

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

TESIS DE GRADUACIÓN

ANÁLISIS SILVIGÉNICO DE LOS BOSQUES HÚMEDOS
TROPICALES DEL PARQUE NACIONAL LA CANGREJA,
PACÍFICO CENTRAL DE COSTA RICA.

LUIS GUILLERMO ACOSTA VARGAS

CARTAGO, COSTA RICA

2012



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

TESIS DE GRADUACIÓN

ANÁLISIS SILVIGÉNICO DE LOS BOSQUES HÚMEDOS
TROPICALES DEL PARQUE NACIONAL LA CANGREJA,
PACÍFICO CENTRAL DE COSTA RICA.

LUIS GUILLERMO ACOSTA VARGAS

CARTAGO, COSTA RICA

2012

Análisis Silvigénico de los Bosques Húmedos Tropicales del Parque Nacional La Cangreja, Pacífico Central de Costa Rica.

Luis Guillermo Acosta Vargas¹

RESUMEN

Se analizó información de seis sitios con PPM en el Parque Nacional La Cangreja, Puriscal, Pacífico Central de Costa Rica, con 13 años de monitoreo para determinar el desarrollo silvigénico del bosque. Promedios en 2011: mortalidad anual $1,88 \pm 0,62\%$, reclutamiento anual $1,5 \pm 0,34\%$, N/ha 555 ± 52 y G/ha $39,6 \pm 6,0 \text{ m}^2$. Se determinaron tres tipos de bosque por medio de los análisis de correspondencia, cluster y SHE en los seis sitios. a.) Bosques intervenidos: en Fase III dinámica, de la Silvigenesis; G/ha $38,2 \text{ m}^2$, N/ha 560, altura superior 34 m, mortalidad 2,05% anual, reclutamiento 1,41% anual; se espera a futuro mantenga la estructura y composición actual. b.) Bosques secundarios maduros: en Fase III homeostática de la Silvigenesis; G/ha de $53,01 \text{ m}^2$, N/ha 568, altura superior 31,4 m, mortalidad 1,2% anual, reclutamiento 1,76% anual; su desarrollo futuro dependerá de la mortalidad de los árboles de *Ficus insipida* que dominan, si mueren y descomponen en pie se espera que la regeneración establecida logre ocupar los claros, si son volcados por vientos o deslizamientos el tamaño de claros será mayor y retrocedería a la Fase II o Fase I. c.) Bosques secundarios de madurez intermedia: en Fase III dinámica de la Silvigenesis; G/ha de $31,75 \text{ m}^2$, N/ha 522, altura superior 29,4 m, mortalidad 1,88% anual, reclutamiento 1,64% anual; se espera para este bosque que las especies heliófitas continúen muriendo y los claros sean ocupados por la regeneración establecida y esciófitas parciales y heliófitas durables en las clases diamétricas menores.

Palabras clave: Silvigenesis, Dinámica, Bosque, Parcelas, Parque Nacional La Cangreja, Incremento, Reclutamiento, Tasa de mortalidad, Claro.

¹ Acosta Vargas, L. 2012. Análisis silvigénico de los bosques húmedos tropicales del Parque Nacional La Cangreja. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. 117 p.

Sylvigenetic Analysis of the Tropical Wet Forest of La Cangreja National Park,
Central Pacific of Costa Rica.

Luis Guillermo Acosta Vargas²

ABSTRACT

Information from six sites with long-term monitoring plots at La Cangreja National Park, Central Pacific of Costa Rica, monitored by 13 years of (1998-2011) was analyzed to determine the forest's sylvigenetic development. On 2011, averages values to the forest were annual mortality $1,88\pm 0,62\%$, annual recruitment $1,5\pm 0,34\%$, N/ha 555 ± 52 and G/ha $39,6\pm 6,0$ m²/ha. Correspondence, cluster and SHE Analysis determined that there are 3 kinds of forest on the six sites studied. a.) Logged forest: on Phase III dynamic of Sylvigenesis; G 38,2 m²/ha, N/ha 560, height 34 m, annual mortality 2,05%, annual recruitment 1,41%. In the future, there is expected that this forest keeps the actual structure and floristic composition. b.) Mature secondary forest: on Phase III homeostatic of Sylvigenesis; G 53,01 m²/ha, N/ha 568, height 31,4 m, annual mortality 1,2%, annual recruitment 1,76%. The future of this forest will depend of *Ficus insipida* mortality. If they die and decomposed standing up, it would give the chance to saplings and low diameter class to close the gaps, but if they were fallen by winds or landslide, the gaps size would be bigger and Sylvigenesis will go back to the Phase II or Phase I. c.) Intermediate maturity of secondary forest: on Phase III dynamic of Sylvigenesis G 31,75 m², N/ha 522, height 29,4 m, annual mortality 1,88%, annual recruitment 1,64%. In the future there is expected that pioneer species would continue dying, and gaps will be closed by the established regeneration of partial tolerant shade species into low diameter class.

Keywords: Sylvigenesis, Dynamic, Forest, Plot, Cangreja National Park, Increment, Recruitment, Mortality, Gaps.

² Acosta Vargas, L. 2012. Análisis silvigenético de los bosques húmedos tropicales del Parque Nacional La Cangreja. Tesis de Licenciatura. Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. 117 p.

Acreditación

Esta tesis fue aceptada por el Tribunal Evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y aprobada por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

ANÁLISIS SILVIGÉNICO EN BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES DEL PARQUE NACIONAL LA CANGREJA, PACÍFICO CENTRAL DE COSTA RICA.

Miembros del Tribunal Evaluador

Ruperto Quesada Monge, Ph.D.
Escuela de Ingeniería Forestal
Director de Tesis

Braulio Vílchez Alvarado, M.Sc.
Escuela de Ingeniería Forestal
Profesor Lector

Julio Bustamante Bustamante, M.Sc.
Área Conservación Pacífico Central
Encargado de Investigación

Marvin Castillo Ugalde, Lic.
Escuela de Ingeniería Forestal
Profesor Lector

Alejandro Meza Montoya, MBA
Coordinador de trabajo final de
graduación

Luis Guillermo Acosta Vargas, MAP
Estudiante

DEDICATORIA

A mi padre Guillermo Acosta[†], a quien mejor conociéramos como Macarrón, mi gran amigo, compañero y maestro en el campo forestal, con quien recorrí los bosques de Puriscal y aprendí el valor del trabajo y el respeto.

A Tomas[†], querido sobrino. A ti que con tu breve luz en este mundo, lograste iluminar nuestras vidas.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por su creación, por haberme permitido nacer en este bello país y darme a las personas que me rodean.

A mi madre Aracelly y mi padre Guillermo, por la vida una vida bella, sus enseñanzas e incondicional apoyo en todos mis proyectos emprendidos, gracias por su fe en mí.

A mi esposa Fabiana inseparable amiga y tutora. Gracias por estar junto a mí.

A Lilliam mi hermana, robusto pilar y defensora de nuestra familia a ti por tu gran apoyo en este trabajo.

A Jessica, Douglas, Fabiola y Juan Diego, por su aliento y apoyo en todo momento, por quienes son y el orgullo que sean mis sobrinas y sobrinos.

A Ruperto, Braulio y Marvin, profesores de quienes he recibido la formación y guía en mi formación profesional. Gracias amigos.

A Lupita Vargas por tu amistad y ayuda en el análisis de información y elaboración de este trabajo.

A Julio Bustamante, por su incondicional apoyo a esta investigación y apoyo en momentos difíciles. Gracias amigo.

A la EIFO y el Proyecto Monitoreo de Ecosistemas Forestales, por brindarme los recursos necesarios.

A ACOPAC por permitirme realizar la investigación en el PN La Cangreja.

A Randall y Alban por su ayuda en campo.

A la Familia Mora por recibirme, alojarme y brindarme su hospitalidad.

A Juan Pablo Aguilar, por su aporte en la revisión y corrección del Abstract.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	III
ABSTRACT	IV
DEDICATORIA	VI
AGRADECIMIENTOS.....	VII
ÍNDICE GENERAL	VIII
ÍNDICE DE CUADROS	XI
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XII
ÍNDICE DE ANEXOS.....	XV
INTRODUCCIÓN	16
OBJETIVO GENERAL	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
HIPÓTESIS	18
REVISIÓN DE LITERATURA	19
SILVIGÉNESIS	19
LIMITACIONES	26
MATERIALES Y MÉTODOS	27
SITIO DE INVESTIGACIÓN, PARQUE NACIONAL LA CANGREJA	27
FUENTES DE INFORMACIÓN	28
DEPURACIÓN DE BASES DE DATOS.....	28
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	29
Diversidad alfa.....	30
Índice de diversidad de Shannon (H_1)	30
Índice de riqueza (E).....	30
Diversidad beta.....	31
Índice de Jaccard (IJ).....	31
Índice de Morisita-Horn (IM).....	31

CÁLCULO DE CRECIMIENTO	32
ESTUDIO Y COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE	32
ESTRUCTURA HORIZONTAL	32
Dominancia	33
Abundancia	33
Frecuencia.....	33
Índice de Valor de Importancia (IVI)	34
Distribución diamétrica de la masa boscosa y de los individuos	34
ESTRUCTURA VERTICAL.....	35
Clases de altura.....	35
Posición de copa	36
Forma de copa	37
MORTALIDAD Y RECLUTAMIENTO	38
MUESTREO DE REGENERACIÓN	39
RESULTADOS	40
ESTANDARIZACIÓN DE LAS UNIDADES DE MUESTREO (PPM).....	40
MUESTREO DE REGENERACIÓN.....	41
COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.....	42
Muestreo $d > 10$ cm	42
Muestreo de regeneración $d < 10$ cm.....	43
EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURA HORIZONTAL DEL BOSQUE.....	44
Cambios en área basal (G) y número de individuos (N).....	44
<i>Valores generales para el bosque</i>	<i>44</i>
<i>Valores por sitio de muestreo.....</i>	<i>48</i>
<i>Regeneración.....</i>	<i>50</i>
Índice de Valor de Importancia (IVI)	51
Clases de frecuencia	53
EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURA VERTICAL DEL BOSQUE.....	54
Clases de altura.....	54
MORTALIDAD Y RECLUTAMIENTO.....	57
GREMIOS ECOLÓGICOS.....	64
Gremios en muestreo de regeneración	68
MODELOS DE MADUREZ DEL BOSQUE.....	70
ANÁLISIS DE ÍNDICES DE DIVERSIDAD ALFA Y BETA	71
POSICIÓN DE COPA (PC) Y FORMA DE COPA (FC).....	78

DESCRIPCIÓN DE LOS BOSQUES EN SEIS SITIOS DE MONITOREO DEL PN LA CANGREJA.....	82
PATRONES DE DESARROLLO FUTURO DEL BOSQUE. EVOLUCIÓN DE LA SILVIGÉNESIS EN SEIS SITIOS DE MONITOREO.....	86
Bosques intervenidos.....	86
Bosque secundario maduro	88
Bosque Secundario de madurez intermedia	90
CONCLUSIONES	92
RECOMENDACIONES	94
BIBLIOGRAFÍA	95
ANEXOS	101

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Área y ubicación de las PPM establecidas en 1998, en el Parque Nacional la Cangreja.	28
Cuadro 2. Reestructuración de las unidades de muestreo (PPM) establecidas en 1998 para ser utilizadas en el 2011 en el PN La Cangreja, Csoat Rica, 2011.....	41
Cuadro 3. Áreas de muestreo de regeneración para brinzales y latizales por PPM y Sitio en el PN La Cangreja, Costa, 2011.	42
Cuadro 4. Índices de valor de importancia (IVI) para las 15 especies con mayor valor en los años 1998 y 2011 y para la regeneración (Reg) en el año 2011. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	52
Cuadro 5. Variación del número de árboles inventariados ($d > 10\text{cm}$), tasas de mortalidad y reclutamiento (%) y vida media (años), observados en un intervalo de 13 años en PPM ubicadas en el Parque Nacional La Cangreja, Costa Rica, 2011.	58
Cuadro 6. Tasas de mortalidad y reclutamiento (%) y vida media (años), observados en un intervalo de 13 años en PPM para las siete especies con mayor abundancia. Parque Nacional La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	59
Cuadro 7. Valores de mortalidad, reclutamiento y vida media reportados para diferentes bosques tropicales.	60
Cuadro 8. Índices de diversidad alfa para seis sitios de monitoreo en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	72

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Fases de la silvigénesis propuestas por Hallé, et al (1978)	21
Figura 2. Clasificación de posiciones de copa tomadas de Hutchinson, 1993.....	37
Figura 3. Correlación entre el número de individuos (N) y el área basal (G) acumulados para mediciones en 1998 y 2011 en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	45
Figura 4. Distribución diamétrica del área basal (G/ha) y el número de individuos (N/ha) para valores promedios por hectárea de seis sitios de estudio en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	46
Figura 5. Variación del área basal (G/ha) y número de individuos (N/ha) en tres años de medición en PPM para el bosque del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	47
Figura 6. Variación en área basal (G/ ha) y número de individuos (N/ha) en tres años de medición para seis sitios monitoreados por medio de PPM en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	49
Figura 7. Valores promedio por hectárea de brinzales, latizales y fustales determinados en PPM en bosques del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	50
Figura 8. Altura superior e intervalo de confianza para seis sitios y media del bosque para dos años de observación 1998 y 2011, en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	54
Figura 9. Distribución porcentual por clases de altura de los gremios ecológicos en los años 1998 y 2011 para bosques intervenidos y secundarios maduros. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	56
Figura 10. Tasas porcentuales de mortalidad y reclutamiento por sitios y clases diamétricas observadas en un periodo de 13 años (1998-2011) en bosques del PN. La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	61
Figura 11. Tasas de mortalidad y reclutamiento para gremios ecológicos y especies con mayor abundancia (>20 individuos) y mayor mortalidad (>50% población 1998) para el bosque del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.....	62

Figura 12. Distribuciones diamétricas de Individuos por hectárea y porcentajes de mezcla de los gremios ecológicos (esciófitas parciales (EP), esciófitas totales (ET), heliófitas durables (HD) y heliófitas efímeras (HE)) para dos años de medición (1998 y 2011). PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	65
Figura 13. Mezcla de gremios ecológicos por sitio de monitoreo en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	68
Figura 14. Mezcla de gremios ecológicos para brinzales y latizales en seis sitios de muestreo en bosques del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	69
Figura 15. Análisis de correspondencia para seis sitios de monitoreo en dos años de observación (1998 y 2011) en el PN La Cangreja, Costa Rica.	70
Figura 16. Análisis clúster utilizando el del índice de Jaccard para seis sitios de monitoreo de bosques para los periodos de observación de 1998 y 2011. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	74
Figura 17. Análisis clúster utilizando el índice de Morisita para seis sitios de monitoreo de bosques para los periodos de observación de 1998 y 2011. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	75
Figura 18. Análisis SHE con seis sitios de monitoreo de bosques para determinar la existencia de diferentes biotopos en los sitios. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	77
Figura 19. Comportamiento de la forma y posición de copa en un periodo de 13 años para el total de árboles monitoreados en seis PPM en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	79
Figura 20. Cambios en la posición de copa (PC) y forma de copa (FC) en un periodo de 13 años para los árboles monitoreados en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	80
Figura 21. Incremento promedio anual (IPA) por posición de copa (PC) y forma de copa (FC) y su correlación, para 704 árboles remanentes al 2011 en PPM del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.	81
Figura 22. Análisis de correspondencia para PPM y muestreo de regeneración en sitios de monitoreo en el PN La Cangreja, 2011.	84

Figura 23. Distribución de diamétrica (N/ha), incrementos promedios anuales (IPA) y tiempos de paso (TP) para las poblaciones monitoreadas de *B. utile* y *V. megalophylla* en el PN La Cangreja, 2011.....88

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Especies registradas en las PPM y valores de abundancia acumulada por hectárea, en seis sitios de muestreo en el PN La Cangreja.	101
Anexo 2. Especies registradas mediante muestreo de regeneración en seis sitios de muestre y su abundancia por hectárea. PN La Cangreja, 2011.	112

INTRODUCCIÓN

Costa Rica, por su posición geográfica entre los Trópicos Cáncer y Capricornio ha sido privilegiada con exuberante riqueza biológica que unida a irregularidades topográficas como el gradiente altitudinal de los 0 a los 3820 msnm en las cumbres de la Cordillera de Talamanca, una extensa y densa red hídrica y una cadena montañosa que divide al país en dos vertientes dándoles características únicas a cada una, han dado como resultado un gran número de asociaciones ecológicas y zonas de vida, las cuales expresan sus singularidades a través de diferentes tipos de bosque, con estructuras y composiciones florísticas particulares a cada uno.

Para Costa Rica hay 38 zonas de vida descritas por Holdridge (1967). En el Parque Nacional La Cangreja (PN La Cangreja) hay dos zonas de vida de ellas, se trabajó en el piso basal la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (BHT). Los bosques en el sitio de investigación se caracterizan por tener una marcada estación lluviosa, la cual sobrepasa los 5000 mm de lluvia anuales, temperatura media anual alrededor de los 25 °C y una rica diversidad de plantas y animales. En términos de su riqueza arbórea, se tienen reportes que indican una diversidad de 148 especies de árboles/ha ($d > 10$ cm) según Acosta (1999) para los bosques del PN La Cangreja.

En Costa Rica, a pesar de la deforestación que ha sufrido aun es posible encontrar bosques y parches de bosques primarios sin intervenir así como bosques con diferentes grados de intervención, lo cual permite en la actualidad realizar estudios en ellos para determinar tanto su composición como su estructura y su dinámica.

