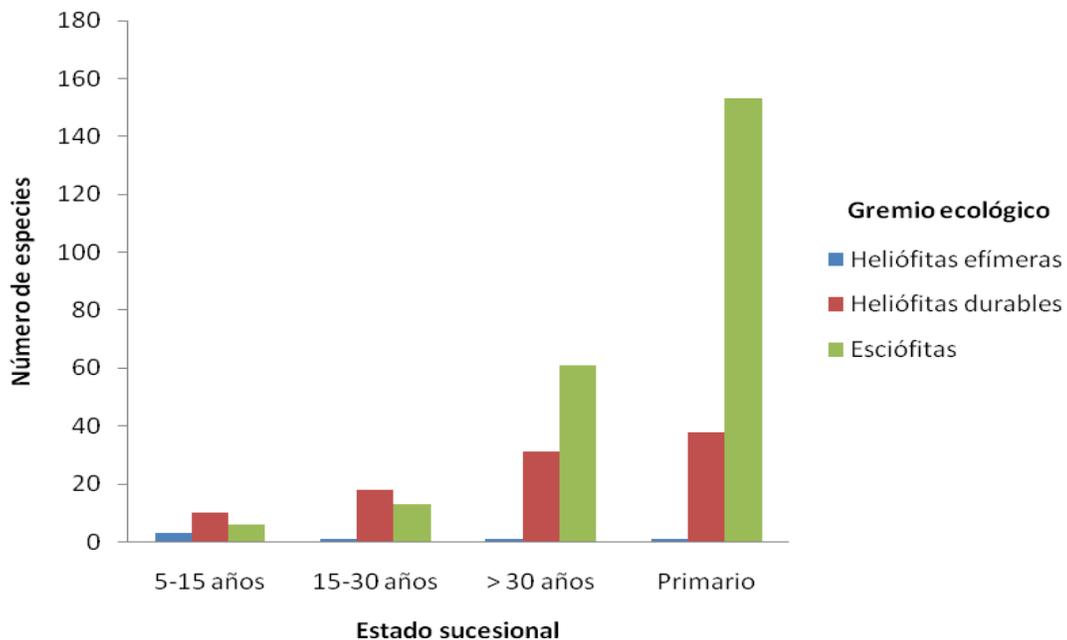
De 177 especies en estado de reproducción en los 4 estadios de sucesión, las especies esciófitas aumentan conforme madura el bosque y las heliófitas efímeras disminuyen al llegar al bosque viejo o primario. Las heliófitas durables se mantienen casi uniformes en los primeros tres estadios de sucesión y disminuyen al llegar al bosque viejo.

En el bosque primario, de 91 especies presentes el 83,32% de las especies son esciófitas, el 16,48% de las especies son heliófitas durables y el 1,10% son heliófitas efímeras. En el bosque secundario mayor a 30 años, de 71 especies presentes el 42,25% son especies esciófitas, el 46,48% son especies heliófitas durables y el 11,27% son heliófitas efímeras.

En el bosque secundario entre 15-30 años, de 51 especies presentes el 21,57% son especies esciófitas, el 66,67% son especies heliófitas durables y el 11,76% son especies heliófitas efímeras.

En el bosque secundario entre 5-15 años, de 45 especies presentes el 11,11% son especies esciófitas, el 66,67% son especies heliófitas durables y el 22,22% son especies heliófitas efímeras.

La figura 25 muestra la cantidad de especies sin fase reproductiva por gremio ecológico en cada uno de los estadios de sucesión.



**Figura 25. Número de especies presentes en cada uno de los estadios de sucesión sin fase reproductiva, según gremio ecológico, Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica, 2010.**

De 253 especies que no presentaron fase reproductiva en los diferentes estadios de sucesión, las especies heliófitas durables son más abundantes en los bosques secundarios menores a 30 años. Las especies esciófitas y heliófitas durables aumentan conforme madura el bosque, sin embargo, las esciófitas aumentan

considerablemente y las heliófitas efímeras disminuyen al llegar al bosque primario.

De 192 especies presentes en el bosque primario el 79,69% corresponde a especies esciófitas, el 19,79% de las especies a heliófitas durables y el 0,52% a heliófitas efímeras.

En el bosque secundario mayor a 30 años, de 93 especies presentes el 65,59% corresponde a especies esciófitas, el 33,33% a especies heliófitas durables y el 1,08% a heliófitas efímeras.

En el bosque secundario entre 15-30 años, de 32 especies presentes el 40,63% corresponde a especies esciófitas, el 56,25% a especies heliófitas durables y el 3,13% a especies heliófitas efímeras.

En el bosque secundario entre 5-15 años, de 19 especies presentes el 31,58% corresponde a especies esciófitas, el 52,63% a especies heliófitas durables y el 15,79% a especies heliófitas efímeras.

*Cecropia obtusifolia* es la única especie heliófita efímera sin reproducción que aparece en el bosque viejo y en el bosque secundario de 15-30 años. *Heliocarpus appendiculatus* es también la única especie heliófita efímera que aparece en el bosque mayor a 30 años sin reproducirse.

Especies forestales amenazadas que no presentaron un estado reproductivo son *Dussia macrophyllata* y *Miquartia guianensis*.

## **5.6. Biodiversidad alfa, beta y gamma de especies arbóreas de mayor importancia en los sitios de estudio**

Se relacionan en los bosques secundarios como familias de mayor importancia *Tiliaceae*, *Fabaceae* (*Caesalpinioidea*, *Mimosoidea* y *Papilionoidea*), *Rubiaceae*, *Anacardiaceae*, *Moraceae* y *Melastomataceae*. Las familias antes descritas y

algunos géneros son representantes típicos de bosques secundarios tropicales (Finegan 1996), generalmente caracterizados por una reproducción masiva y a tempranas edades de flores y frutos, de crecimiento rápido en buenas condiciones de luz y por ende aptas para la colonización de espacios abiertos (Finegan 1993; Finegan y Delgado 1997; Finnegan 1996; Lamprecht 1990; Lang y Knight 1993 citados por Guariguata y Ostertag 2002). Algunas de estas especies corresponden al gremio de heliófitas efímeras como *Miconia argentea*, *Palicourea guianensis* y *Trichospermum galeotii* (Sanchún y González 2006). Por otra parte especies heliófitas durables (Sanchú y González 2006) como *Apeiba tibourbou*, *Luehea seemannii* y *Goethalsia meiantha* de la familia *Tiliaceae*, *Spondias mombin* de *Anacardiaceae*, *Inga multijuga* e *Inga thibaudiana* de la familias *Fabaceae* son las que mayor abundancia tienen en estos bosques, y dan la importancia ecológica a sus respectivas familias.