Los esfuerzos por conocer la dinámica de los bosques han llevado a investigadores como Clark & Clark, Gentry, Connell, Janzen, Lieberman, Asquith entre otros a trabajar en ellos investigando y tratando de dilucidar los complejos procesos que gobiernan la dinámica, la regeneración y la consecuente permanencia de las especies. Estudios, que hoy día son utilizados como guía y parámetro para nuevas investigaciones y probar nuevas hipótesis.

Para esta investigación, se trabajó con datos provenientes de parcelas permanentes de muestreo (PPM) con 13 años de establecidas, la información generada por medio de las PPM se realizó el análisis del proceso silvigénico de los bosques del PN La Cangreja, ya que estos a pesar de su madurez y aparente estabilidad son en realidad muy dinámicos y en sí son, un mosaico disetáneo de bosques.

Con esta investigación, se aportó al conocimiento las relaciones entre grupos ecológicos, permanencia de las especies en el tiempo y su tasa de cambio, el crecimiento y decrecimiento de la masa boscosa de los bosques del PN La Cangreja ubicado en el Pacífico Central de Costa Rica. Los objetivos de la investigación fueron:

Objetivo General

Evaluar la silvigénesis y sus efectos en la estructura y composición florística en bosques del Parque Nacional La Cangreja, Pacífico Central de Costa Rica.

Objetivos específicos

- A. Evaluar los cambios ocurridos en la Estructura Horizontal entre 1998 y 2011.
- B. Evaluar los cambios ocurridos en la Estructura Vertical entre 1998 y 2011.
- C. Determinar las tasas de mortalidad y reclutamiento.
- D. Analizar el comportamiento de los grupos ecológicos.
- E. Establecer patrones de desarrollo futuro para el bosque.

HIPÓTESIS

Con la información obtenida del monitoreo de PPM durante 13 años en el PN La Cangreja, es posible determinar patrones de desarrollo futuro del bosque.

REVISIÓN DE LITERATURA

Silvigénesis

Silvigénesis, es el término empleado para describir los procesos dinámicos que se dan dentro de los bosque y que determinan su desarrollo. Así, la silvigénesis pasa por diferentes fases, las cuales están relacionadas por las perturbaciones a las que son sometidos los bosques, por la disponibilidad de semillas y de la regeneración que efectivamente puede llegar a establecerse y alcanzar el estrato superior del bosque. De esta manera, la recuperación de un claro será más rápida que la recuperación de un área donde se taló todo el bosque.

Hallé, *et al* (1978), hacen un análisis de las implicaciones de las perturbaciones al bosque y su capacidad para recuperarse, al plantear que la silvigénesis es una serie de etapas sucesivas en las cuales, se van alcanzando niveles mayores de madurez del bosque y mezclas más complejas de especies. Las oportunidades para aprovechar recursos liberados, son tomadas por las especies que en el momento estén disponibles y que evolucionaran para cumplir un rol determinante en cada fase. Uno de los factores importantes a considerar dentro de las diferentes fases de la silvigénesis es la longevidad de cada especie, el autor cita que en el caso de sitios ocupados por *Cecropia* spp, estos llegarán a cerrar el dosel al cabo de cuatro años y estarán presentes por un lapso de veinte años, al llegar a esta edad empiezan a morir para dar paso a especies tolerantes a la sombra y, que han estado creciendo suprimidas bajo el dosel conformado por cecropias. Dentro de cada fase se distinguen dos estados: el dinámico donde el proceso es activo y hay flujo de energía y el homeostático, que define a comunidades clímax con poca energía libre.

Las fases de la silvigénesis según Hallé, *et al.* (1978) son:

Primera fase: Es la fase de colonización, se da a partir de un claro o la pérdida total del bosque en donde intervienen especies pioneras como *Cecropia* spp, *Trema* spp ,

Croton spp. y *Ochroma pyramidale*. Es común en el estado homeostático de esta fase la presencia de lianas, las cuales se han asociado con efectos sobre la temperatura y humedad. Esta fase tiene una duración de entre 10 y 30 años.

Segunda fase: Inicia con la muerte de las especies pioneras de la Fase I, esta fase conduce a un dosel más denso que su antecesor. Algunas especies de la Fase I pueden continuar durante la Fase II. Las especies que se establecen comparten la característica de ser tolerantes a la sombra durante sus primeros estadios pero que necesariamente, dependen de la luz en su etapa madura, son especies de rápido crecimiento. En ocasiones se establece un componente herbáceo que alcanza los 8 m de altura en el estado homeostático.

Tercera fase: Se caracteriza por la presencia de especies que tienen la capacidad de tolerar la sombra por largos periodos de tiempo. En este sentido, el reclutamiento para cumplir con esta fase no proviene necesariamente de los brinzales que surjan, implicando esto que hay un aporte de árboles que se establecieron bajo el dosel de las cecropias en la Fase I. En esta fase, desaparecen las especies “nómadas” que se establecen comúnmente en los estratos medio y bajo.

Cuarta fase: Caracterizada por su estabilidad, sin embargo, es un momento donde por fuerza se acaba el desarrollo del bosque y la destrucción es inevitable, dando como resultado el reinicio del ciclo de la silvigénesis. Se dice que esta fase puede llegar a durar varios siglos.

Algunas consideraciones dadas por el autor son con respecto al desarrollo silvigénico son:

- a. conforme se avanza en el tiempo es más propensa la ocurrencia de perturbaciones,
- b. la determinación de la edad de cada fase en los trópicos, no es posible llevarla a cabo a falta de consistencia en los anillos de crecimiento de los árboles.

c. Aceptando cuatro fases, hay quince posibles interrupciones del estado homeostática: cuatro que implican la reparación o auto-reemplazo; cuatro que implican adelantamiento a fases posteriores y siete que implican un rejuvenecimiento (Ver Figura 1).

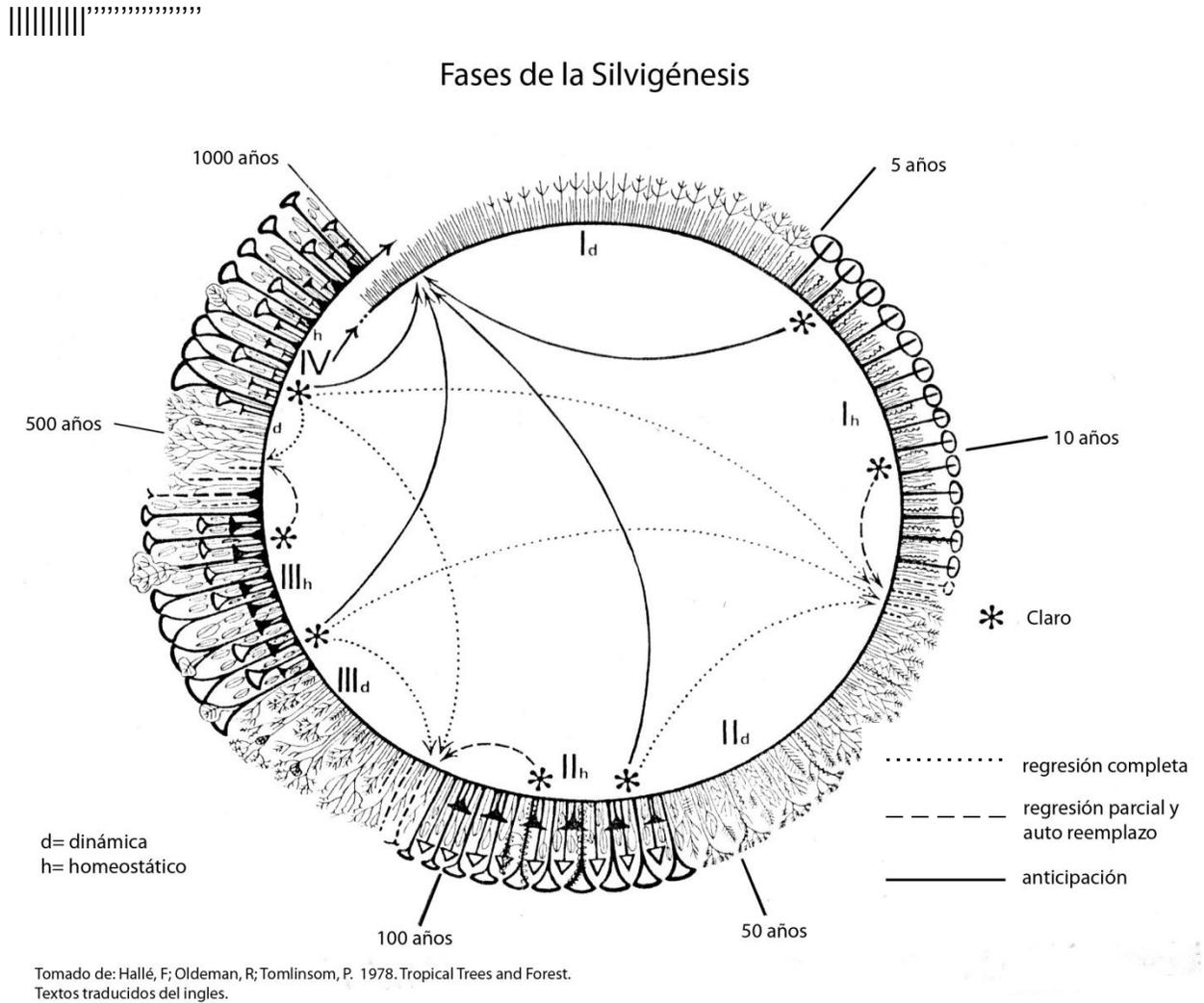


Figura 1. Fases de la silvigenesis propuestas por Hallé, et al (1978)

La Silvigenesis, agrupa una serie de procesos que se dan dentro de los bosques los cuales regulan su crecimiento y aseguran la permanencia de sus especies en el tiempo. Sobre este tema, son muchos los autores que han estudiado, publicado y

replanteado hipótesis sobre el tema que a diferencia de Hallé, *et al* (1978) lo llaman dinámica y dentro de ella se enfocan a regeneración, recuperación de claros, mortalidad y reclutamiento y la agrupación de especies por gremios o más recientemente grupos funcionales. Estos tópicos por sí solos o en conjunto, buscan comprender los bosques con el fin de darles manejo o bien recuperar áreas degradadas por la actividad humana y fenómenos naturales de gran tamaño.

Hasta mediados del siglo pasado los bosques tropicales se consideraban estables, sin cambios aparentes ante los ojos de la mayoría de las personas. Sin embargo, dentro de ellos se vive día a día una génesis que tiene como fin, renovar el bosque y permitir que sus especies permanezcan en el tiempo. En este sentido Asquith (2002), hace una amplia revisión de hipótesis planteadas por diferentes investigadores como Clark (1987, 1992), Connell (1978), Gentry (1982), Phillips; *et al* (1994) entre otros, quienes proponen diversos mecanismos por medio de los cuales los bosques tropicales se perpetúan y logran mantener su riqueza de especies, dependiente de las mismas especies y la frecuencia con que ocurren las perturbaciones en los bosques. De esta manera, bosques con especies de rápido crecimiento implica a su vez, que morirán más rápidamente ya que tienen periodos de vida cortos y con ello, los claros se formarán con mayor frecuencia y periodicidad en el dosel del bosque. De lo anterior sale un nuevo concepto, sobre el cual se ha investigado y discutido mucho, se refiere a la tolerancia o no de las diferentes especies a la sombra ya sea, en una etapa o en toda su vida.

Clark & Clark (1987), mencionan que no se sabe a ciencia cierta si las especies pueden clasificarse como heliófitas (no tolerante a la sombra) y esciófitas (tolerantes a la sombra) durante toda su vida. Es así, como mediante un estudio llevado a cabo en la Estación Biológica la Selva, determinaron que especies como *Dipteryx panamensis* (especies de claros) y *Lecythis ampla* tienen mortalidades iguales a nivel de brinzales, cuando lo esperado es que *L. ampla* tuviera una mayor sobrevivencia ya que es considerada tolerante a la sombra. Los autores afirman, que uno de los principales problemas para determinar la tolerancia o no a la sombra en los

diferentes estadios de las especies del bosque húmedo es, su discontinuidad o ausencia de individuos representados en todas las clases diamétricas, por lo general el problema se agrava en las clases diamétricas bajas. Hubbell & Foster (1987) indican que la clasificación de especies en heliófitas y esciófitas es simplista

Finegan (1993), hace un replanteamiento y cataloga las especies en cuatro grupos o gremios ecológicos basándose en su capacidad de adaptarse a diferentes condiciones de luz y su historia de vida. Los grupos son: heliófitas efímeras (HE), heliófitas durables (HD), esciófitas parciales (EP) y esciófitas totales (ET). Esta clasificación hecha en condiciones y características propias de las especies como tolerancia a la sombra, germinación, establecimiento, años de vida y tamaños y tipos de dispersión de las semillas logran una mejor clasificación de las especies con el fin de propiciar un mejor entendimiento y manejo del bosque.

El trabajo realizado por Clark & Clark (1987), se centró en especies comerciales las cuales en su mayoría llegan a formar parte del dosel superior, inclusive forman parte de las especies emergentes, sin embargo, los autores no mencionan el comportamiento de especies como *Rinorea* sp, *Capparis pittieri*, *Calatola costaricensis* ubicadas en el dosel medio y bajo que alcanzan diámetros de 30-45 cm, que logran completar todo su ciclo de vida y cuyas longevidades están entre los 200 y 400 años y que son comparables con especies del dosel superior como *Carapa guianensis*, *Pterocarpus officinalis*, *Apeiba membranacea* y *Pentaclethra macroloba* (Peralta, et al, 1987, Acosta, 1998).

Peralta, et al (1987), hace un aporte interesante respecto a especies que en el sentido estricto nacen, se desarrollan y logran reproducirse en umbrales bajos de luz. Utilizando la información de PPM ubicadas en la Estación Biológica la Selva (desde 1969 a 1982), con la información analizada reportaron incrementos de cero o muy cercanos a cero en especies como *Capparis pittieri* y *Colubrina spinosa*, especies que como se mencionó anteriormente no alcanzan el dosel superior. Adicionalmente, los autores exponen que especies con este tipo temperamento tienen un

considerable número de individuos. Es probable que las especies que presentan incrementos muy bajos y que están bajo supresión logren desarrollarse creciendo a “pulsos”. Este tipo de crecimiento es planteado por Clark & Clark (1987), quienes proponen que cada vez que se abre un claro estas especies logran crecer, adicionalmente los autores estudian otros factores y/o asociaciones diferentes a los claros.

Más recientemente Salgado (2007) y Chazdon, *et al* (2010), plantean lo que han llamado grupos funcionales basándose en el monitoreo de PPM en la Zona Norte de Costa Rica. Estos grupos, son creados a partir de información que involucra tasas de crecimiento, regeneración, alturas estrato, sistema sexual y agentes polinizadores y dispersores. Si bien es cierto, esta nueva agrupación de las especies en grupos funcionales brinda mayores criterios para asignar las especies a cada grupo se requiere de trabajos similares en el país, estudios que se logran en el tanto y se continúe con el monitoreo de los bosques a largo plazo y se conozca mejor la historia natural de las especie aunque siempre habrá, un componente de especies raras de las cuales se sabrá poco.

Queda en evidencia, que a pesar de los múltiples esfuerzos realizados por diversos investigadores que dedican su trabajo a entender y encontrar relaciones sistemáticas en la dinámica del bosque, al final llegan a las mismas conclusiones:

- a. la regeneración dependerá de diversos factores biofísicos más allá de la luz que llega al piso del bosque cada vez que se abre un claro,
- b. la composición de cada área regenerada dependerá de la disponibilidad de semillas,
- c. en el caso de claros, la regeneración preestablecida y su vigor para reaccionar ante la entrada de luz, influirá en la composición del nuevo dosel que cierre el claro,
- d. agrupar las especies como tolerantes o no a la luz no se deben de generalizar para toda la vida de una especie, sino más bien, que sus requerimientos de

luz varían en diferentes etapas de la vida, mismos requerimientos que son desconocidos.

En síntesis, la dinámica y en particular la regeneración que logre establecerse obedece más a un proceso azaroso (Lieberman, *et al* citado por Peralta *et al.* 1987). Esta afirmación lleva de frente a dos situaciones: 1. Existe aún la necesidad de realizar más investigaciones en el tema, lo cual justifica esfuerzos realizados para llenar este vacío, 2. Se puede incurrir en errores (sin mala intención), a la hora de realizar manejo en bosques al encasillar especies con requerimientos especiales en grupos generales, dejando de lado aspectos importantes como las tasas de crecimiento de cada especie (Peralta, *et al.* 1987) y el hecho que en la mayoría de las especies comerciales no están representadas en todas las clases diamétricas (Clark & Clark 1987)

LIMITACIONES

La edad y condiciones de cada sitio fueron diferentes al momento de establecer las PPM y las dimensiones de las mismas, lo cual dificulta las comparaciones, ya que presentan un mosaico de condiciones sucesionales y diferentes edades con tamaños diferentes de parcelas.

La cantidad de réplicas y el área total de muestreo afecta a algunos de los índices, coeficientes y estadísticos a la hora de utilizarlos y hacer comparaciones entre sitios.

Las condiciones topográficas en difieren entre sitios y parcelas de un mismo sitio, en algunos casos dificultando las labores de campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de investigación, Parque Nacional La Cangreja³

El Parque Nacional La Cangreja (PN La Cangreja) se encuentra ubicado en Mastatal de Puriscal, San José, Costa Rica. Está conformado de terrenos de propiedad estatal y privada. E el 2002 que mediante Decreto Ejecutivo N°39479-MINAE se modifica la categoría de manejo y deja de ser Zona Protectora para convertirse en Parque Nacional. El PN La Cangreja esta dentro del Corredor Biológico Mesoamericano y del Corredor Biológico Paso de las Lapas, junto con otras áreas silvestres protegidas como: El Parque Nacional Carara, Zona Protectora Cerros de Turrubares, Cerros La Potenciana, Zona Protectora Caraigres y Reserva Forestal Los Santos. El parque abarca una extensión de 2240 hectáreas, con altitudes de los 350 a los 1350 msnm, la precipitación media anual es de 3435 mm y la temperatura media anual ronda los 25 °C.

Geológicamente esta zona se encuentra dentro de la formación Tulín. Está formación se compone de olivinos, augitas y basaltos serpentizados (Ediciones Modernas de Costa Rica 1995).

Geomorfológicamente, la zona se ubica en la subunidad Fila Brunqueña situada entre la confluencias de los Ríos Tulín y Agua Caliente y el sector sur del poblado de Zapatón. Se orienta de acuerdo a la dirección estratigráfica de las rocas sedimentarias que la forman. Presenta pendientes fuertes, aunque presenta un escalón entre los 400 y 500 msnm; el sistema de drenaje se aproxima al dendrítico. Las diferencias entre el valle y las cimas son de 100 a 200 m (Ediciones Modernas de Costa Rica 1995).

³ Información tomada de Acosta. 1998.

Fuentes de información

La información utilizada provino de Parcelas Permanentes de Muestreo (PPM) ubicadas en el PN La Cangreja, establecidas en 1998 (Acosta, 1998) con el objetivo de evaluar la estructura y composición florística del piso basal en la entonces Zona Protectora La Cangreja (Ver Cuadro 1). Las PPM, cuentan con tres mediciones la primera la momento de establecerse en 1998, una remediación en 1999 y la última medición en el año 2011 realizada dentro del marco del proyecto “*Monitoreo de ecosistemas para el fortalecimiento de estrategias de conservación y uso de bosques: una contribución a la iniciativa Costa Rica carbono neutral*”, financiado con fondos de CONARE.

Cuadro 1. Área y ubicación de las PPM establecidas en 1998, en el Parque Nacional la Cangreja.

Parcela	Área m ²	Vertical LN	Horizontal LN	Altitud (mnsn)
1	1000	186220	495540	360
2	1400	186115	495540	350
3	3000	186130	495460	350
4	2400	186605	495195	420
5	4000	186925	495245	550
6	1800	186945	495145	540
7	2500	186737	495645	480

Fuente: Acosta (1998)

Depuración de bases de datos

Las bases de datos se crearon en MS Excel 8.0 (1997) y actualizadas en MS Excel 12 (2007). Con este mismo software utilizando tablas dinámicas y filtros, se realizó la revisión de los datos a fin de detectar datos ilógicos, mal tabulados y errores de escritura de nombres científicos. Además, se utilizó para los cálculos de área basal utilizando la fórmula $g=0.7844*d^2$, incrementos promedios anuales extrapolación a

hectáreas y cálculo estadísticos de promedios, desviaciones estándar, error estándar, coeficientes de variación, intervalos de confianza y error de muestreo.

Análisis estadístico

Para el análisis de los datos se utilizó el paquete estadístico PAST V2.12 (PALEONTOLOGICAL STATISTICS SOFTWARE). Desarrollado inicialmente para el uso en paleontología, en la actualidad ha evolucionado para ser aplicable a la ecología utilizando el módulo de Análisis de Diversidad (Hammer, Harper & Ryan 2001). Haciendo uso de PAST, se realizaron:

- a. Análisis de Correspondencia, que es similar al Análisis de Componentes Principales, solo que aplica para datos contados o discretos y es utilizado para comparar asociaciones que tienen un recuento de especies o bien, especies contadas dentro de las asociaciones y es adecuado para cuando las especies tienen una respuesta unimodal a parámetros subyacentes.
- b. Análisis de Cluster, el cual es uno de los métodos para análisis multivariados ampliamente usado. Este análisis permite seleccionar diferentes índices, de los cuales se utilizaron el de Morisita, sugerido por (Mostacedo & Fredericksen 2000) para la abundancia de especies y el de Jaccard que evalúa la presencia o ausencia de especies. Para el análisis se utilizó el logaritmo *Unweighted pair-group average (UPGMA)*, con el cual los clusters o grupos son unidos basándose en distancias medias. Además, se utilizó la técnica de remuestreo de Bootstrap, el cual indica el soporte que tienen las agrupaciones cada uno en los nodos del dendrograma.
- c. Análisis de SHE, que brinda elementos para diferenciar los puntos donde se da un cambio entre biotopos por medio del valor acumulado del Ln E ($LnE = H - LnS$), el cual representa igualdad vista como la proporción guarda entre el número de especies y la abundancia de cada especie. Además entrega valores de LnS , donde S el número de especies y se acumula conforme se

adicionan sitios y H que es el Índice de Shannon. Cálculos de los índices de diversidad alfa y beta.

Diversidad alfa

Índice de diversidad de Shannon (H^1)

El índice de diversidad de Shannon es un índice de equidad, utilizado para calcular la suma de probabilidades de las especies así como, para calcular la homogeneidad de la distribución para una cantidad de especies (H_{max}). Asume que todos los individuos son tomados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Toma valores entre 1 y 4,5, siendo en todo caso el máximo valor de H el dado por el $\ln(K)$, donde K el número de especies dentro de una comunidad completamente equitativa. Valores superiores a 3 se interpretan como sitios diversos. (Golicher 2008; Moreno 2000).

La fórmula de cálculo utilizada por PAST (Hammer, Ø. 2011) es:

$$H^1 = - \sum \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N} \quad \begin{array}{l} n_i = \text{Número de individuos de la especie } i. \\ N = \text{es la suma de los individuos de todas las especies.} \end{array}$$

Hammer, Ø. (2011), indica que este índice toma en cuenta el número de individuos y especies. Y su valor va de 0 hasta valores altos para comunidades con muchas especies y cada especie con pocos individuos.

Índice de riqueza (E)

Es considerado como una medida simple de la diversidad. Kammesheidt citado por Quesada (1997) propone que el resultado de este índice representa el nivel real de homogeneidad de un bosque.

$$E = \frac{H^1}{H_{\max}} * 100$$

H^1 = Índice de Shannon

H_{\max} = $\log K$

K = Número de especies

Diversidad beta

Índice de Jaccard (IJ)

Similar al de índice Sørensen, se utiliza para comparar dos comunidades y se basa en la presencia o ausencia de especies por lo que hace uso de datos cualitativos (Mostacedo & Fredericksen 2000). Este índice toma valores entre 0 cuando no hay especies compartidas entre sitios y de 1, para cuando los sitios tienen la misma composición de especies (Moreno 2001)

Este índice se utilizó en PAST para generar los análisis de Cluster.

$$IJ = \frac{C}{A + B - C} * 100$$

A=Número de especies de la comunidad A.

B=Número de especies de la comunidad B.

C= Número de especies comunes en ambas comunidades

Índice de Morisita-Horn (IM)

Mostacedo & Fredericksen (2000), indican que este se calcula en base a datos cuantitativos siendo además, el más satisfactorio. Este índice es influenciado por la riqueza de especies y al tamaño de la muestra. Su desventaja está, en que es sensible a la abundancia de la especie más abundante (Magurran 1988; Baev y Penev citados por Moreno 2001).

$$IM = \frac{2 \sum (DNi * ENi)}{(da + db)aN * bN} * 100$$

aN =Número de individuos de la localidad A.

bN = Número de individuos de la localidad B

$$da = \frac{\sum DNi^2}{aN^2}$$

DNi =Número de individuos de la i-ésima especie de la localidad A.

$$db = \frac{\sum ENi^2}{bN^2}$$

ENi = Número de individuos de la i-ésima especie de la localidad B.

Cálculo de crecimiento

Este parámetro es definido como la variación del tamaño de un individuo por unidad de tiempo. Este crecimiento es presentado como un Incremento Corriente Anual (ICA), como un Incremento Medio Anual (IMA) (Kozlowski 1962, citado por Monge 1999) o bien como un Incremento Promedio Anual (IPA). Para efectos de este trabajo de investigación, se trabajó con incrementos diamétricos, a partir de los cuales se estimó las variaciones en área basal asociada a las variables de posición y forma de copa, $IPA = (d1-d2)/t$.

Estudio y comparación de la estructura del bosque

La estructura del bosque fue analizada en su componente vertical y horizontal, utilizando para cada caso criterios de evaluación específicos.

Estructura horizontal

Se utilizó información de área basal para la dominancia; número de árboles por hectárea para la abundancia y frecuencia de las especies. Lamprecht (1990), define la dominancia, la frecuencia y la abundancia y sus aplicaciones de la siguiente manera:

Dominancia

Definida como las sumas de las proyecciones horizontales de los árboles sobre el suelo. Es determinada por medio del área basal de las especies. De esta manera, la dominancia absoluta es la suma de las áreas basimétricas de una especie expresada en metros cuadrados y la dominancia relativa, como el cociente entre el área basal de una especie entre la suma del área basal de todas las especies y se expresa como un porcentaje

Abundancia

Es el número de árboles por especie. La abundancia absoluta es el número de individuos de una especie y la abundancia relativa, es una proporción porcentual del número de individuos de una especie entre la sumatoria de los individuos de todas las especies.

Frecuencia

Es la existencia o falta de una especie dentro de una determinada parcela y se expresa como un porcentaje. Así, una especie tendrá frecuencia del 100% si está presente en todas las subparcelas de una parcela, de aquí, que la frecuencia absoluta sea expresada como un porcentaje y la frecuencia relativa (f_i) de una especie A , corresponde al porcentaje de la especie A en la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies encontradas.

A partir de las frecuencias absolutas, las especies se agrupan en cinco clases de frecuencia. Esta agrupación, da una primera imagen de la homogeneidad o heterogeneidad del bosque. Valores altos en las clases IV y V acompañado de valores bajos en las clases I y II , corresponden a bosques homogéneos en cuanto a su composición florística caso contrario, indican heterogeneidad florística. Además, las clases de frecuencia ayudan a determinar si una especie tiene una distribución horizontal continua para lo cual, debe de tener una frecuencia absoluta mayor al

60%. Diagramas de frecuencia son comparables si provienen de parcelas con igual número de subparcelas.

Clase	Frecuencia absoluta
A = I	1 - 20%
B = II	21 - 40%
C = III	41 - 60%
D = IV	61 - 80%
E = V	81 - 100%

Índice de Valor de Importancia (IVI)

Corresponde a la suma de la dominancia relativa, la abundancia relativa y la frecuencia relativa. El índice indica el peso ecológico de cada especie dentro del tipo de bosque correspondiente. Así, índices similares en las especies indicadoras sugieren la igualdad o por lo menos la semejanza del bosque en su composición y su estructura en lo referente al sitio y su dinámica (Lamprecht 1990).

Distribución diamétrica de la masa boscosa y de los individuos

Es una representación gráfica, de la disminución del número de individuos conforme se va aumenta en el diámetro medido a 1,3 m de altura de los mismos. El modelo general para bosques primarios, intervenidos o secundarios maduros caracterizados por ser disetáneos de la distribución del número de árboles por clase diamétrica es la de una "J" invertida, caso contrario se da en bosques secundarios jóvenes que tienen una estructura más o menos coetánea los cuales no se ajustan al modelo de "J"

invertida o bien es incompleta (Louman, *et al* 2001). La distribución diamétrica, es un reflejo de la dinámica y el éxito de establecimiento de las especies.

Este tipo de distribuciones es aplicable tanto para todo el bosque como para grupos de especies o especies particulares. En el caso de usarse este tipo de criterio en especies, las gráficas pueden tener otro tipo de comportamiento tal y como lo presenta Rollet, citado por Quesada, 1997.

- a. Exponencial negativa muy a la derecha.
- b. Exponencial negativa equilibrada en "1"
- c. Exponencial negativa rebajada o aplastada
- d. En campana más o menos truncada a la izquierda.
- e. Errática.

Según las formas de la gráfica que se obtengan y de acuerdo a lo planteado por Rollet citado por Caldato, *et al* 2003⁴ "en el bosque primario, las especies esciófitas presentan patrones de crecimiento en *J* invertida y las heliófitas en forma de recta".

Para la construcción de la gráfica se agruparon en clases de diámetros de una amplitud de 10 cm, todos los árboles medidos en la parcela.

Estructura vertical

Para la evaluación de la estructura vertical se hizo por medio de las clases de altura, posición de copa y forma de copa.

Clases de altura

En vista que los diferentes bosques no alcanzan la misma altura, se ha optado por estandarizar una procedimiento para definir las alturas del piso bajo, medio y alto del

⁴ Caldato, SL; Vera, N; Mac Donagh, P. 2003. Se cita copia textual de la página 26

bosque. Las alturas de los estratos en el PN La Cangreja se determinaron de acuerdo a la metodología de la IUFRO, que toma como criterio (Lamprecht 1990):

- a. Piso superior corresponde a alturas mayores a $2/3$ de la altura superior del bosque.
- b. Piso medio corresponde a alturas entre $2/3$ y $1/3$ de la altura superior del bosque.
- c. Piso inferior corresponde a alturas menores a $1/3$ de la altura superior del bosque.

Se definió como altura superior del bosque a la altura promedio del 10% de los árboles más altos por parcela y para el conjunto de las siete parcelas. Se considera que una especie tiene distribución vertical continua cuando está presente en los tres estratos.

Posición de copa

Se refiere a la posibilidad que tienen las copas de recibir luz y se encuentra ligada a su vez con otras variables como la altura, tolerancia y cantidad de estratos en el bosque.

La propuesta original de clasificación es hecha por Dawkins (1958); y más tarde modificada por Hutchinson (1993)⁵. La clasificación consta de cinco categorías según el grado de iluminación (Figura 2)

⁵ Hutchinson, 1993. Las ilustraciones son las originales presentadas por el autor que se digitalizaron para incluirlas en el texto y dar claridad a los conceptos que representan.

1. Emergente, iluminación vertical plena, además de lateral

2. Iluminación vertical plena

3. Iluminación vertical parcial

4. Iluminación oblicua únicamente

5. Sin ninguna iluminación directa

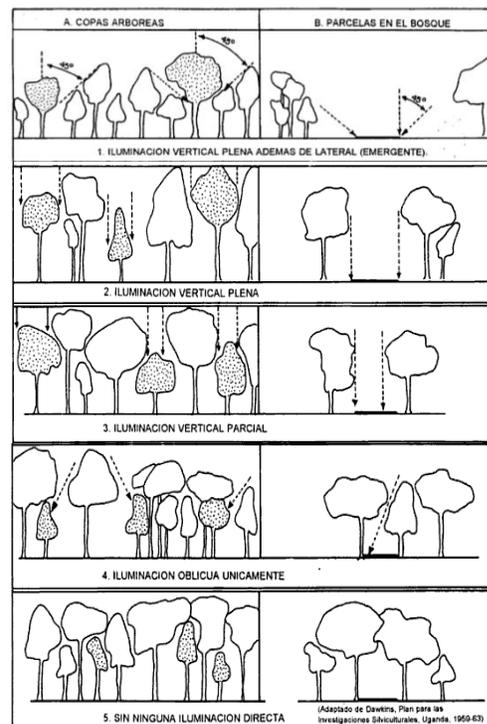


Figura 2. Clasificación de posiciones de copa tomadas de Hutchinson, 1993

Forma de copa

Esta variable refleja en buena medida la condición silvicultural del bosque. Para su clasificación se utiliza la propuesta de Synnott, (1979)

1. Forma perfecta: círculo completo (copa densa, simétrica, desarrollada sin perturbaciones).
2. Forma buena: círculo irregular (más o menos simétrico, algunas ramas muertas).
3. Forma tolerable: media copa (asimétrica, tenue; se puede corregir si recibe más luz).
4. Forma pobre: menos de media copa (muy asimétrica, pocas ramas vitales; pero puede sobrevivir).
5. Forma muy pobre: una o pocas ramas (degenerado, con daños irreversibles).

Mortalidad y reclutamiento

Se emplearon modelos para cuantificar la mortalidad y el reclutamiento a partir de la información de al menos dos mediciones en un determinado intervalo de tiempo (t)

Para el análisis de la mortalidad se utilizó el modelo de crecimiento exponencial en tiempo continuo utilizado por Nebel, *et al* (2001) ,

La tasa anual de mortalidad es calculada por el modelo:

$$Rm = \frac{\ln N_o - \ln(N_o - Nm)}{\Delta t}$$

La tasa de reclutamiento para individuos y el incremento en área basal según Phillips *et al.* (1994)

$$Rr = \frac{\ln(N_o - Nm - Nr) - \ln(N_o - Nm)}{\Delta t}$$

$$Rg = \frac{\ln(N_o - Nm + \Delta N) - \ln(N_o - Nm)}{\Delta t}$$

Tasa de reclutamiento utilizada por Araujo-Murakami, *et al.* (2006)

$$R = \frac{\ln(Nf) - \ln(N_o - Mo)}{\Delta t} * 100$$

Donde:

N_o : es el número de individuos o área basal al inicio de Δt .

Nm y Nr : son los individuos o área basal muertos y reclutados en durante el periodo Δt , respectivamente.

Nf : es el número final de individuos registrados.

ΔN : es el incremento de área basal o individuos sobrevivientes en el periodo Δt .

R_m , R_r y R_g : son las tasa de mortalidad, reclutamiento y reclutamiento de área basal.