Sin embargo las familias *Euphorbiaceae*, *Siparunaceae*, *Annonaceae* y *Urticaceae* tienen también fuerte influencia ecológica en los bosques de 5 – 15 años, representados por géneros como *Alchornea spp.*, *Siparuna spp.*, *Guatteria spp.*, y *Myriocarpa longipes* respectivamente, este última asociado principalmente a condiciones riparias.

Por otro lado las familias *Vochysiaceae* y *Flacourtiaceae* son similares en bosque de 15 – 30 años y mayor a 30 años; especies como *Vochysia ferruginea* (212 individuos entre los bosques) y *Laetia procera* (98 individuos entre los dos bosques) son las más comunes, consideradas comerciales con diferentes usos maderables e incluidas en el gremio de heliófitas durables (Sanchú y González 2006; Jiménez *et al.* 1999, Fedlmeier 1996; CATIE 2003; Finegan 1993). Vélchez *et al* (2008) mencionan un patrón subanual (floración o fructificación en cualquier época del año) fenológico para estas especies, con cosechas de frutos de 1 semana a 5 meses, que podría favorecer su abundancia en estos bosques.

Las familias *Moraceae* y *Fabaceae* tienen peso ecológico importante en los cuatro estadios de sucesión de bosque. Especies como *Castilla tunu* (5- 15 años 1 árbol,

15 -30 años 9 árboles, >30 años 20 árboles, primario 34 árboles) y *Brosimum guianense* (5- 15 años 1 árbol, 15 -30 años 6 árboles, >30 años 15 árboles, primario 24 árboles) están presentes en todos los tipos de bosque, y su abundancia aumenta conforme el estadio de sucesión es mayor. La primera especie corresponde al gremio de heliófitas durables, y la segunda al gremio esciófito. Las familias antes nombradas, y otras como *Euphorbiaceae*, *Melastomataceae* y *Rubiaceae*; que están dentro de las 10 familias con mayor %FIV, son dominantes en bosques neotropicales en Centroamérica y Suramérica (Gentry 1990; citado por Berry 2002).

Los bosques primarios son dominados por las familias taxonómicas *Moraceae*, *Fabaceae*, *Arecaceae*, *Myristicaceae* y *Clusiaceae*, y presentan los mayores valores de %FIV. La familia *Fabaceae* (33 especies) fue la de mayor diversidad de especies, seguido de *Sapotaceae* (28 especies), *Lauraceae* (23 especies) y *Moraceae* (18 especies). Para el número de individuos *Arecaceae* (335), *Moraceae* (257) y *Burseraceae* (171) fueron los más representativos. En cuanto al área basal *Moraceae* (13.15 m<sup>2</sup>), *Fabaceae* (9.55 m<sup>2</sup>) y *Myristicaceae* (8.19 m<sup>2</sup>) fueron las dominantes.

### **5.7. Evaluación funcional de los grupos de especies arbóreas de mayor importancia identificadas**

El cuadro 25 presenta el número de individuos sobresalientes, o líderes deseables que pueden indicar la productividad potencial de un sitio.

**Cuadro 25. Número de deseables sobresalientes ( $\geq 10$  cm) (N/ha) y área basal (g = m<sup>2</sup>/ha) por gremio ecológico, y pruebas de Duncan\* para distintos estadios de sucesión de bosque del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.**

**Fuente: Morales (2010)**

Tipo bosque	Gremio ecológico****						N**	Unidades vacías***	g*
	E		HD		HE				
	N	g	N	g	N	g			
5-15 años	1.3	0.02	15.3	0.91	0.0	0.00	16.7	83.3	0.93 a
15-30 años	3.3	0.12	26.7	1.71	0.0	0.00	30.0	70.0	1.84 a
>30 años	6.0	0.17	44.0	4.64	0.7	0.12	50.7	49.3	4.92 b
Primario	41.2	4.22	5.6	0.54	0.0	0.00	46.8	53.2	4.76 b

\*Valores con la misma letra son estadísticamente iguales.

\*\*Corresponde al total de deseables sobresalientes (DS), sub – parcelas de 10 x 10m ocupadas por DS y su porcentaje en una hectárea con 100 submuestras de 10 x 10m.

\*\*\*Total de sub parcelas de 10x10m que no se encuentran ocupadas por deseables sobresalientes.

\*\*\*\* Gremio ecológico: E = esciófitas; HD = heliófitas durables; HE = heliófitas efímeras

Los bosques de 5 – 15 años y 15 – 30 años están ocupados por 16.7 y 30 DS por hectárea respectivamente, lo que es igual a decir que 83.3 y 70 subunidades de muestreo están desocupadas. Para estos dos tipos de bosque el número de árboles y área basal está distribuido en especies heliófitas durables principalmente, y menor proporción de especies esciófitas

En lo que respecta a los bosques mayores de 30 años y primarios, el número de deseables sobresalientes supera los valores establecidos por la literatura (Lamprecht 1990; CATIE 2001). Para el estadio > 30 años, 44 subunidades están ocupadas por deseables sobresalientes perteneciente al gremio de heliófitas durables y un área basal de 4.64 m<sup>2</sup>/ha, 6 subunidades están ocupadas por individuos esciófitos y un área basal de 0.17 m<sup>2</sup>/ha; y sólo 0.7 individuos/ha corresponden a heliófitas efímeras con área basal de 0.12 m<sup>2</sup>/ha.