De igual manera a partir de las ecuaciones anteriores, se calculó la vida media del bosque o de los árboles (T). La ecuación toma en cuenta una mortalidad constante y es referida el tiempo requerido para que muera el 50% de la población (Nebel, *et al* 2001, Sheil, *et al* 1995):

$$T = \frac{\ln 2}{r}$$

Muestreo de regeneración

El muestreo de regeneración constituye una base importante para conocer la dinámica del bosque, la permanencia y rotación de especies. El muestreo se realizó utilizando fajas formadas por cuadrículas continuas 2X2 m. La subparcela en el borde de la PPM donde inicio el muestreo, fue seleccionada aleatoriamente para cada una de las siete parcelas. En todas las parcelas, se completo la línea de subparcelas, aún y cuando esto implicara aumentar el área de muestreo.

La regeneración medida fue:

Latizales ($d > 5$ cm y < 10 cm): se registraron los individuos inventariados en todas las cuadrículas de 2X2, los individuos de especies arbóreas inventariados se identificaron en campo, se les midió el diámetro a 1,3 m de altura se les clasificó la forma y posición de copa. La intensidad del muestreo propuesta fue de un 5% del área de las PPM.

Brinzales ($>1,5$ m altura y $d < 5$ cm): se registraron sistemáticamente cada tres cuadrículas de 2X2 m de por medio, los individuos inventariados se identificaron en campo, se les midió el diámetro a 1,3 m de altura se les clasificó la forma y posición de copa. La intensidad del muestreo propuesta fue de un 2% del área de las PPM.

RESULTADOS

Estandarización de las unidades de muestreo (PPM)

Las PPM establecidas en el PN La Cangreja en el año de 1998 por sus diferentes tamaños, presentan mayor variabilidad entre las parcelas que dentro de las parcelas mismas, variabilidad que se acentúa en las PPM de menor tamaño (1000 y 1400 m²). El problema detectado con tamaños pequeños de parcela por medio del coeficiente de variación ((CV: 44% para el área y 47% para G/sitio) e intervalo de confianza de G/sitio ($9,2 \pm 3,3$ m²), es que las mismas no tienen la capacidad buffer para distribuir los efectos de eventos estocásticos de mortalidad de gran escala sin que introduzcan sesgo a la hora de extrapolar datos por hectárea, para que estos sean comparables, de igual manera, sucede en parcelas con árboles de gran tamaño los cuales inducen a errores de sobreestimación de área basal (G/ha). Sin embargo, estas PPM representan la línea base para investigación en el sitio. Cabe mencionar que el objetivo del establecimiento de dichas PPM en 1998, fue evaluar el bosque original de la zona del cual, solo quedaban pequeños fragmentos inmersos entre bosques secundarios de diferentes edades y con limitaciones por topografía y red hídrica.

A fin de reducir la variabilidad entre parcelas se unieron las Parcelas 1 y 2 (Ver Cuadro 2) bajo los siguientes criterios:

- a. Ambas parcelas están ubicadas sobre una misma fila y siguen rumbos similares.
- b. Están distanciadas a 60 m una de otra.
- c. La razón por la cual se separaron en 1998, fue por el cambio de rumbo de la fila y por topografía quebrada que no permitieron que se ubicara como una sola unidad.
- d. Tienen la estructura del bosque y composición florística similares.

- e. Con la unión de las PPM el CV del área, se redujo de un 44% a un 28% y para G/sitio de un 47% a un 32%.

En adelante, las unidades de muestreo serán designadas como sitios y no como Parcelas tal y como se hizo en 1998 y los resultados obtenidos corresponden a observaciones puntuales para las áreas de las PPM, ya que por el tamaño pequeño de las parcelas dentro de un sitio que posee un mosaico sucesional con dos pisos altitudinales, no es recomendable generalizar los resultados para todo el Parque Nacional.

Cuadro 2. Reestructuración de las unidades de muestreo (PPM) establecidas en 1998 para ser utilizadas en el 2011 en el PN La Cangreja, Csoat Rica, 2011.

Sitio	Parcela	Área m ²	Altitud
1	1+2	2400	360
2	3	3000	350
3	4	2400	420
4	5	4000	550
5	6	1800	540
6	7	2500	480
Promedio		2683	450

Muestreo de regeneración.

Se muestreó en los seis sitios un total de 1020 m² para los latizales y 352 m² para los brinzales representando un 6,3% y un 2,2% respectivamente del área de las parcelas establecidas en los Sitios (Ver Cuadro 3). En algunas de las parcelas se muestreó más del 5% y 2% establecidos como mínimo, ya que como criterio superior en el muestreo se estableció que en las PPM siempre se debía muestrear la fila completa de subparcelas.

Cuadro 3. Áreas de muestreo de regeneración para brinzales y latizales por PPM y Sitio en el PN La Cangreja, Costa, 2011.

Sitio	Parcela	Área parcela d> 10cm	Área brinzal d< 5cm	Área latizal d> 5cm
1	1	1000	40	100
1	2	1400	48	140
Rica,2	3	3000	60	180
3	4	2400	40	120
4	5	4000	76	220
5	6	1800	40	120
6	7	2500	48	140
	Área m ²	16100	352	1020
	Muestreo (%)		2,2	6,3
	Individuos/muestra		219	62
	Individuos/ha		6222	608

Composición florística.

Durante los últimos años, se han dado una serie de cambios en la taxonomía de las especies como producto de los constantes estudios en dicho campo. Los nombres científicos, las familias y las especies correspondientes a cada familia, se realizaron utilizando la base de datos en línea del Missouri Botanical Garden, consultadas a través de su página web Tropicos.⁶

Muestreo d>10 cm

Para el acumulado de los 6 sitios, en términos de familias para 1998 se tenían 53 familias, mientras que para el 2011 se reportan 55. Las nuevas familias reportadas

⁶ Para consultas en www.tropicos.org

para el 2011 son Cannabaceae (*Trema integerrima*) e Hippocastanaceae (*Billia* sp.). Para el número de especies, en 1998 había 199 especies, mientras que para el 2011 había 198 especies. Entre ambos periodos, se registra un cambio del 7% de las especies que ingresaron en el 2011 y un 7,5% de especies que se perdieron en 1998, la mayoría de las especies en el diferencial del 7% corresponde a especies no tolerantes a la sombra.

En ambos años de observación 1998 y 2011, hay 62 y 53 especies las cuales solo reportaron un individuo en el inventario, lo cual representa una frecuencia de 0,67 árboles/ha. Estas especies por su baja frecuencia, son consideradas como especies raras de acuerdo al criterio propuesto por Hubbell y Foster (1986), que proponen como especies raras aquellas con menos de 1 árbol/ha.

Las familias con mayor número de especies son: Fabaceae/Mim. con 19 especies en su mayoría del género *Inga*, Lauraceae con 12 especies, Malvaceae con 12 especies, Meliaceae con 13 especies, Moraceae con 19 especies y Rubiaceae con 11 especies, en conjunto estas familias agrupan el 43% de las especies registradas en las PPM.

Con respecto a las especies, de mayor abundancia son *Symphonia globulifera*, *Stephanopodium costaricense*, *Lonchocarpus* sp., *Calatola costaricensis*, *Carapa nicaraguensis*, *Brosimum utile* y *Vochysia megalophylla*, las cuales tienen más de 11 ind/ha. En el Anexo 1, se presenta la lista de especies.

Muestreo de regeneración $d < 10$ cm

En el muestreo de regeneración se registraron 120 especies en 45 familias. Del conjunto de especies acumuladas entre el muestreo de regeneración (brinzales y latizales) y en el monitoreo de las PPM ($d > 10$ cm), 121 especies solo están presentes en las PPM ($d > 10$ cm), en su mayoría con abundancias bajas y presentes en uno de los tres estratos del dosel. Se registraron 39 especies nuevas en el muestreo de regeneración, de las cuales 18 especies pueden llegar a alcanzar $d > 10$

cm, lo que indica que este grupo no proviene de especies dispersadas localmente en las parcelas (Norden, *et al* 2009), estas especies llegaron de árboles fuera de las PPM; las otras 21 especies, son arbustivas típicas de sotobosque y vegetación baja de claros (*Rinorea sp.*, *Palicourea guianensis*, *Psychotrya sp.*, *Swartzia picramnioides*, *Cymbopetalum torulosum*, *Mortoniiodendron guatemalense*, entre otras). Se encontraron 77 especies que están presentes en el muestreo de regeneración y en las PPM ($d > 10$ cm), estas son especies que logran regenerar localmente, muchas de ellas son de carácter generalista asegurando así su permanencia en el bosque. Se registraron 11 especies que estuvieron presentes en 1998 en las PPM ($d > 10$ cm) y que en el 2011 no se registraron en ninguno de los dos muestreos (PPM $d > 10$ cm y muestreo de regeneración), caso contrario de cuatro especies (*Croton smithianus*, *Guarea sp2*, *Beilschmiedia tovaensis* y *Sterculia recordiana*) que se reportaron en 1998 ($d > 10$ cm) y que desaparecieron en el 2011 de las PPM y que fueron registradas de nuevo en el muestreo de regeneración. El listado de las especies registradas en el muestreo de regeneración se presenta en el Anexo 2.

Evaluación de la estructura horizontal del bosque.

Cambios en área basal (G) y número de individuos (N)

Valores generales para el bosque

En el periodo de 13 años transcurrido entre las mediciones de 1998 y 2011 en bosques del PN La Cangreja, se han dado una serie de eventos estocásticos y mortalidad de árboles seniles y suprimidos evidenciados en la apertura de claros y árboles muertos reportados al 2011. La dinámica activada por la formación de claros se vio reflejada en las variables área basal (G) y el número de individuos (N). Es de esperar que la forma en que ambas variables se comporten esté correlacionada, de esta manera para que G aumente necesariamente debe de haber un aumento en N ,

en el entendido que los árboles que mueren son reemplazados por los reclutas (Ver Figura 3). Sin embargo, la forma en que G y N actúan para mantener valores típicos de un tipo de bosque en específico sigue mecanismos diferentes. Así, N logra restituir sus valores con los individuos reclutados en la clase diamétrica inferior; mientras que G , lo hace tomando los aportes de los individuos reclutados más los incrementos de la masa remanente. En la medida que G y N logren recuperarse posterior a eventos de mortalidad, habla de la resiliencia que tiene el bosque.

En la Figura 3 A, se observan la mortalidad y recuperación del bosque entre 1998 y 2011. Para 1998 se tenían 942 individuos registrados con 62,24 m² de área basal acumulada y para el 2011 el valor de N se redujo a 889 individuos incluyendo los reclutas y un valor de G de 64,49 m², esto indica en términos de crecimiento que la apertura de claros produjo una respuesta de crecimiento positiva por la masa remanente.

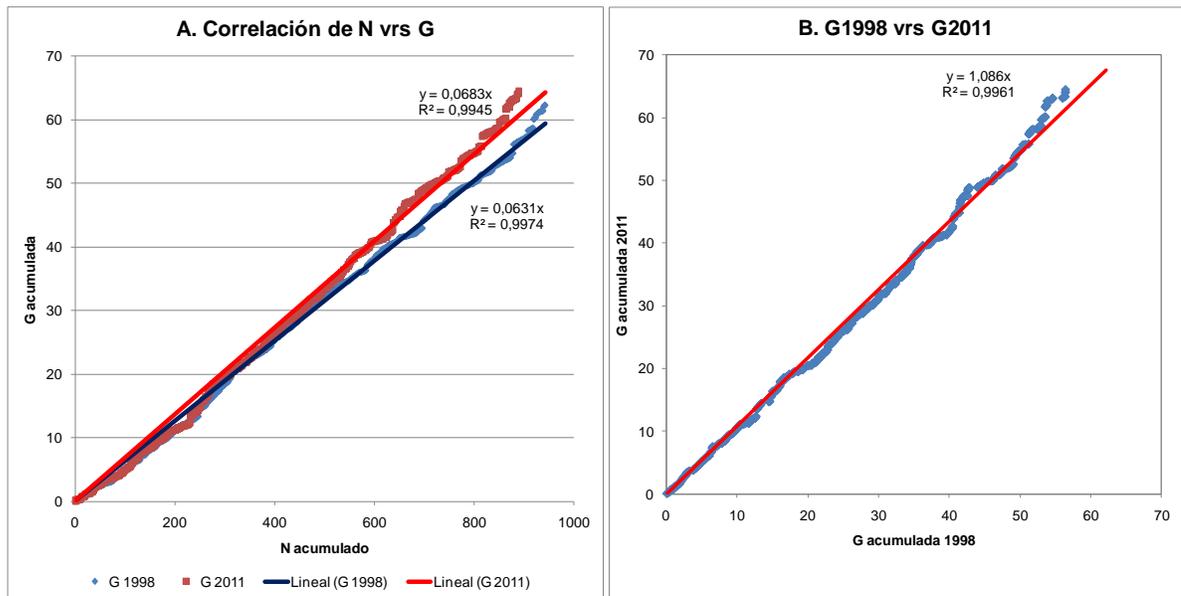


Figura 3. Correlación entre el número de individuos (N) y el área basal (G) acumulados para mediciones en 1998 y 2011 en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

De la ecuación de regresión en la Figura 3 B, del valor del coeficiente de 1,086, la interpretación biológica es, por cada metro cuadrado (1 m^2) de área basal incrementado en el año 1998 el área basal en el 2011 incrementó 1.086 m^2 . Esta relación de aumento de G para el año 2011, ratifica la resiliencia del bosque en restablecer su valor normal de G y su capacidad de respuesta ante la liberación de recursos por la apertura de claros.

Para el PN La Cangreja, se hace la evaluación de los cambios sufridos en área basal y número de individuos (G/ha y N/ha) en tres años de medición en 1998, 1999 y 2011. (Ver Figura 4)

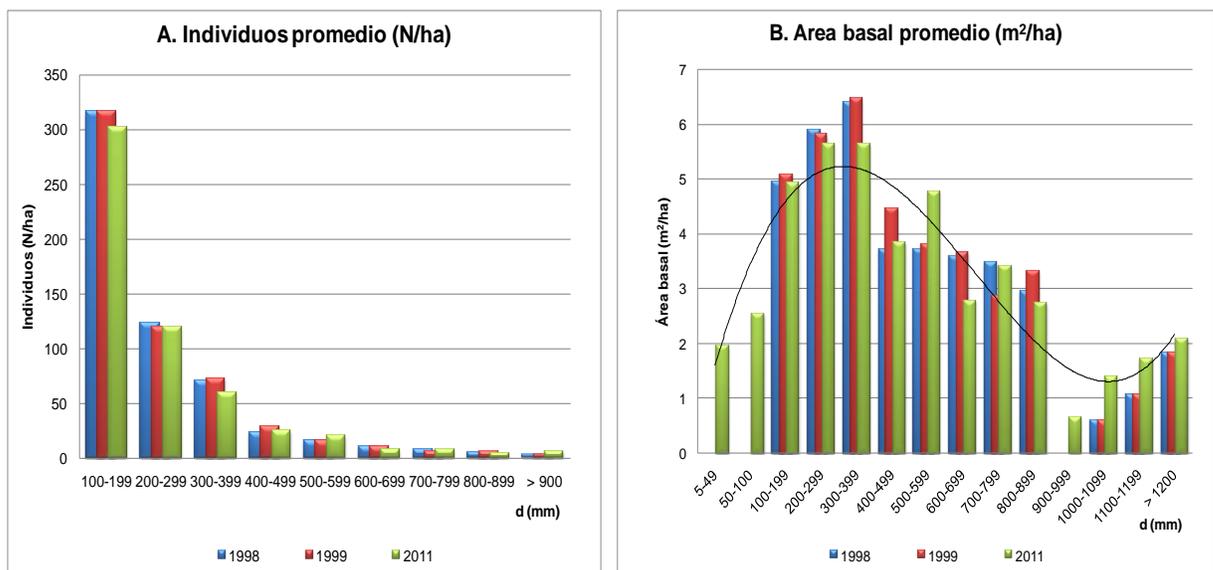


Figura 4. Distribución diamétrica del área basal (G/ha) y el número de individuos (N/ha) para valores promedio por hectárea de seis sitios de estudio en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

En lo referente a la distribución diamétrica de N , esta sigue el comportamiento esperado para bosques disetáneos tropicales de J invertida, para los tres periodos de observación. A partir de la clase diamétrica de 900 mm, algunas clases no tienen individuos indicando la presencia de bosques intervenidos o secundarios maduros, el comportamiento observado se mantuvo en los tres años de observación. Con

respecto al área basal, esta presenta en los tres periodos una distribución sesgada hacia la izquierda, más acorde con una distribución de Chi-cuadrado más notoria para el 2011, año en el cual se incorporan los valores para brinzales y latizales logrando con lo que se logró conocer la distribución poblacional de G/ha , antes no conocida.

En la distribución diamétrica de G/ha , al comparar los tres periodos de medición se observa que la mayor mortalidad se da en las clases diamétricas bajas (100 a 499 mm). La pérdida sufrida en estas clases diamétricas es compensada en las clases diamétricas mayores a 900 mm, donde seis individuos alcanzan grandes incrementos en área basal, restableciendo los valores por hectárea. Las pérdidas y ganancias del área basal por hectárea y número de individuos por hectárea se presentan en la Figura 5.

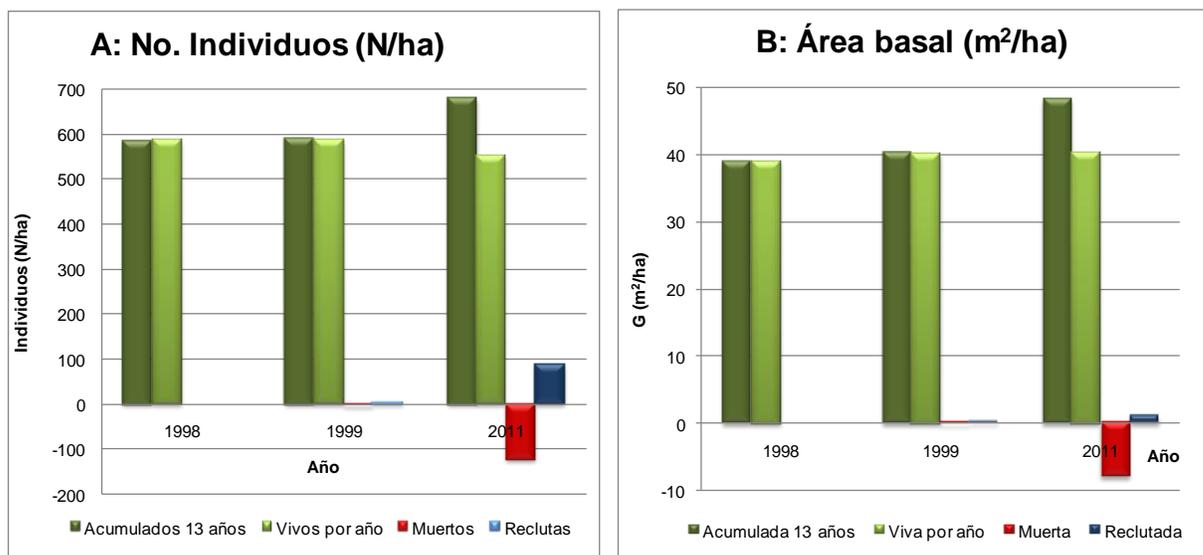


Figura 5. Variación del área basal (G/ha) y número de individuos (N/ha) en tres años de medición en PPM para el bosque del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Se determinaron valores por año (1998, 1999 y 2011) para los bosques del PN la Cangreja de área basal de $38,9 \text{ m}^2$, $40,2 \text{ m}^2$ y $48,1 \text{ m}^2$ respectivamente y para el número de individuos por hectárea de 585, 586 y 552 respectivamente. La

disminución del número de individuos es inversa al área basal, ya que el área basal tiene un incremento el cual se favoreció por la ocurrencia de perturbaciones del dosel superior.

En el periodo comprendido entre 1998 y 1999, los cambios sufridos en área basal y número de individuos son mínimos ($G/ha < 0,5\%$ y $N/h < 1\%$), indicando que en ese periodo el bosque estaba en fase homeostática al haber poco flujo energéticos evidenciado, en cambios leves de las variables estudiadas. Caso contrario se da en el periodo 1999-2011, donde se ve un incremento en la mortalidad y el reclutamiento como producto de la apertura de claros, sin embargo, los valores son cercanos al periodo 1998-1999 como efecto de un periodo de observación mayor. Este tema se discute más ampliamente en el *Apartado de Mortalidad y Reclutamiento*.

Valores por sitio de muestreo

El objetivo con el cual se establecieron las PPM en 1998, fue evaluar la estructura y composición florística en parches de bosque sin intervenir o con poco intervención a fin de lograr describir los bosques originales de la zona, sin embargo, se encontraron variaciones en área basal y número de individuos entre los sitios (Ver Figura 6), evidenciando que existen diferencias en la madurez del bosque de cada sitio, aunque los promedios del número de individuos por año (N/ha : 578 ± 53 para 1998; 580 ± 46 para 1999 y 555 ± 52 para el 2011) y de área basal por año (G/ha : $38,2 \pm 4,5 \text{ m}^2$ para 1998; $39,0 \pm 4,3 \text{ m}^2$ para 1999 y $39,6 \pm 6,0 \text{ m}^2$ para el 2011) no difieren considerablemente de los valores generales del bosque vistos dentro de los intervalos de confianza (G/ha : $38,9 \text{ m}^2$, $40,2 \text{ m}^2$ y $48,1 \text{ m}^2$; N/ha : 585, 586 y 552 respectivamente para los años 1998, 1999 y 2011).

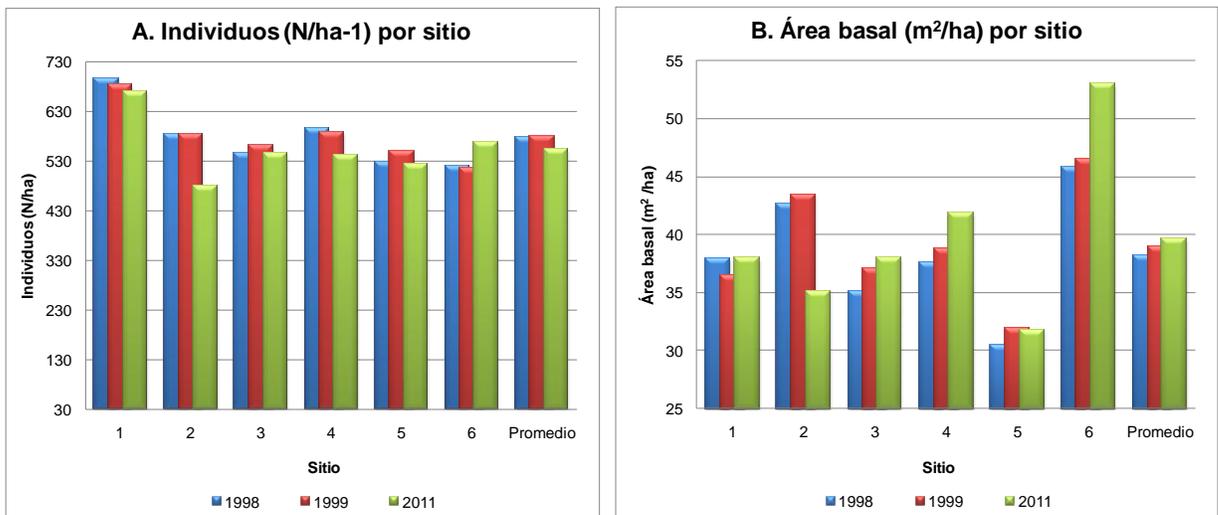


Figura 6. Variación en área basal (G/ ha) y número de individuos (N/ha) en tres años de medición para seis sitios monitoreados por medio de PPM en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Para valores de número de individuos por sitio, el *Sitio 1* es el que presenta el valor más alto por encima del valor promedio en los tres años. Para el área basal se determinó para el *Sitio 5* un valor 20% menor y para el *Sitio 6* un 30% mayor, ambos respecto al promedio. Los demás sitios presentaron valores con menor variación respecto a la media.

Las diferencias encontradas en valores de área basal sugieren que se debe de hacer una separación y reagrupación de los sitios, ya que las diferencias se pueden deber a composición de florística y madurez del bosque en cada sitio. Al ser los *Sitios 5* y *6* unidades únicas, no se puede hacer una prueba de comparación de medias o bien construir los intervalos de confianza para decidir si se separan o no. En vista de lo anterior, se recurrió a los Análisis de Componentes y de Cluster basado en los índices de Jaccard y Morisita descritos en el *Apartado de Modelos de Madurez del Bosque*.

Analizados los sitios independientemente, se evidenció el efecto de la dinámica en cada uno en respuesta a la apertura de claros, en la disminución de individuos y el

incremento en área basal. Sobresalen el *Sitio 6* con el mayor incremento en área basal (16%) y el *Sitio 2*, que no ha logrado recuperarse después de la apertura del claro que le produjo una pérdida del 17% del área basal de 1998. Este tema se discute con mayor detalle en el *apartado de mortalidad y reclutamiento*.

Regeneración

Para el PN La Cangreja, se determinó una densidad de 6307 ± 455 (CV%=8,8%, EM 13,9%) brinzales/ha y de 608 ± 64 (CV%=13%, EM 4,01%) latizales/ha (Ver Figura 7). Leiva, *et al.* (2009) determinaron en Bosques Secos Tropicales, valores de densidad de brinzales (d: 1 a 5 cm) 6650 ± 744 individuos/ha para bosques de 15 años y 3247 ± 177 individuos/ha para bosques maduros. Por su parte Vaca Marquina (2003) reporta valores de latizales bajos (1,5 m altura a d <5cm) 3383 individuos/ha para bosques primarios de Podocarpaceas en Perú.

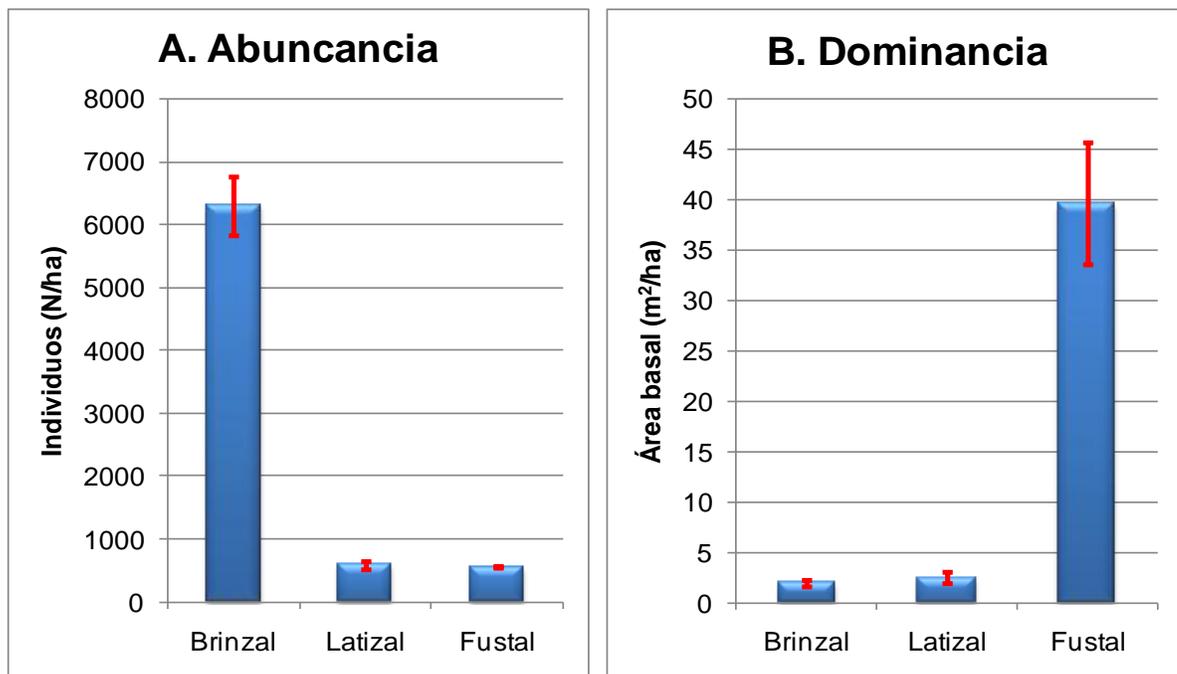


Figura 7. Valores promedio por hectárea de brinzales, latizales y fustales determinados en PPM en bosques del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Los valores para de brinzales, latizales y fustales están dentro de los propuestos por Silva, citado por Rojas y Tello 2006, como adecuados para bosques tropicales (Brinzales 988, latizales 237, Fustales 74). Estos parámetros, indican que los bosques del PN La Cangreja cuentan con la regeneración adecuada para que sus bosques logren permanecer en el tiempo.

El área basal, presenta un comportamiento inverso al número de individuos al ser mayor para los fustales.

Índice de Valor de Importancia (IVI)

De acuerdo con Lamprecht (1990) el IVI, indica el peso ecológico de cada especie presente en el bosque. Para los bosques del PN La Cangreja en el Cuadro 4, se presentan las 15 especies con mayor IVI en las PPM y su correspondencia con el muestreo de regeneración. Los valores de IVI presentados corresponden a la sumatoria de los seis sitios.

De las especies que en 1998 ocuparon una posición dentro de las primeras 15 para el 2011, *Simarouba amara* descendió al puesto 28 a causa de una alta mortalidad que además, la hizo desaparecer de dos de los cinco sitios donde se reportó en 1998, adicionalmente es una especie que no reportó individuos en el muestreo de regeneración, este mismo comportamiento fue reportado por Norden, *et al* (2009), para la Zona Norte de Costa Rica, donde *S. amara* tiene regeneración en bosques jóvenes pero desaparece en bosques secundarios maduros. Caso contrario *Lecythis mesophylla*, avanzó del puesto 16 al 15 en el 2011 y reporta regeneración en dos de los tres sitios con PPM y ubicada en el puesto 49 de 120 de la clasificación de la regeneración.

Las especies restantes se mantienen en ambos años dentro de las 15 especies con mayor IVI, de ellas, las seis primeras no variaron su puesto las demás especies, han sufrido movimientos siendo las más importantes *G. meiantha*, *A. costaricensis* y *G. chiriquensis* especies de bosques secundarios jóvenes, de las cuales murieron

árboles, indicando el remplazo de especies como producto de la madurez de los bosques; las mismas no se registró regeneración.

Cuadro 4. Índices de valor de importancia (IVI) para las 15 especies con mayor valor en los años 1998 y 2011 y para la regeneración (Reg) en el año 2011. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Especie		Puesto			IVI			No. sitios presente		
		1998	2011	Reg	1998	2011	Reg	1998	2011	Reg
<i>Vochysia megalophylla</i>	I	1	1	9	28,2	26,6	6,2	6	6	3
<i>Brosimum utile</i>	I	2	2	3	16,9	22,6	13,0	5	6	4
<i>Calatola costaricensis</i>	I	3	3	1	14,8	14,8	19,6	6	6	5
<i>Ficus insipida</i>	I	4	4	--	12,3	13,0	--	2	2	--
<i>Carapa nicaraguensis</i>	I	5	5	15	9,8	10,4	5,0	4	5	3
<i>Lonchocarpus sp.</i>	I	6	6	112	8,5	7,9	0,6	1	1	1
<i>Viola koschnyi</i>	A	13	7	59	7,4	6,1	1,5	6	6	2
<i>Symphonia globulifera</i>	A	9	8	10	7,3	5,8	6,2	4	5	4
<i>Stephanopodium costaricense</i>	A	11	9	45	6,1	5,3	1,8	4	4	2
<i>Goethalsia meiantha</i>	R	7	10	--	6,0	4,8	--	3	3	--
<i>Viola sebifera</i>	A	15	11	20	5,5	4,6	4,0	6	5	2
<i>Lecythis mesophylla</i>	A	16	12	49	5,4	4,6	1,8	3	3	2
<i>Calophyllum longifolium</i>	A	14	13	16	5,3	4,3	4,8	5	5	3
<i>Alchornea costaricensis</i>	R	10	14	--	4,8	3,8	--	5	3	--
<i>Guatteria chiriquiensis</i>	R	12	15	--	4,3	3,7	--	3	2	--
<i>Simarouba amara</i>	R	8	28	--	7,3	0,3	--	5	3	--

Colores respecto al ranking: **verde avanzó**; **azul se mantuvo**; **rojo retrocedió**.

En lo referente a la distribución de las especies en los sitios, 12 están en al menos el 3 sitios, las tres restantes *G. chiriquiensis* por mortalidad desapareció del Sitio 3, las especies *Lonchocarpus sp* y *F. insipida* están en uno y dos sitios respectivamente, ambas tienen mayor presencia en el Sitio 6 que fue separado por el análisis de correspondencia, cluster y SHE como un tipo de bosque diferente al que hay en los otros sitios (ver apartado modelos de madurez del bosque). En cuanto a

regeneración, *Lonchocarpus* sp se reportó en un solo sitio con un valor de IVI muy bajo (puesto 112) y *F. insípida* no reporta regeneración.

De las especies reportadas en el muestreo de regeneración *Calatola costaricensis* especie esciófita total, ocupó el primer lugar y está presente en cinco de los seis sitios. Otras especies importantes en la regeneración y que están dentro de las 10 primeras de la clasificación son *Compsonaura excelsa* (segunda), *Unonopsis theobromifolia* (cuarta), *Ardisia* sp1. (quinta), *Peltogyne purpurea* (sexta), *Protium ravenii* (sétima) y *Garcinia madruno* (octava), todas las especies anteriores son esciófitas, las tres primeras son especies del estrato bajo y las restantes de estrato medio y alto. Con excepción de *G. madruno* que está en dos sitios de bosques maduros remanentes y *P. purpurea* que está en los Sitios 5 y 6 con bosques secundarios maduros, las demás especies se encontraron en tres o más sitios, indicando el grado de madurez que van alcanzando los bosques (Ver modelos de madurez del bosque y análisis de la silvigénesis).

Clases de frecuencia

Las clases de frecuencia dan una idea de la homogeneidad del bosque. Para el caso del bosque del PN La Cangreja en 1998 y 2011 las especies se agrupan en las clases I y II, indicando que se está en bosques heterogéneos. En términos porcentuales de las especies reportadas en ambos años (199 especies en el 1998 y 198 en el 2011) el 98,5% de las especies están en la Clase I, y el 1,5% restante lo representan las especies *Brosimum utile*, *Calatola costaricensis* y *Vochysia megalophylla*. Los resultados obtenidos del criterio de Clases de Frecuencia, evidencia la riqueza de especies del sitio.

Evaluación de la estructura vertical del bosque.

Clases de altura

Las clases de altura se determinaron de acuerdo al criterio de la IUFRO (Leibundgut, citado por Lamprecht 1990). La altura superior (promedio del 10% de las alturas mayores) se tomó por sitio y para el conjunto de los 6 sitios (Figura 8).