En lo que respecta al bosque primario no se determinaron DS correspondiente al gremio de heliófitas efímeras, 41.2 subunidades/ha están ocupadas por árboles esciófitos y un área basal de 4.22 m<sup>2</sup>/ha, y 5.6 subunidades están ocupadas por individuos heliófitos durables con área basal de 0.54 m<sup>2</sup>/ha. En total los bosques >

30 años presentaron en promedio 50.7 DS/ha y 4.92 m<sup>2</sup>/ha, mientras que los bosques primarios 46.8 DS/ha y 4.76 m<sup>2</sup>/ha.

En el cuadro 25 se muestran los resultados de la clase de iluminación de copa o posición de copa por clase de diámetro para los DS en los diferentes estadios de bosque. Los estadios de 5 – 15 años, 15 – 30 años y mayor de 30 años, más del 90% de los DS poseen buena iluminación (PC = 1+2), mientras que para el bosque primario el 55.6% de los DS poseen iluminación aceptable o deficiente. Para los bosques mayores de 30 años y primarios el 56.4% y 59% de los DS presentan diámetros mayores a 30 cm y menores al diámetro mínimo de corta de 60cm. Para los bosques de 5 – 15 años y 15 – 30 años más del 55% de los árboles deseables poseen un diámetro menor a 30 cm.

Los bosques primarios requieren un análisis aparte, porque aunque poseen DS suficientes, distribuidos en diferentes clases diamétricas, posiciones de copa, forma de copa y grado de infestación de lianas, también albergan suficientes árboles y área basal comercial en categorías mayores a 60 cm de diámetro; en promedio 22.4 individuos/ha y 13.71 m<sup>2</sup>/ha respectivamente (cuadro 15).

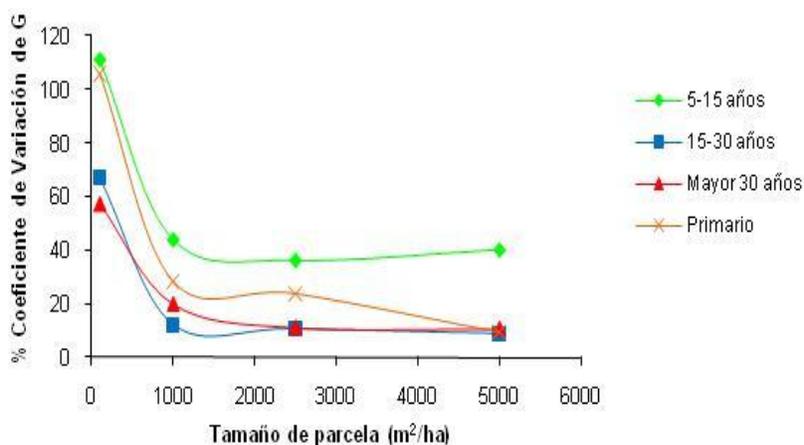
Con fines de producción de madera, el aprovechamiento sería el primer tratamiento silvicultural recomendado para los bosques primarios. El aprovechamiento de los árboles maduros comerciales permite aperturas en el dosel y disminuye la competencia al reducir el área basal (Louman *et al.* 2001). Sin embargo, es recomendable complementar este muestreo diagnóstico con un muestreo silvicultural, de forma que no sólo se estime las necesidades lumínicas; sino también la calidad de los árboles comerciales de otras clases de diámetro, como los son las mayores a 60 cm. De esta forma, un plan de aprovechamiento mejorado sería la mejor opción para fines productivos (Louman *et al.* 2001) si se siguen los lineamientos establecidos para Costa Rica, por los Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Código de Prácticas.

Además de los líderes deseables otro de los aspectos funcionales que se logró obtener a partir de las parcelas, fue la obtención de un tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa, los resultados se presentan a continuación.

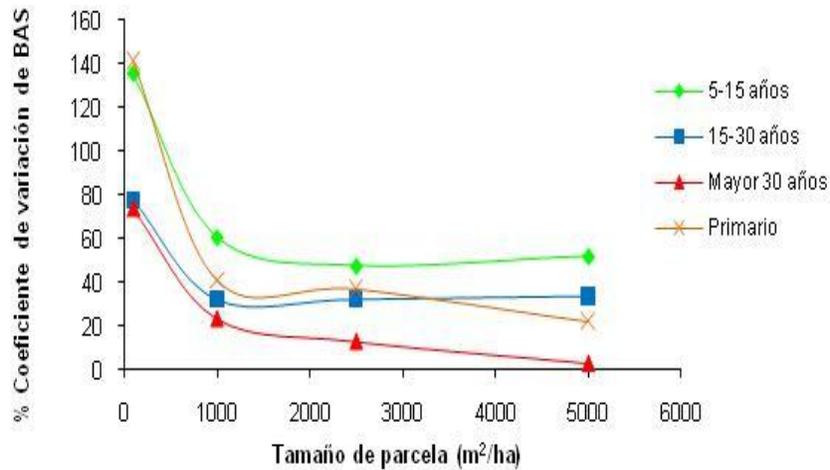
## 5.8 Tamaño óptimo de parcelas para estimación de biomasa en bosques tropicales

Al graficar el coeficiente de variación de la estimación del área basal y la biomasa arriba del suelo se observa que el coeficiente de variación disminuye conforme aumenta el tamaño de la parcela. La variabilidad en biomasa arriba del suelo calculada para un tamaño de parcela de 100 m<sup>2</sup> es de 172%, y de 81,9%, 79,2%, 73,4 % para parcelas de 1000, 2500, y 5000 metros cuadrados respectivamente. Además los gráficos muestran que la disminución en el coeficiente de variación tiende a estabilizarse, cuando el tamaño de parcela alcanza los 1000 metros cuadrados.

Los gráficos del coeficiente de variación del área basal y biomasa calculada para diferentes tamaños de parcela, y según estadio sucesional siguen la misma tendencia: el valor estimado del coeficiente de variación tiende a estabilizarse cuando el tamaño de parcela alcanza los 1000 metros cuadrados, y llega a un punto en el cual no hay disminuciones significativas en la variabilidad al aumentar el tamaño de parcela (Figura 26 y 27).