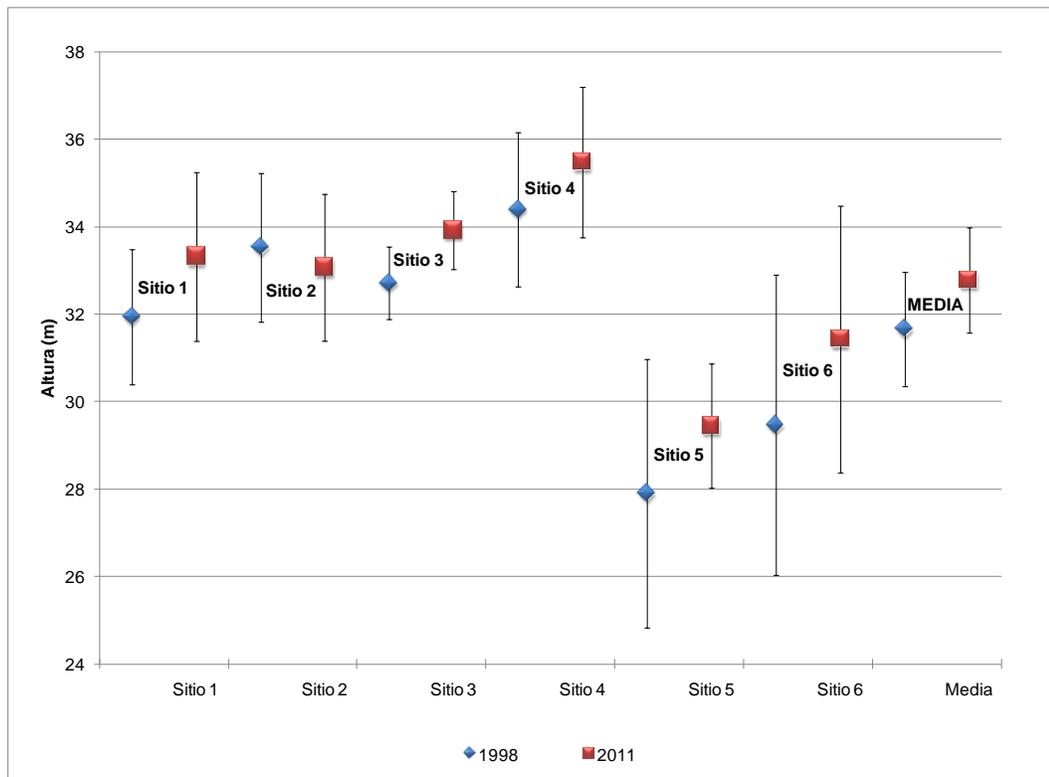


Figura 8. Altura superior e intervalo de confianza para seis sitios y media del bosque para dos años de observación 1998 y 2011, en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

De acuerdo a los resultados sugeridos por análisis de correspondencia y de cluster (ver apartado de modelos de madurez del bosque), los Sitio 5 y 6 presentan bosques diferentes a los Sitios 1, 2, 3 y 4, a partir de esta agrupación, se hizo el cálculo de la altura superior por sitio y la media para el bosque, donde los sitios siguen la misma

tendencia de agrupación. Entre años de medición, se determinó para el Sitio 2, una disminución en la altura superior del dosel para el 2011 por muerte de árboles del dosel a causa de un deslizamiento, sin embargo, la disminución no es significativa ya que las medias de ambos años están dentro de los intervalos de confianza ($33,5 \pm 1,7$ m en 1998; $33,1 \pm 1,7$ m en el 2011). En los sitios restantes la altura superior y la media siguen una tendencia a aumentar, aunque por el criterio de intervalos de confianza los incrementos no son significativos.

Para el 2011, los sitios son separados de acuerdo al criterio de intervalos de confianza en dos grupos, agrupación concordante con las sugeridas por el Análisis de Correspondencia. Un primer grupo constituido por los Sitios 1, 2, 3, 6 y dentro de él un sub grupo formado por los Sitios 3 y 4 con los promedios altos y correspondientes a bosques primarios intervenidos, dentro de este grupo se incluye la media; el segundo grupo constituido por los Sitios 5 y 6 que corresponden a bosques secundarios. En este grupo, el Sitio 5 es un bosque más joven (menor altura promedio, composición florística y mezcla de gremios). Se relaciona mejor con al Sitio 6 que es un bosque secundario maduro.

Siguiendo las agrupaciones sugeridas por los análisis y la prueba de comparación de medias entre los grupos de sitios por altura (Grupo 1: Sitios 1, 2, 3 y 4 y Grupo 2: Sitios 5 y 6), se determinó que hay diferencias entre sitios ($\alpha: 0,05$; $P= 3,98$; $F= 2,78$). Para bosque intervenido las clases de altura son: estrato superior > 23 m, estrato intermedio entre 20 y 10 m, estrato inferior < 10 m; para bosques secundarios maduros: estrato superior > 20 m, estrato intermedio entre 23 y 11 m, estrato inferior < 11 m. En la Figura 9, se presenta el comportamiento por estrato de los gremios ecológicos.

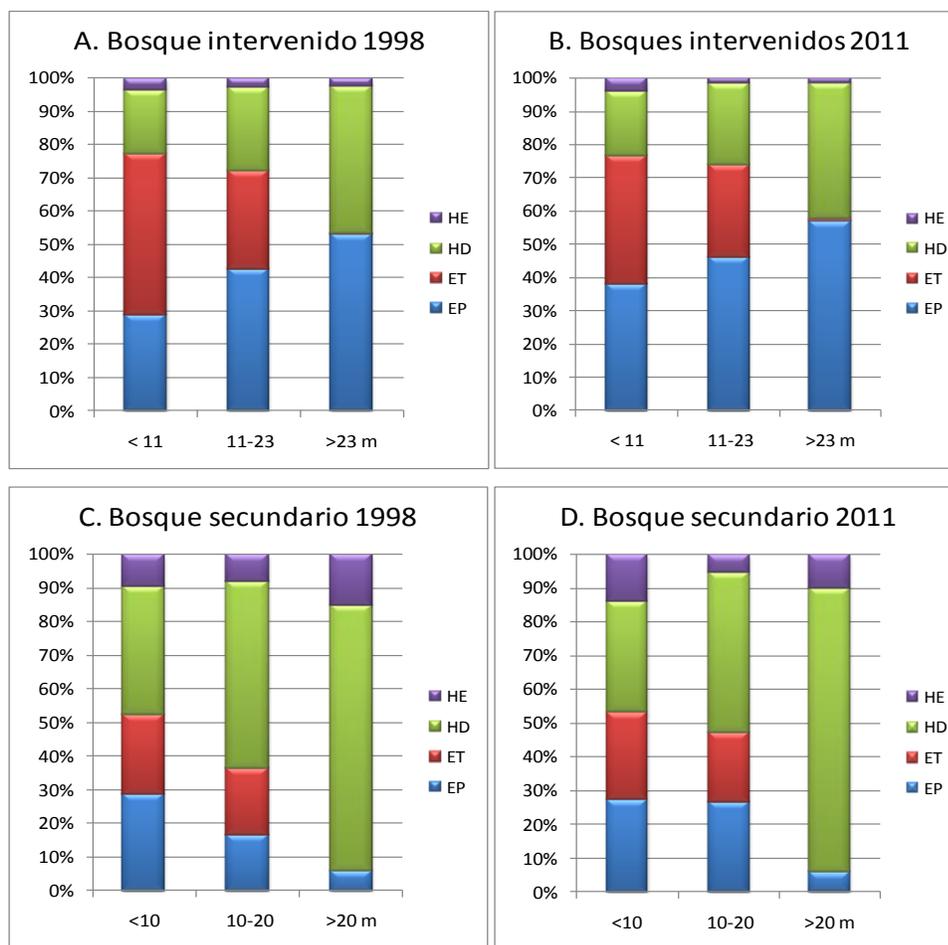


Figura 9. Distribución porcentual por clases de altura de los gremios ecológicos en los años 1998 y 2011 para bosques intervenidos y secundarios maduros. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Por medio de los estratos de altura se determinó que para el bosque intervenido, el porcentaje de individuos del gremio de las esciófitas durables aumentó dentro de los tres estratos del bosque, el aumento se reflejó en la reducción del porcentaje de heliófitas, que para el caso del estrato superior al 2011 está dominado por esciófitas parciales y heliófitas durables, este comportamiento evidencia el grado de madurez alcanzado por el bosque. Para el bosque secundario, el comportamiento de los grupos ratifica la condición de bosque secundario, por la presencia heliófitas durables en los tres estratos y su dominancia en el estrato superior donde comparte con un

10% de heliófitas efímeras porcentaje que disminuyó respecto a 1998. Además, el grupo de esciófitas totales están bien representadas en los estratos medio y bajo, que unido a la reducción de heliófitas efímeras son muestra del avance en madurez del bosque.

Para 1998 y 2011, 11 especies tienen distribución vertical continua de ellas *Brosimum utile*, *Carapa nicaraguensis*, *Symphonia globulifera*, *Vochysia megalophylla* y *Lonchocarpus sp.* tienen mayor abundancia. Para 1998, *Brosimum lactescens*, *Garcinia madruno*, *Goethalsia meiantha* y *Simarouba amara* dejaron de tener distribución horizontal continua, para el 2011 las especies *Aspidosperma myristicifolium*, *Dendropanax arboreus*, *Otoba novogranatensis*, *Virola sebifera*, *Williamodendron glaucophyllum* y *Persea americana* tienen distribución vertical continua.

Mortalidad y reclutamiento.

La dinámica del bosque, está estrechamente ligada a la mortalidad y el reclutamiento de nuevos árboles, ambas, son descriptores fundamentales de los bosques a través de las cuales se logra un mejor entendimiento de lo que en ellos sucede (Lewis, *et al* 2004). La tasa de cambio que se da en un bosque, va a estar influenciada por el sitio, los eventos estocásticos que se manifiesten dentro de él, la mezcla de especies y del intervalo de tiempo entre observaciones. Con respecto a los intervalos de tiempo, Lewis, *et al* (2004), determinaron que entre mayores sean los intervalos el porcentaje de mortalidad tiende a disminuir.

Tal y como es discutido por diferentes autores (Nebel, *et al* 2001, Sheil, *et al* 1995, Araujo-Murakami, *et al* 2006), a partir de las tasas de mortalidad es posible determinar la vida media de los bosques. Concepto referido al tiempo que debe de transcurrir para que el 50% del cohorte muera, a su vez, con el tiempo de vida media es posible determinar la edad de decadencia de los bosques. Se entiende por cohorte aquel grupo de individuos el cual ha nacido en un mismo periodo y comparte

la misma probabilidad de morir (Finegan 1992). En el Cuadro 5, se presentan las tasas de mortalidad y reclutamiento y tiempo de vida media para los sitio y en el Cuadro 6, para el grupo de especies con mayor abundancia.

Cuadro 5. Variación del número de árboles inventariados (d> 10cm), tasas de mortalidad y reclutamiento (%) y vida media (años), observados en un intervalo de 13 años en PPM ubicadas en el Parque Nacional La Cangreja, Costa Rica, 2011.

	Sitios						IC= Promedio \pm 2 S		
	1	2	3	4	5	6	Acumulada	Promedio	2S
Área parcela (ha)	0,24	0,3	0,24	0,4	0,18	0,25	1,61	0,27	0,06
No. Ind 1998 (sitio)	167	176	132	238	97	132	942	157,00	39,79
Ind. Remanentes 2011 (parcela)	131	114	107	199	76	113	740	123,33	33,64
No. Ind. 2011 (sitio)	161	144	131	217	94	142	889	148,17	33,04
Ind. Muertos (sitio)	36	62	25	39	21	19	202	33,67	13,10
Ind. Muertos (ha)	150	207	104	98	117	76	125	125,17	38,22
Ind. Reclutados (sitio)	30	30	24	18	18	29	149	24,83	4,69
Ind. Reclutados (ha)	125	100	100	45	100	116	93	97,67	22,73
Tasa reclutamiento (%)	1,59	1,80	1,56	0,67	1,64	1,76	1,41	1,50	0,34
Tasa de mortalidad (%)	1,87	3,34	1,62	1,38	1,88	1,20	1,86	1,88	0,62
Vida media (años)	37	21	43	50	37	58	37	41,01	10,46
Edad decadencia del Bosque	260	145	300	352	259	406	261	287,05	73,25

Cuadro 6. Tasas de mortalidad y reclutamiento (%) y vida media (años), observados en un intervalo de 13 años en PPM para las siete especies con mayor abundancia. Parque Nacional La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Especie	Bro.uti	Cal.cos	Car.nic	Lon.sp.	Ste.cos	Sym. glo	Voc.meg
No. Ind. 1998	56	72	36	32	21	23	87
Ind. Remanentes 2011	52	52	30	31	18	17	65
Ind. 2011	61	94	42	33	24	29	110
Ind. Muertos	5	22	6	1	3	6	23
Ind. Reclutados	15	12	6	1	0	2	10
Tasa reclutamiento (%)	1,95	1,60	1,40	0,24	0,00	0,86	1,10
Tasa de mortalidad (%)	0,57	2,50	1,40	0,24	1,19	2,33	2,24
Vida media (años)	122	28	49	284	58	30	31

Bro.uti= Brosimum utile

Ste.cos= Stephanopodium costaricense

Cal.cos= Calatola costaricensis

Sym. glo= Symphonia globulifera

Car.nic= Carapa nicaraguensis

Voc.meg= Vochysia megalophylla

Lon.sp.= Lonchocarpus sp.

Con el análisis de mortalidad y reclutamiento, se determinaron tasas porcentuales en un periodo de 13 años comprendido entre los años 1998 y 2011. Los resultados obtenidos para la tasa de mortalidad anual de 1,86 % para el acumulado de los seis sitios y de $1,88\% \pm 0,62\%$ para el promedio de los seis sitios. La tasa de reclutamiento anual fue de 1,41% para el conjunto de los seis sitios y de $1,5 \pm 0,34\%$ para el promedio. A partir del conjunto de los seis sitios se determinó para el bosque la edad media estimada 37 años y la edad de decadencia de 261 años, para el promedio de los sitios la edad media es de $41 \pm 10,46$ años y la edad de decadencia de $287 \pm 73,25$ años.

De los resultados anteriormente mencionados se desprenden dos situaciones. Por un lado, los datos obtenidos están dentro de los intervalos reportados en la literatura (Ver Cuadro 7) para diferentes tipos de bosques tropicales sin intervención, lo cual indica que se están dando los procesos dinámicos dentro de parámetros normales y esperados para bosques tropicales. En segundo lugar, al reportar las tasas de mortalidad promedio con el intervalo de confianza (IC), indica la magnitud de la

muerte y reclutamiento que se da en cada uno de los sitios como unidades independientes (Figura 10). Si bien es cierto, los valores promedio y el valor tomando el conjunto de datos de los seis sitios como uno solo son similares el IC, desenmascara los eventos estocásticos ligados a la dinámica en cada sitio. El hecho, que los valores reportados estén dentro del parámetro normal de bosques tropicales, se debe a la amplitud del periodo observación que como indica Lewis, *et al* (2004) los porcentajes de mortalidad y reclutamiento tienden a reducirse y estabilizarse conforme se aumente el periodo de observación, lo cual da paso a que grandes acontecimientos de mortalidad sean diluidos y estabilizados en el tiempo, de aquí, la importancia de los procesos de monitoreo.

Cuadro 7. Valores de mortalidad, reclutamiento y vida media reportados para diferentes bosques tropicales.

Autor	Sitio	Mortalidad anual	Vida media (años)	Reclutamiento Anual
Acosta, 2012	PN La Cangreja, Costa Rica	1,86 %	37	1,41%
Ramírez-Angulo <i>et al.</i> , (2002)	Los Andes, Mérida, Venezuela.	1,59%	43,21	1,65%
Putz y Milton (1990)	Barro Colorado, Panamá	1,7% (para d> 60 cm)	56,6	
Lieberman y Lieberman (1987)	Costa Rica, bosques primarios			1,8%
Manokaran y Kochummen (1987)	Malasia, Bosques primarios			1,4%
Lewis, <i>et al.</i> , 2004	Estimado Pantropical			1,81±0,16%
Nebel, <i>et al.</i> , 2001	Río Uyacali, Amazonia Peruana.	2,2%-3,2%		3,0% a 4,6%
Araujo-Murakami, <i>et al.</i> , 2006	Santa Cruz, Bolivia Bosques Húmedos	2,09%	22 años	2,68%

Analizados los sitios independientemente, se observa en la Figura 10 que los efectos revelados por el IC, se debe a mayor mortalidad en el Sitio 2 la cual es de 3,34%, en los sitios restantes la mortalidad está entre 1,2% y 1,88%. La alta mortalidad del Sitio

2, fue causada por un deslizamiento causado por fuertes lluvias ocurridas en la zona en el año 2007 (Jiménez, 2011)⁷ que llegó a afectar cerca del 40% del área de la PPM. De igual manera, las lluvias afectaron las otras PPM pero en menor escala.