**Figura 26. Relación entre tamaño de parcela y coeficiente de variación para la estimación de área basal según estadio sucesional para bosques tropicales de la Península de Osa, Costa Rica.**



**Figura 27. Relación entre tamaño de parcela y coeficiente de variación para la estimación de biomasa arriba del suelo según estadio sucesional para bosques tropicales de la Península de Osa, Costa Rica.**

De igual forma, Carrera (1996) indica en un estudio realizado para un bosque latifoliado en Petén, Guatemala; que mientras mayor sea el tamaño de las unidades de muestreo, menor será la variabilidad entre las mismas, pero llega un momento en que mayores incrementos en la superficie de la unidad de muestreo no tiene mayor relevancia en la disminución del coeficiente de variación (1 ha), siendo este resultado equivalente al registrado para este sitio.

Por otro lado, Alder (1980) considera que el tamaño de las parcelas está determinado por el tipo de bosque, homogeneidad de la masa forestal y la distribución de las especies, por lo que propone parcelas de muestreo de 1 a 2 ha para un bosque mixto y 0,04 a 0,08 ha para un bosque uniforme, siendo el valor máximo de este tipo de bosque similar al calculado como tamaño de parcela óptima en este estudio (0,1 ha).

Además, se reporta que para bosques sucesionales de Costa Rica es recomendable utilizar un tamaño de parcela equivalente a 0,25 ha, lo cual es similar al valor máximo reportado para este sitio (0,15 ha) (CATIE, 2000).

Por otra parte, Wagner *et al* (2010) realizaron un estudio en el sitio experimental Paracou, Francia, en el cual determinaron el tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa arriba del suelo, obteniéndose de esta forma un valor de 2 ha, en el cual el coeficiente de variación resultó ser menor a un 10%. Además estos autores indican que para calcular biomasa aérea se pueden usar parcelas pequeñas, mientras que para estimar la ganancia o pérdida de biomasa es preferible establecer parcelas grandes.

## 6. CONCLUSIONES

1. Se creó un conjunto de 20 parcelas permanentes de monitoreo con cuatro estadios de sucesión de bosque que permitieron el desarrollo de diversas investigaciones. En el estudio, los bosques secundarios se muestran como reservorios de biodiversidad de árboles, protegen especies endémicas y/o con algún grado de amenaza, al igual que los bosques primarios.

2. La distribución espacial de las parcelas, indica que la composición florística de los bosques primarios del CBO difieren de acuerdo a su posición geográfica (bosques del norte difieren a los del sur), sin embargo un mayor número de muestras podría brindar resultados más contundentes. Las unidades de bosque de crecimiento secundario no presentan una agrupación tan clara, y posiblemente el factor edad por sí solo, no explica completamente su variación florística. La recuperación de la estructura horizontal y vertical indicó que los bosques secundarios se están recuperando bien, con una tendencia asemejarse a los primarios. El rápido desarrollo de los bosques secundarios está en función de la presencia de bosques primarios remanentes en la región, altos niveles de dispersión de semillas y una alta abundancia de especies generalistas (Norden *et al.* 2009). El número y área basal de las especies tolerantes a la sombra y palmas en estos bosques alterados del CBO, además del porcentaje de similitud florística en los diferentes pisos de altura, principalmente en el piso inferior, indicó que aquí están regenerando y desarrollándose especies de bosques primarios. De esta forma, los bosques secundarios se muestran como reservorios potenciales de biodiversidad de plantas, y por ende también son de alto valor para la conservación y servicios ambientales.

3. Se encontró que es posible generar un modelo que estime la biomasa arriba del suelo con una imagen satelital Spot, utilizando valores de biomasa calculados con datos de mediciones dasométricas realizadas en el campo. En el caso de la imagen utilizada en uno de los estudios del proyecto, el mejor modelo encontrado fue  $B=458,575227*\eta$ , con un  $r^2$  de 0,80203. Las principales limitaciones de este

estudio fueron: la poca resolución espectral de la imagen SPOT, pocas bandas que cubren un rango muy amplio del espectro electromagnético. Los cálculos de biomasa facilitados fueron obtenidos a través de alturas estimadas y no medidas. Además, se estudió un ecosistema de alta complejidad, con muchas especies vegetales y la reflectancia de las especies depende de la biología de las mismas, pues está relacionada con la actividad fotosintética.

**4.** El CB Osa presentó un aumento en el área remanente de cobertura forestal durante el período 2000-2005. Mostró procesos de recuperación y deforestación de la cobertura en forma simultánea, reportándose una disminución en el número de parches de bosque durante el periodo en estudio. Para los años 2000 y 2005 este corredor obtuvo una densidad de fragmentos de bosque de 0,13 y 0,12 parches por cada 100 ha; además presentó una distancia media al vecino más cercano de 290,7 y 281,4 m para los respectivos años. A nivel nacional, el CB Osa se clasificó como de conectividad estructural media y con respecto a la conectividad funcional se categorizó como alta.

**5.** Se logró determinar que los bosques de la Península de Osa brindan una serie de servicios ambientales dentro de ellos, la tasa de fijación de carbono. En este caso varios estudios determinaron que a mayor edad del bosque hay mayor disponibilidad de carbono en diversos componentes, por lo que se debe trabajar en conservar y permitir a los bosques más jóvenes llegar a alcanzar los contenidos de carbono de bosques más viejos.

**6.** Los análisis realizados más los gráficos generados nos indican que el tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa en los bosques húmedos tropicales de la Península de Osa, está entre 1000 y 1500 m<sup>2</sup>, ya que a partir de este tamaño de parcela las disminuciones en la variabilidad de la estimación de la biomasa y área basal son mínimas al aumentar el tamaño de parcela.

## 7. RECOMENDACIONES

Los diversos resultados del proyecto deberían tomarse en cuenta para dar mayor valor a los bosques secundarios, lo cual podría incluirse en los programas de pagos por servicios ambientales o políticas de conservación.

Para el análisis de biomasa con sensores remotos, se recomienda la metodología diseñada en este estudio, ya que se obtuvo un  $r^2$  alto mayor al encontrado por otros autores, con una imagen de menor resolución espectral que las utilizadas en estudios similares. Además se determinaron mejores resultados en este análisis a pesar de estudiar un ecosistema más complejo. Se recomienda aprovechar los datos de las parcelas utilizadas en este estudio e imágenes de los próximos años para evaluar la sensibilidad del modelo a pequeñas variaciones en la biomasa.

Con respecto a grado de fragmentación y conectividad se considera de gran utilidad ajustar este modelo de conectividad agregando una (s) variable (s) que represente (n) de forma específica el costo de movimiento de la fauna o la flora dentro del corredor, de acuerdo con la misión y objetivos de conservación del mismo.

De acuerdo a la revisión de literatura, existe poca información sobre la determinación del tamaño óptimo de parcela para estimar biomasa arriba del suelo en bosques tropicales, por lo que se deben realizar más estudios que permitan incrementar el conocimiento de este tema en las zonas del trópico, puesto que al conocer el tamaño de parcela en diferentes sitios, se simplifica el diseño de muestreo al tener un dato reportado como área de la unidad de muestreo.

Los datos generados a partir de los diversos estudios del proyecto son una gran fuente de información para generar nuevos estudios de crecimiento de los bosques, y permitir dar mayores valores para la conservación y servicios ambientales.

## 8. BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

1. Aguilar, H. 2011. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques tropicales en la Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 67 p.
2. Aguilar, R. 2010. Familias taxonómicas de árboles con dificultades de identificación (entrevista). Península de Osa, CR, Osa Biodiversity Center. (Email: raguilar@osaresearch.org)
3. Aguilar, R; Cornejo, X. 2010. Plantas endémicas de la Península de Osa. New York, USA, The New York Botanical Garden. Consultado 10 ene. 2010. Disponible en [http://sweetgum.nybg.org/osa/endemics\\_sp.php](http://sweetgum.nybg.org/osa/endemics_sp.php)
4. Alder, D. 1980. Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento, con referencia especial para los trópicos vol 2. Roma, IT. FAO. 118 p.
5. Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. no.71: 355-366.
6. Arnaldos, J; Navalón, X; Pastor, E; Planas, E; Zárata, L. 2004. Manual de ingeniería básica para la prevención y extinción de incendios forestales. Madrid, ES, Ediciones Mundi-Prensa. 414p.
7. Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 377 – 406 p.
8. Barcenas, G. 1985. Recomendaciones para el uso de 80 maderas de acuerdo con su estabilidad dimensional. Nota técnica 11. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Laboratorio de Ciencia y Tecnología de la Madera. Xalapa, México. p 14
9. Benítez Malvido, J; Martínez Ramos, M. 2003a. Impact of forest Fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology*. no.17: 389-400.

10. Benítez Malvido, J; Martínez Ramos, M. 2003b. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica*. no.35: 530-541.
11. Bennett, AF. 2003. *Linkages in the Landscape. The Role of the Corridor and Connectivity in Wildlife Conservation*. 2 ed. Melbourne, AU. UICN. 262 p.
12. Berrocal, A. 1998. Estudio etnobotánico y de mercado de productos no maderables de bosques secundarios en la Región Chorotega, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad, Cartago, CR, ITCR.135 p.
13. Berry, P.E. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. 77. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 83 -96 p.
14. Berti, G. 2001. Estado actual de los bosques secundarios en Costa Rica: perspectivas para su manejo (en línea). *Revista Forestal Centroamericana*. 35: 29-34. Consultado 15 abr 2009. Disponible en <http://web.catie.ac.cr/informacion/RFCA/>
15. Brown, S; Lugo, A y Chapman, J. 1986. Biomass of tropical tree plantations and its implications for the global carbon budget. *Canadian Journal of Forestry Research*. 16:390-394.
16. Butterfield, R.P.; Crook, R. P.; Adams, R.; Morris, R. 1993. Radial variation in wood specific gravity, fibre length and vessel area for two Central American hardwoods: *Hyeronima alchorneoides* and *Vochysia guatemalensis*: natural and plantation-grown trees. *IAWA Journal* 14(2): 153-161.
17. Calvo, A. 2009. Determinación de índices de fragmentación y Modelamiento de la conectividad en los corredores biológicos de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 152 p.
18. Calvo, J; Sánchez, A. 2007. Estudio de Monitoreo de Cobertura Forestal de Costa Rica 2005 (en línea). SIREFOR. Consultado 11 abr 2009. Disponible <http://www.sirefor.go.cr>
19. Calvo, J; Vicente, W; Bolaños, R; Quesada, C; Sánchez, A; González, P; Ramírez, M. 1999. Estudio de Cobertura Forestal de Costa Rica empleando Imágenes LANSAT 1986/87 y 1996/97 (en línea). Consultado 11 abr 2009. Disponible <http://www.sirefor.go.cr>
20. CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Extensión). 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical. Turrialba, CR. CATIE. 52p.

21. CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Extensión). 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. Turrialba, Costa Rica. Ed. J Cordero y DH Boshier. 1079 p.
22. CCT (Centro Científico Tropical, CR), WRI (World Resources Institute, US). 1991. La depreciación de los recursos naturales en Costa Rica y su relación con el sistema de cuentas nacionales. Washington, D.C, USA. 160 p.
23. Carrera, F. 1996. Guía para la planificación de inventarios forestales en la zona de uso múltiple de la Reserva Biosfera Maya. Serie Técnica. Informe Técnico no. 275. Turrialba, CR. CATIE. 40 p.1000
24. Chacón, P; Leblanc, HA; Russo, RO. 2007. Fijación de carbono en un bosque secundario de la región tropical húmeda de Costa Rica. (en línea). Guácimo, CR, Escuela de Agronomía de la Región Trópico Húmeda (EARTH). Tierra Tropical 3(1):1-11. Consultado 1 abr. 2011. Disponible en [http://usi.earth.ac.cr/tierratropical/archivos-de-usuario/Edicion/37\\_v3.1-01\\_Chacon.pdf](http://usi.earth.ac.cr/tierratropical/archivos-de-usuario/Edicion/37_v3.1-01_Chacon.pdf)
25. Chazdon, R; Coe, F. 1999. Abundance and diversity of useful woody species in second-growth, old growth and selectively-logged forest of NE Costa Rica. In Guariguata, M.; Finegan, B. eds. Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people and policy. Turrialba, CR, CATIE. 165 – 190 p. (CATIE. Serie Técnica. Reuniones Técnicas no.4).
26. Chazdon, R; Letcher, S; van Breugel, M; Martínez, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of range in tree communities of secondary forest following major disturbance. Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences. 362: 273 – 289. Consultado 10 jun 2010. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/362/1478/273.full.pdf+html>
27. Cifuentes, M; Jobse, J; Watson, V; Kauffman, B. S.f. Determinación de carbón total en suelos de diferentes tipos de uso de tierra a lo largo de una gradiente climática en Costa Rica. (en línea). Consultado 28 oct. 2010. Disponible en <http://www.una.ac.cr/inis/docs/suelos/VicWat.pdf>

28. CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre, CH) 2008. Apéndices I, II, III. (en línea). Ginebra, CH. 47 p. Consultado 10 jun 2009. Disponible en: <http://www.cites.org/esp/app/S-Jul01.pdf> .
29. Cubero, J y Rojas, S. 1999. Fijación de carbono en plantaciones de melina (*Gmelina arborea* Roxb.), teca (*Tectona grandis* L.f.) y pochote (*Bombacopsis quinata* Jacq.) en los cantones de Hojancha y Nicoya, Guanacaste, Costa Rica. San José, CR. Tesis Lic. UNA. Heredia, CR. 95 p.
30. Denslow, J.S. 2000. Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. In: White, P.S., Mucina, L., Leps, J., van der Maarel, E. (Eds.), *Vegetation Science in Retrospect and Perspective*. Proceedings IAVS Symposium, Opulus Press, Uppsala. 237–241 p.
31. Díaz, R; Bustamante, J; Aragónes, D. 2008. Caso 5. La teledetección como herramienta en la cartografía de especies invasoras: *Azolla filiculoides* en Doñana). (en línea). Consultado 10 mayo del 2011. Disponible en [www.ebd.csic.es/ricardo/publi/Diaz-Delgado\\_etal\\_2008.pdf](http://www.ebd.csic.es/ricardo/publi/Diaz-Delgado_etal_2008.pdf).
32. Eduarte, E.; Segura, M. 1998. Determinación de carbono utilizando la calorimetría (Nota técnica). *Ciencias Ambientales*. 15:54-55.
33. Elias, M., Potvin, C. (2003). Assessing inter- and intra-specific variation in trunk carbon concentration for 32 neotropical tree species. *Can. J. For. Res.* 33: 1039–1045.
34. Estrada, A; Rodríguez, A; Sánchez, J. 2005. Evaluación y Categorización del Estado de Conservación de Plantas en Costa Rica. (en línea). San José, CR. Museo Nacional de Costa Rica. 229 p. Consultado el 20 jul. 2008. Disponible en: [http://documentacion.sirefor.go.cr/archivo/CBM/categorizacion/categorizacion\\_especies.pdf](http://documentacion.sirefor.go.cr/archivo/CBM/categorizacion/categorizacion_especies.pdf)
35. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2002. Captura de carbono en los suelos para un mejor manejo de la tierra. *Informes sobre recursos mundiales de suelos*. (en línea). Roma, IT, FAO. 83 p. Consultado 19 abr. 2011. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/005/Y2779S/y2779s00.HTM>

36. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2009. Situación de los Bosques del Mundo 2009 (en línea). Roma, IT, FAO. Consultado 20 abr 2009. Disponible en <http://www.fao.org>.
37. Fedlmeier, C. 1996. Desarrollo de bosques secundarios en zonas de pastoreo abandonadas de la Zona Norte de Costa Rica. Tesis Ph.D. Traducción O. Murillo. Gottingen, DE, Universidad Georg-August. 177 p.
38. Fassbender, HW. 1984. Bases edafológicas de los sistemas de producción agroforestales. Turrialba, CR, CATIE. 192 p.
39. Fearnside, P. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90: 59-87
40. Ferreira, C; Finegan, B; Kanninen, M; Delgado, L; Segura, M. 2001. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua (en línea). *Revista Forestal*. 38: 44 -50
41. Finegan, B. 1993. Bases Ecológicas de la Silvicultura. In: VI Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales. CATIE, Turrialba, C.R. 229 p.
42. Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119–124 .
43. Finegan, B; Delgado, D. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques tropicales. 1. Los ambientes forestales tropicales y el ajuste de las especies vegetales (Borrador). 2. Comunidades de bosques tropicales: historia, perturbación y el efecto del ambiente físico (Borrador). Apuntes del curso Manejo y silvicultura de los bosques tropicales. Curso. 1998. Turrialba. C.R, CATIE. 14 – 19 p.
44. FONAFIFO (Fondo Nacional de Financiamiento Forestal); EOSL (Laboratorio de Sistemas de Observación Terrestre del Departamento de Ciencias de la Tierra y la Atmósfera de la Universidad de Alberta). 2007. Estudio de Monitoreo de Cobertura Forestal de Costa Rica 2005. Proyecto ECOMERCADOS, FONDOS GEF – ECOMERCADOS CONVENIO DE DONACIÓN TF 023681. FONAFIFO, ITCR, EOSL. San José, CR. 7 p.