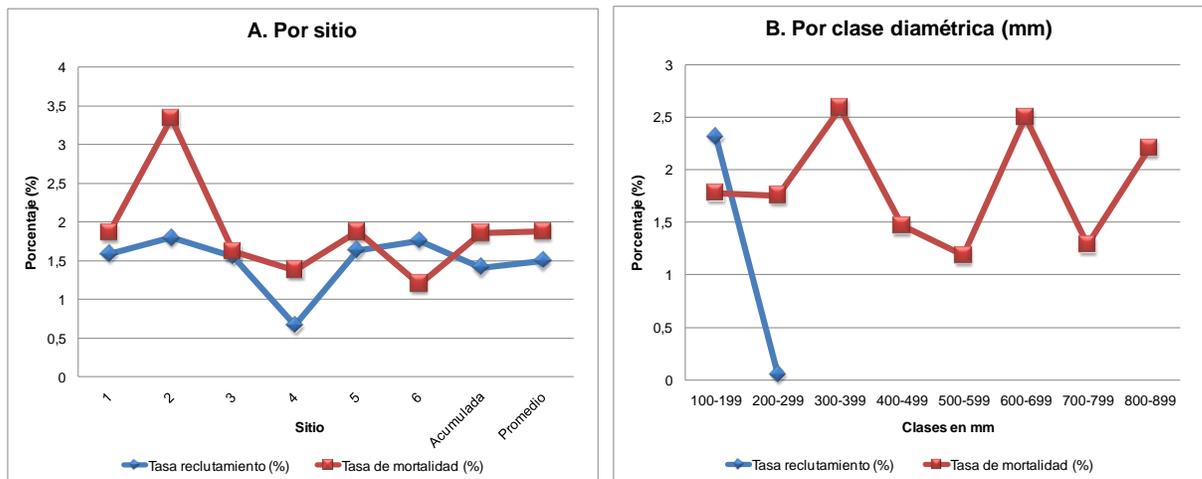


Figura 10. Tasas porcentuales de mortalidad y reclutamiento por sitios y clases diamétricas observadas en un periodo de 13 años (1998-2011) en bosques del PN. La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Este tipo de fenómenos estocásticos, son comunes, de carácter aleatorio y muy específico, los cuales son acentuados por altas pendientes. Este mismo fenómeno fue reportado por Lugo y Scatena (1996), quienes indicaron que para bosques maduros en sitios de pendientes altas y suelos arcillosos bajo periodos de altas precipitaciones, se dan tasas de mortalidad altas en parches dispersos, por lo que no se excede o raramente se excede el promedio de mortalidad. La mortalidad reportada en los otros sitios, se debe más a procesos naturales por senilidad de los árboles y por supresión.

La mortalidad dentro de las clases diamétricas para datos generales del bosque (Ver Figura 10 B) muestra tres picos, en las clases diamétricas de 300-400 mm, 600-700

⁷ Jiménez, A. 2011. Conversación personal. (Asistente de campo radicado en la zona y con conocimiento del bosque y los fenómenos ocurridos)

mm y 800-900 mm, por encima del valor general para los bosques del PN La Cangreja de 1,86%. La mortalidad en las clases 600-700 mm y 800-900 mm, se asocia a muerte de árboles seniles de los gremios esciófitas y heliófitas durables (Ver Figura 11), que han alcanzado su mayor diámetro o son volcados por viento por su peso y tamaño.

La clase 300-400 mm (Ver Figura 11), son individuos suprimidos de especies demandantes de luz o que murieron por la caída de otros árboles. Si bien los porcentajes son similares en los tres picos de mortalidad en clases las clases diamétricas, los porcentajes son proporcionales al número de individuos de cada clase, por ende, el número de árboles muertos en cada clase es diferente siendo mayor el número en la clase 300-400 mm.

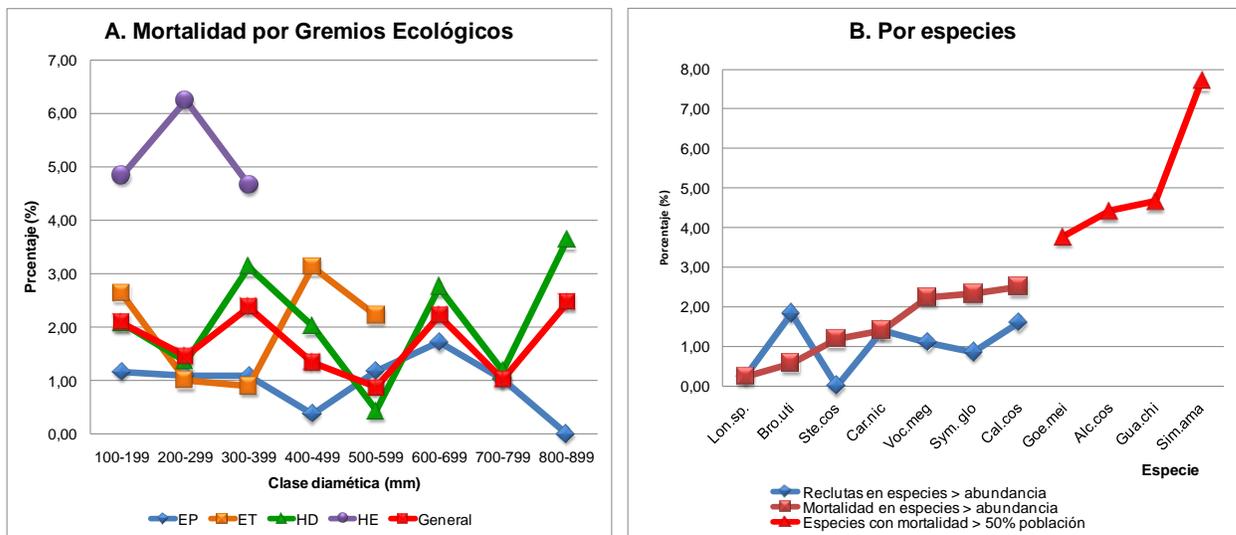


Figura 11. Tasas de mortalidad y reclutamiento para gremios ecológicos y especies con mayor abundancia (>20 individuos) y mayor mortalidad (>50% población 1998) para el bosque del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Para comprender las causas de la mortalidad y el reclutamiento dentro del complejo equilibrio de los bosques, se debe analizar los diferentes componentes que lo integran, es así como el análisis de especies en particular y los gremios ecológicos

juegan un papel importante. En los sitios estudiados dentro del bosque del PN La Cangreja, las especies se agrupan en tres comportamientos (Figura 11).

- a. Un primer grupo constituido por *Brosimum utile* (Bro.uti), *Calatola costaricensis* (Cal.cos), *Carapa nicaraguensis* (Car.nic), *Lonchocarpus sp.* (Lon.sp.), *Stephanopodium costaricense* (Ste.cos), *Symphonia globulifera* (Sym. glo) y *Vochysia megalophylla* (Voc.meg) que son las especies con mayor abundancia y las cuales, muestran mortalidad y reclutamiento en porcentajes anuales similares que propician el rejuvenecimiento de su población, además representan a los diferentes gremios.
- b. Un segundo grupo constituido por la mayoría de las especies las cuales tienen tasas de cambio tanto positivas y negativas, ya que por su abundancia baja la sola muerte de un individuo representa una mortalidad del 50% ó 100% de su población y su tasa de reclutamiento es 0%- Este es el caso de especies como *Erblichia odorata*, *Eschweilera integrifolia*, *Eschweilera pittieri*, *Gloeospermum diversipetalum*, *Maclura tinctoria*, *Klarobelia stipitata*, (Ver Anexo 1) entre otras.
- c. El tercer grupo lo constituyen las especies *Simarouba amara* (Sim.ama), *Alchornea costaricensis* (Alc.cos), *Goethalsia meiantha* (Goe.mei), *Guatteria chiriquiensis* (Gua.chi), estas especies en 1998 tenían abundancias medias (10-20 individuos) y para el 2011 sus poblaciones se redujeron alrededor del 50% y no tuvieron reclutamiento durante el mismo periodo. Estas especies, constituyen por sí mismas subpoblaciones por sus altas tasas de mortalidad (Lewis, *et al.*, 2004), las cuales se comportan en repuesta a las condiciones particulares del sitio, la disponibilidad de recursos y en función a los cohortes que pertenecen donde su regeneración se vio favorecida por la fase sucesional y la disponibilidad de semilla.

Gremios ecológicos

El concepto de gremios ecológicos, ha sido propuesto por varios autores (Finegan y Sabogal 1988), como una manera de caracterizar y entender el comportamiento de las especies en respuesta a la luz, su regeneración y dispersión, como motor del crecimiento y evolución del bosque a través de las fases de la silvigénesis. Más recientemente Salgado (2007) y Chazdon, *et al* (2010), han propuesto los grupos funcionales como verdaderas asociaciones que toman en cuenta variables ambientales, fisiológicas y de regeneración que van más allá de los requerimientos de luz y, para su determinación se requiere de estudios de monitoreo en los bosques.

Según la mezcla que los gremios ecológicos lleguen a presentar dentro del bosque, esta, puede ser utilizada para determinar el tipo de bosque (secundario, secundario-maduro o primario) en el cual se investiga, entre periodos de observación indican la evolución que por procesos dinámicos se da en el bosque. Según como varíe la mezcla de los gremios se espera para bosques secundarios jóvenes un dominio de especie heliófitas efímeras, las cuales van cediendo espacio a especies heliófitas durables y esciófitas conforme evoluciona y maduran los bosques. En la Figura 12, se presenta la distribución diamétrica por número de individuos/ha y por porcentaje para los gremios ecológicos para los datos generales del bosque del PN La Cangreja.

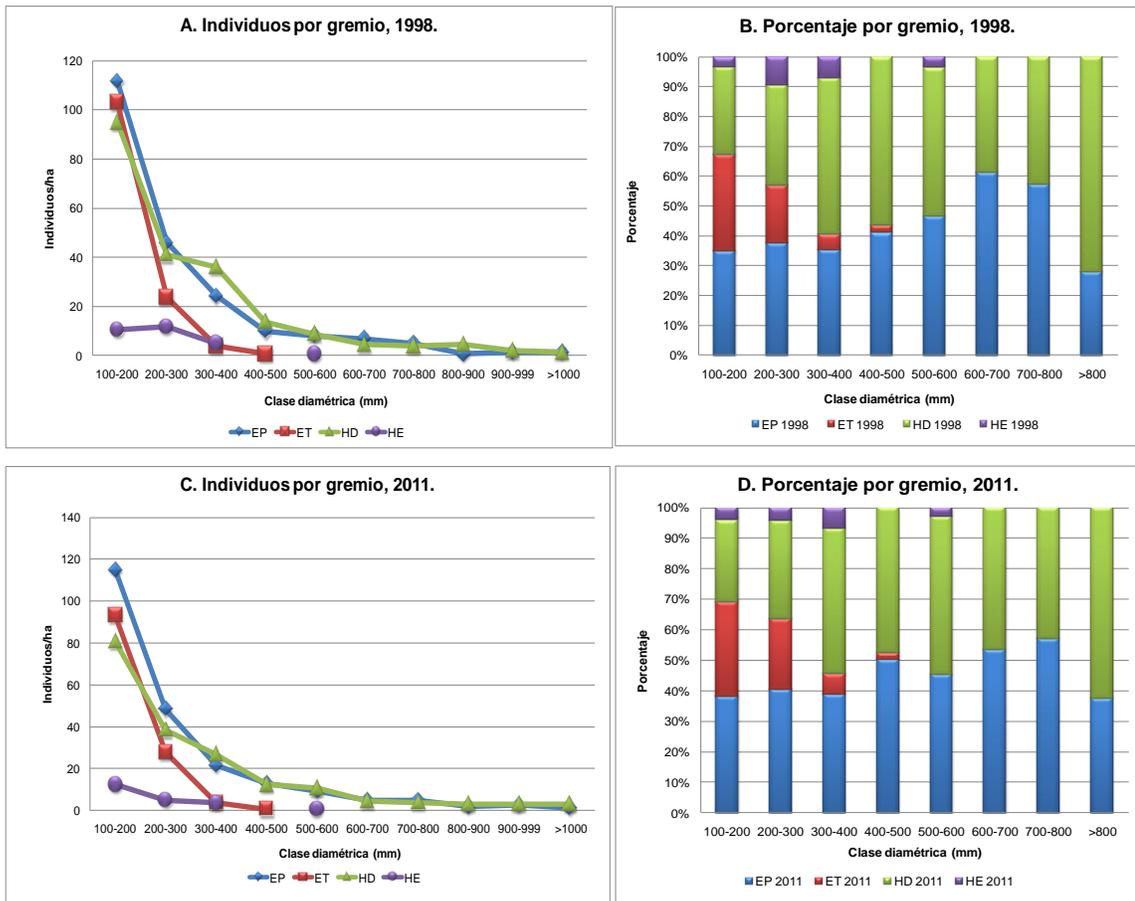


Figura 12. Distribuciones diamétricas de Individuos por hectárea y porcentajes de mezcla de los gremios ecológicos (esciófitas parciales (EP), esciófitas totales (ET), heliófitas durables (HD) y heliófitas efímeras (HE)) para dos años de medición (1998 y 2011). PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

La distribución diamétrica del número de individuos (N/ha) de los gremios ecológicos a excepción de las heliófitas efímeras en el año 1998, siguen una distribución de *J* invertida típica de bosques disetáneos. Este tipo de distribución de los gremios ecológicos en los bosques monitoreados en el PN La Cangreja, indican que dentro de ellos se da una distribución de recursos de manera tal, que especies con diferentes requerimientos han llegado a ocupar sitios y recursos disponibles, a su vez repercutiendo sobre la riqueza del bosque.

La mezcla observada de gremios donde heliófitas durables y esciófitas parciales en el dosel, con un componente de esciófitas totales en estratos bajo y medio y bajos porcentajes de heliófitas efímeras que no llegan a las clases diamétricas superiores, son indicadores de bosques maduros. Las heliófitas durables y esciófitas parciales, estos dos grupos comparten en términos porcentuales valores parecidos y más aún, en términos de N/ha ambos grupos están presentes en todas las clases diamétricas con porcentajes de mezcla similares, alternándose la dominancia en algunas clases, de igual manera alcanzan diámetros mayores a los 1000 mm.

Del comportamiento observando de los grupos ecológicos en la Figura 12, es posible realizar tres separaciones de acuerdo al diámetro máximo alcanzado por los individuos de cada gremio ecológico y el porcentaje en la mezcla. Los intervalos a analizar de la distribución diamétrica son: 100-200 mm, 200 a 500 mm y mayores de 500 mm.

Clase diamétrica de 100-200 mm

Corresponde a la primera clase de la distribución diamétrica, agrupa alrededor del 54% de los árboles en ambos años de medición (1998 y 2011), adicionalmente es la clase que presenta un mayor número (N/ha) de especies esciófitas y la mezcla más equitativa entre esciófitas y heliófitas durables (30-35% cada una), las heliófitas efímeras están por debajo con un 4%. El comportamiento se da, por ser esta una clase donde especies esciófitas alcanzan su madurez y en general no alcanzan diámetros mayores, caso típico de algunas especies de palmas como la palma *Oenocarpus mapora* y especies arbóreas como *Compseneura excelsa*, *Preslianthus pittieri* y *Rinorea spp.* En segundo lugar es la clase donde individuos de las especies heliófitas están suprimidos a la espera de la apertura de un claro, que en caso de no presentarse en un periodo dado de tiempo mueren. Tercero, muchas especies del gremio de las heliófitas no sobrepasan los 20 cm de diámetro, como algunas especies de los géneros *Miconia*, *Psychotria*.

Clase diamétrica 200-500 mm.

Al igual que la clase anterior, el porcentaje de especies esciófitas es mayor que el de las heliófitas. Para el PN La Cangreja, los 500 mm representan el mayor diámetro alcanzado por las especies del gremio esciófitas totales, siendo en las clases anteriores donde su porcentaje es más representativo, 23,3% en la clase 20-30 cm para el año 2011.

Clase diamétrica > 500 mm

En ella están las especies que forman el dosel superior o estrato alto y los árboles emergentes, en esta clase se llega a un balance en el número de individuos de las especies heliófitas durables y las esciófitas parciales, la mortalidad se da más en el grupo de las heliófitas durables. A partir de este diámetro no se registran heliófitas efímeras ni esciófitas totales.

Del análisis anterior, es posible predecir que en el análisis de la estructura del bosque los gremios tengan un rol importante en la definición de estratos del bosque y la ocupación de sitios.

Un factor adicional por analizar lo representa la mezcla de los gremios en cada sitio de estudio. Se observa en la Figura 13, en los Sitios 1, 2, 3 y 4, presentan una proporción de mezcla de los gremios ecológicos similares, sin embargo esta tendencia cambia en los Sitios 5 y 6 y en mayor medida en el Sitio 5, donde el porcentaje de esciófitas totales decae y aumentan ambos grupos de heliófitas. Esta condición se debe a una de dos situaciones, el sitio es un bosque secundario maduro o bien un bosque intervenido fuertemente, similar ocurre en el Sitio 6.