45. Forman, RTT. 1995. Land Mosaics. The ecology of Landscapes and regions. Cambridge University Press. Cambridge. 632 p.
46. Fournier, L. 1989. Importancia de la reforestación en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 13:127-133.
47. Gilabert, J; González, J; García, J. 1997. Acerca de los índices de vegetación. *Revista de Teledetección*. Department de Tennodin3.mica, Facultad de Física. Universidad de Valencia. (en línea). Consultado 15 jun. 2010. Disponible en [http://www.aet.org.es/revistas/revista8/AET8\\_4.pdf](http://www.aet.org.es/revistas/revista8/AET8_4.pdf).
48. Goudriaan, J. 1992. ¿A dónde va el gas carbónico?: el papel de la vegetación. *Mundo científico*. 126(12):687-692.
49. Guariguata, M; Chazdon, R; Denslow, J; Dupuy, J. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132:107-120.
50. Guariguata, MR; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 591 – 624 p.
51. Gurrutxaga San Vicente, M; Lozano Valencia, PJ. 2008. Ecología del Paisaje. Un marco para el estudio integrado de la dinámica territorial y su incidencia en la vida silvestre. *Estudios Geográficos*. 69(265): 519-543
52. Herrera, MA; del Valle, JI; Orrego, SA. 2001. Biomasa de la vegetación herbácea y leñosa pequeña y necromasa en bosques tropicales primarios y secundarios de Colombia. (en línea). In *Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales*. (2001, Valdivia, CL). Simposio Internacional. Valdivia, CL, El Simposio. Consultado 20 oct. 2010. Disponible en [http://www.uach.cl/procarbono/pdf/simposio\\_carbono/28\\_Herrera.PDF](http://www.uach.cl/procarbono/pdf/simposio_carbono/28_Herrera.PDF)
53. Higuchi, P; Oliveira-Filho, A; da Silva, A; Mendonça, E.L; dos Santos, R; Salgado, D. 2008. Dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais, em diferentes classes de solos. *Revista Árvore*. 32(3): 417 – 426.

54. Hughes, R.F., Kauffman, JF, Jarramillo, J., 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forest in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80: 1892-1907.
55. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, UK / US). 2006. Directrices del IPCC de 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero. (en línea). Consultado 7 oct. 2010. Disponible en <http://www.ipcc.ch>
56. IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, UK). 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. (en línea). Cambridge, UK. Consultado 8 jun 2009. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/>
57. Kappelle, M; Castro, M; Acevedo, H; González, L; Monge, H. 2002. Ecosistemas del Área de Conservación Osa. Santo Domingo de Heredia, CR, INBio. 496 p.
58. Kirby, K.R., Potvin, K., 2007. Variation in carbon storage among tree species: Implications for the management of a small-scale carbon sink project. *Forest Ecology and Management* 246: 208–221
59. Kumar, R.; Pandey, K.K.; Chandrashekar y Mohan, S. 2010. Effect of tree-age on caloric value and other fuel properties of Eucalyptus hybrid. *Journal of Forestry Research* 21(4):514-516.
60. Lammlom, S.H. y Savidge, R.A. 2003. A reassessment of carbon content in Wood: variation within and between 41 North American species. *Biomass and Bioenergy* 25: 381-388.
61. Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas – posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido - . Trad. A Carrillo. Eschborn, República Federal de Alemania, GTZ. 335 p.
62. Leigh, E; Stanley, A; Windsor, D. 1990. Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Trad. Olga Londoño de Hobrecker. Balboa, PA, Smithsonian Tropical Research Institute. 546pLoaiza, J.; Rodríguez, J.; Ramírez, M. y Lema, A. 2010. Estimation of biomass and carbon stocks in plants, soil and forest floor in different tropical forests. *Forest Ecology and Management* 260: 1906-1913.

63. Letcher, S; Chazdon, R. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*. 41(5): 606-617.
64. Louman, B. 2006. Impacto ambiental del aprovechamiento. In Orozco, L; Brúmer, C; Quirós, D. Aprovechamiento de impacto reducido en bosques latifoliados húmedos tropicales. Turrialba, CR, CATIE. 361-397 p.
65. MacDicken, K. G. 1997. A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects. Winrock International Institute for Agricultural Development. 87 p. Consultado 22 abr. 2011. Disponible en <http://202.99.63.183/tanhui/thjl/Winrock%20International%20%E7%A2%B3%E7%9B%91%E6%B5%8B%E6%8C%87%E5%8D%97.pdf>
66. Martin, A.R.; Thomas, S.C, 2011. A Reassessment of Carbon Content in Tropical Trees. *PLoS ONE* 6(8) 1-9 (2011).
67. Morales, M. 2010. Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 115 p.
68. Murrieta Arévalo, E. 2006. Caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el corredor biológico Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica. Tesis M. Sc. Turrialba, CR. CATIE. 141 p.
69. Muukkonen, P; Heiskanen, J. 2006. Biomass estimation over a large area based on standwise forest inventory data and ASTER and MODIS satellite data: A possibility to verify carbon inventories. (en línea). Consultado 13 May. 2010. Disponible en [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com).
70. Navarro, M. 2011. Determinación de la fracción de carbón y peso específico básico de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 87 p.
71. Neumann, L; Zimmermann, B; Hall, JS; van Breugel, M; Helmut, E. 2011. Soil carbon dynamics under young tropical secondary forests on former pastures: A case of study from Panama. *Forest Ecology and Management* 261:1625-1633.

72. Newstrom, LE; Frankie, GW; Baker, HG; Colwell, RK. 1994. Diversity of long term flowering patterns. In *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. Eds. LA. Mc Dade; KS. Bawa; HA. Hespenehidae; GS. Hartshorn. Chicago, US. University of Chicago Press. p. 142-160.
73. Nogueira, E.M., Fearnside, P. M., Nelson, B.N., Batista, M., 2007. Wood density in forests of Brazil's 'arc of deforestation': Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 248: 119–135.
74. Nogueira, E.M., Fearnside, P. M., Nelson, B.N., 2008a. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. *Forest Ecol. Mang.* 256: 990–996.
75. Nogueira, E.M., Fearnside, P. M., Nelson, B.N., Barbosa, R.I., Hermanus, E.W., 2008b. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecol. Mang.* 256: 1853–1867.
76. Norden, N; Chazdon, R; Chao, A; Jland, Y; Vílchez, B. 2009. Resilience of tropical rain forest, tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*. 12(5): 385 – 394.
77. Núñez, J. 2000a. Fertilidad de suelos. Ciclo de macronutrientes. Curso de Fertiiego. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica e Instituto Nacional de Aprendizaje. s.p.
78. Núñez, J. 2000b. Fundamentos de edafología. 2<sup>a</sup> ed. San José, CR, EUNED. 185 p.
79. Ortiz, E. 1997. Refinement and evaluation of two methods to estimate a bovegrund tree biomass in tropical forest. Tesis para el grado de Doctor of Philosophy. Ney Work, USA; State university of New York. p 116.
80. Ortiz, E. 2008. Atlas Digital de Costa Rica 2008 (CD). Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 1 CD-ROOM.
81. Ortiz, E. 2010. Cálculo de biomasa para las parcelas permanetes. CR. ITCR. (correo electrónico). (eortiz@itcr.ac.cr).

82. Ortiz, R. 1997. Costa Rica secondary forest: an economic option for joint implementation initiatives to reduce atmospheric CO<sub>2</sub>. Draft paper present for inclusion in the Beijer Seminar in Punta Leona. Costa Rica. 19p.
83. Pettersen RC (1984) The Chemical Composition of Wood. In: Rowell R, ed. The Chemistry of Solid Wood. MadisonWisconsin: American Chemical Society. pp 57–126.
84. Poorter, H., and Bergkotte, M. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.* 15: 221–229.
85. Poorter L, Kitajima K. 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88: 1000–1011
86. Powers, JS; Veldkamp, E. 2005. Regional variation in soil carbon and δ<sup>13</sup>C in forests and pastures of northeastern Costa Rica. (en línea). *Biogeochemistry* 72:315-336. Consultado 10 abr. 2011. Disponible en <http://www3.cbs.umn.edu/labs/powers/powers2005b.pdf>
87. Primack, R; Rozzi, R; Feinsinger, P. 2001. Diseño de Áreas Protegidas. In *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Eds. R. Primack; R. Rozzi; P. Feinsinger; R. Dirzo y F. Massardo. MX. Fondo de Cultura Económica. 477-495 p.
88. Prodan, M; Peters, FC; Real, P. 1997. *Mensura forestal*. San José, CR, GTZ e IICA. 586 p
89. Quesada, F; Quirico, J; Zamora, N; Aguilar, R; González; J. 1997. *Árboles de la Península de Osa*. Heredia, CR, INBio. 412 p.
90. Ragland, K.W.; Aerst, D.J. y Baker, A.J. 1991. Properties of Wood for Combustion Analysis. *Bioresource Technology* 37 (1991) 161-168.
91. Ramírez, O; Gómez, M y Shultz, S. 1997. Valuing the contribution of plantation forestry to the national accounts of Costa Rica from the ecological economics perspective. *Beijer Research Seminar*. Costa Rica. 28p.

92. Ruschel, A; Mantovani, M; Sedrez, M; Onofre, R. 2009. Caracterização e dinâmica de duas fases sucessionais em floresta secundária da Mata Atlântica. *Revista Árvore*. 33(1): 101 – 115.
93. Saldarriaga, J; West, D; Tharp, M; Uhl, C. 1988. Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela (en línea). *Journal of Ecology*. 76(4): 938 – 958. Consultado 24 feb 2010. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/2260625>
94. Sanchún, A. y Gonzáles, J. 2006. Lista de especies arbóreas por gremio ecológico para el Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCVC). Fundación para Desarrollo Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), Dirección de Planificación e Investigación y Desarrollo. Sarapiquí, CR. 22p.
95. Sarmiento, C. 2000. Comparación de tres clases de transectos para la captura de hormigas en dos formaciones vegetales. *Caldasia*. 22 (2): 327 – 326.
96. Schedlbauer, JL; Kavanagh, KL. 2008. Soil carbon dynamics in a chronosequence of secondary forests in northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 255:1326-1335.
97. Sevillano, M; Quintano, C; Fernández, A; Shimabukuru, E. 2009. Estimación de biomasa en *Pinus Radiata* (D. DON) A Partir de Índices Derivados de Imágenes CCD-CBERS. (en línea). Consultado 12 mar. 2010. Disponible en [www.aet.org.es/congresos/xiii/cal83.pdf](http://www.aet.org.es/congresos/xiii/cal83.pdf)
98. Sjöström, E. 1993. *Wood Chemistry, Fundamentals and Applications*. Second Edition. Gulf Professional Publishing. Academic Press, New York. 293 p.
99. Soto, C. 2011. Uso de sensores remotos para estimar biomasa en bosques de la Península de Osa. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 45 p.
100. Soto, R; Jiménez, V. 1992. Evaluación Ecológica Rápida, Península de Osa, Costa Rica. Programa Boscosa. Fundación Neotrópica – WWF. 252 p.

101. Thomas SC, Malczewski G (2007) Wood carbon content of tree species in Eastern China: Interspecific variability and the importance of the volatile fraction. *J Environ Manage* 85: 659–662.
102. Venancio, S; Rodríguez, E; Teixeira, A; da Silva, A; Silva, E. 2008. Floristic composition of two wetland forest in Araguaian Plain, State of Tocantins, Brazil, and comparison with other areas. *Revista Árvore*. 32(1): 129 – 141.
103. Vílchez A, B; Rocha, O. 2005. Estructura de una población del árbol *Peltogyne purpurea* (Cesalpinaceae) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54(3):1019-1029
104. Vílchez, B; Chazdon; R, Milla, V. 2008. Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica: Su valor para la conservación o uso comercial. *Recursos Naturales y Ambiente*. 55: 118-128.
105. Vílchez A, B; Chazdon, R; Milla, V. 2009. Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica. Su valor para la conservación o uso comercial. *Recursos Naturales y Ambiente* 55:118-128.
106. Wagner, F; Rutishauser, E; Blanc, L; Herault, B. 2010. Effects of plot size and census interval on descriptors of forest structure and dynamics. *Biotropica*. 42(6): 664-671.
107. Wiemann, M.C y Williamson, G. B. 1989. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany* 76(6): 924-928.
108. Williamson, B. y Wiemann, M. 2010. Age-dependent radial increases in wood specific gravity of tropical pioneers in Costa Rica. *Biotropica* 42(5):590-597.
109. Woodcock, D.W. 2000. Wood specific gravity of trees and forests types in the Southern Peruvian Amazon. *Acta Amazonica* 30: 589-599.
110. Woodcock, D.W. y Shier, A. D. 2003. Does canopy position affect Wood specific gravity in temperate forest trees? *Annals of Botany* 91:529-5370.
111. Wurth MKR, Pelaez-Riedl S, Wright SJ, Korner C (2005) Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143: 11–24.