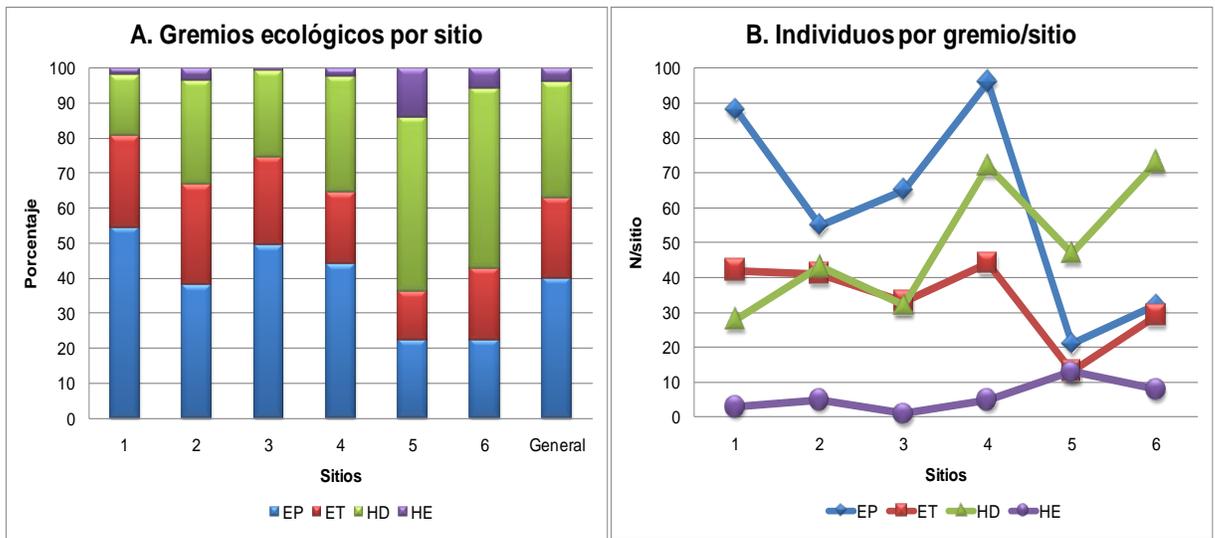


Figura 13. Mezcla de gremios ecológicos por sitio de monitoreo en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Para efectos de determinar los procesos silvigénicos que se dan en cada sitio, se hizo necesario determinar si existía diferencias en el tipo de bosque de cada sitio de monitoreo para lo cual, en el *apartado de modelos de madurez del bosque*, se hizo el correspondiente análisis.

Gremios en muestreo de regeneración

El comportamiento de los gremios ecológicos determinado por medio del muestreo de regeneración, sigue un comportamiento similar al que tienen en las PPM (Figura 14).

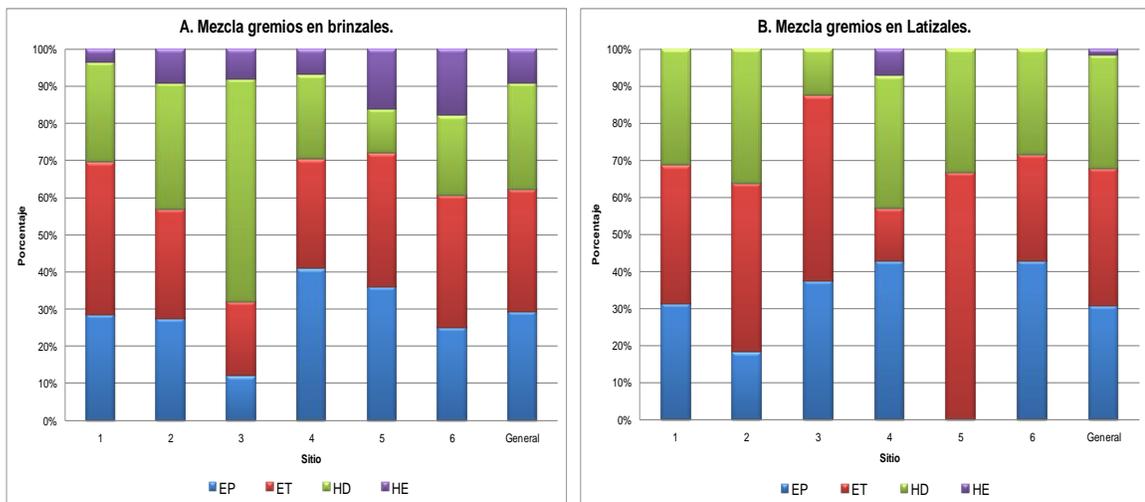


Figura 14. Mezcla de gremios ecológicos para brinzales y latizales en seis sitios de muestreo en bosques del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

El comportamiento de los grupos ecológicos no guarda el mismo comportamiento entre brinzales y latizales. Las diferencias en los porcentajes de la mezcla de gremios por sitio es producto de diferentes eventos en el tiempo y su magnitud que provocaron apertura de claros y disponibilidad de semilla según gremios, indicando la resiliencia del bosque en cada sitios, como lo menciona Ramírez (2006). Para heliófitas efímeras, están presentes a nivel de brinzal en todos los sitios, mientras que a nivel de latizal solo están en el Sitio 4, la entrada de especies heliófitas efímeras a los sitios se dio en respuesta a la apertura de claros, esto ha permitió que especies registradas en 1998 y desaparecidas de las PPM en el 2011, se registraran de nuevo en el muestreo de regeneración lo que representa la oportunidad de perpetuarse dentro del bosque. En el Sitio 5, se observó que el grupo de esciófitas parciales, ausente en el muestreo de latizales, toma valores altos (36%) en el muestreo de brinzales, por la presencia de un parche de *Peltogyne purpurea*, este alto valor no es concordante con los valores de la PPM, donde el grupo de las heliófitas tienen mayor presencia (Ver Figura 14). El Sitio 5, presenta características contrastantes ya que la valoración a nivel de fustales lo sitúa como un bosque secundario maduro, pero su regeneración corresponde a bosques de mayor madurez

lo cual muestra como el proceso de silvigénesis avanza hacia bosques maduros con el aporte de las especies que circundan la parcela.

Comparativamente, los valores obtenidos por sitio en el muestreo de regeneración para brinzales y latizales siguen un comportamiento diferente al observado en los datos provenientes de las PPM, donde solo las heliófitas efímeras siguen la tendencia de mantenerse con bajos porcentajes.

Modelos de madurez del bosque

Dentro de los sitios de monitoreo se observaron diferencias en composición florística y dominancia de especies, área basal, mezcla de gremios ecológicos y la estructura misma de los bosques. A fin de determinar el grado de parentesco de los bosques en los seis sitios donde se ubican las PPM y, la variación que las mismas hayan tenido hacia etapas posteriores o anteriores de la silvigénesis, se hizo un análisis de correspondencia para los sitios, utilizando el IVI de las especies como valor de comparación para el análisis (Ver Figura 15).

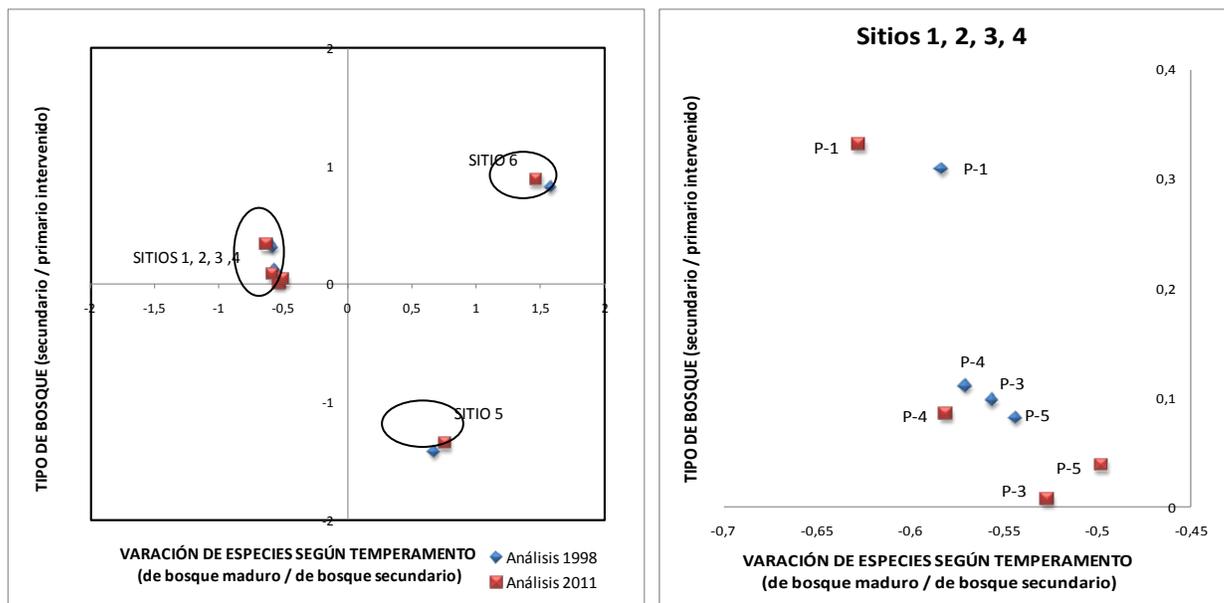


Figura 15. Análisis de correspondencia para seis sitios de monitoreo en dos años de observación (1998 y 2011) en el PN La Cangreja, Costa Rica.

En la Figura 15, al *Eje X* corresponde la variación de especies vista como, la presencia de una especie *i* en estado de madurez del bosque, así, especies con valores positivos, se pueden relacionar a estado sucesionales tempranos, el cual explicado en un 35% por el “*Eigenvalue*” del análisis de correspondencia. El *Eje Y*, determina si se está en presencia de bosques secundarios o primarios intervenidos (Bosques maduros), explicado en un 27% por el “*Eigenvalue*” del análisis de correspondencia. La categorización de los ejes, se hizo tomando en cuenta el temperamento de las especies que ocuparon cada cuadrante y la estructura del bosque en cada uno de los sitios.

El análisis de correspondencia, separó los seis sitios en tres grupos. Primero grupo compuesto por los Sitios 1, 2, 3 y 4 con bosques maduros intervenidos, presentaron una mezcla de especies característica de bosques maduros definida por mayor presencia de especies esciófitas (Ver Figura 13); el segundo grupo corresponde al Sitio 5, caracterizado como un bosque secundario maduro intervenido con mezcla representativa para este tipo de bosque compuesta mayormente por especies heliófitas y en particular heliófitas durables y heliófitas efímeras en mayor porcentaje de los seis sitios (Ver Figura 13); el tercer grupo lo constituye el Sitio 6, el cual posee características interesantes porque presenta una estructura que lo clasifica como primario pero su composición, es de un bosque secundario con mezcla de gremios ecológicos alta en heliófitas durables y esciófitas totales (Ver Figura 13). La PPM de este sitio posee un bosque secundario maduro.

Análisis de índices de diversidad alfa y beta

La inclusión y análisis de índices de diversidad, se utilizó para describir los resultados obtenidos del análisis de correspondencia, el cual indica que los Sitios 1, 2, 3 y 4 comparten un mismo tipo de bosque y separados claramente Sitios 5 y 6 y estos últimos separados entre sí. (Ver Cuadro 8)

Cuadro 8. Índices de diversidad alfa para seis sitios de monitoreo en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

	Shannon		Riqueza		Dominance_D		Simpson_1-D		Especies	
	1998	2011	1998	2011	1998	2011	1998	2011	1998	2011
Sitio 1	3,94	3,85	0,9	0,9	0,03	0,04	0,97	0,96	78	72
Sitio 2	3,76	3,64	0,86	0,86	0,05	0,06	0,95	0,94	79	69
Sitio 3	3,59	3,43	0,87	0,85	0,05	0,06	0,95	0,94	62	56
Sitio 4	3,74	3,73	0,84	0,85	0,05	0,05	0,95	0,95	84	81
Sitio 5	3,5	3,67	0,9	0,92	0,04	0,04	0,96	0,96	48	53
Sitio 6	3,4	3,64	0,84	0,86	0,08	0,06	0,92	0,94	57	69
Promedio	3,66	3,66	0,87	0,87	0,05	0,05	0,95	0,95	68,00	66,67
IC (\pm 2Se)	0,16	0,11	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	11,74	8,53

Para los seis sitios y el promedio del bosque los valores obtenidos de los índices catalogan como diversos, las variaciones observadas para índices entre sitios se debe a cambios en el número de especies (índice de riqueza) y de abundancia. El índice de dominancia presentó valores fuera del intervalo de confianza ($IC=0,05\pm 0,01$) para los Sitios 1 y 6 en el año 1998. Para el Sitio 1 (0,03), el índice indica que se está en un sitio donde todas las especies están en igualdad de condiciones mientras que para el Sitio 6, indica que hay especies que tienen una mayor dominancia.

Para el Índice de Shannon, los valores fluctúan entre 3,4 y 3,94 (Promedio $3,66\pm 0,16$), lo cual indica dos características del bosque. Una, ratifica que los sitios son diversos de acuerdo al criterio expuesto por Golicher (2008), quien indica que sitios con valores mayores a tres (3) son diversos; en segundo lugar, indica que a pesar que los sitios están en una misma zona, en cada sitio se da un arreglo diferente de especies y su abundancia. Situación similar ocurre con el Índice de Riqueza ($0,87\pm 0,02$) que toma valores entre 0 y 1, donde 0 representa sitios homogéneos y 1 sitios heterogéneos.

Cabe destacar, que los diferentes índices calculados y presentados en el Cuadro 8, los valores promedio no tuvieron cambio entre un periodo de observación y otro (1998 y 2011) a pesar, que el número de especies promedio por sitio si disminuyó para el 2011. El único índice sensible a la pérdida de especies fue Shannon y se observó en el intervalo de confianza que pasó de 0,16 en 1998 a 0,11 para el 2011. La reducción del intervalo de confianza, indicó que con la pérdida de especies y apertura de claros se dio un cambio en la mezcla de especies y su distribución en y entre sitios.

Con la información proporcionada por los índices de diversidad alfa, no es posible determinar el origen de los resultados encontrados en el Análisis de Correspondencia, es por ello que se hace uso de dendrogramas construidos a partir de los índices de Jaccard y Morisita además del análisis de SHE.

La técnica de agrupación por dendrogramas, busca parear aquellos sitios que comparten similitudes, en el caso de este estudio, los dendrogramas se encargaron de agrupar los sitios por similitud de especies presentes para el Índice de Jaccard (presencia/ausencia de especies) y por abundancia de especies en el caso del Índice de Morisita. Los dendrogramas obtenidos variaron en su forma por la definición y finalidad de cada índice utilizado, implicando esto a su vez, que ofrecieron diferentes resultados para analizar los cambios observados. Para los dos años de comparación 1998 y 2011, los dendrogramas a partir de los Índice de Jaccard y Morisita mantienen la misma tendencia de agrupación de sitios (Ver Figura 16 y Figura 17), agrupación que se explicó en términos de presencia/ausencia de especies en respuesta al sitio, distancia entre sitios, homeostasis de cada zonificación y por el lento paso entre estadios sucesionales (Ramírez 2006).

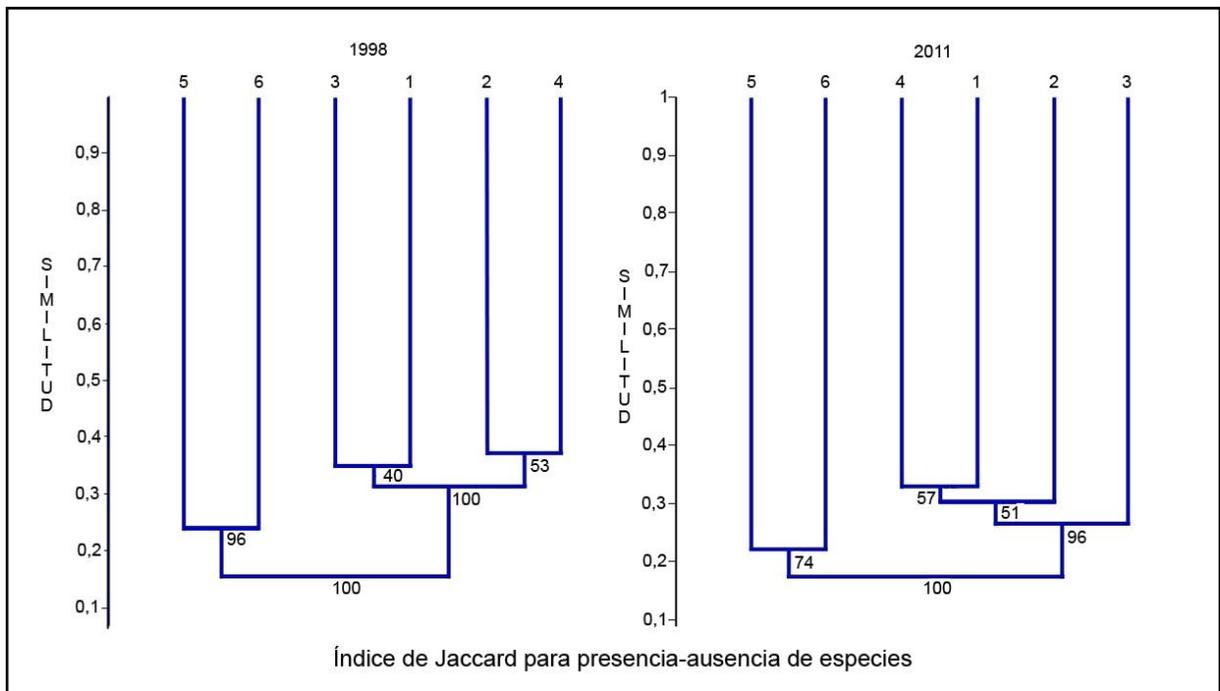


Figura 16. Análisis clúster utilizando el del índice de Jaccard para seis sitios de monitoreo de bosques para los periodos de observación de 1998 y 2011. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

El dendrograma obtenido a partir del Índice de Jaccard (Figura 16), agrupa los Sitios 5 y 6 separándolos de los Sitios 1, 2, 3, 4, está primera agrupación tiene gran fortaleza por el valor de Bootstrap que en el 100% de las ocasiones del remuestreo se dan en el nodo de separación de los grupos y los índices muestran valores bajos de similitud (< 20%) (Ramírez, 2006). El caso de los Sitios 1, 3, 4 y 5, la tendencia de agrupación para los años de observación no se mantienen y los grupos creados en 1998, difieren a los grupos creados en el 2011. Para ambos años de observación, la similitud en términos de especies entre los sitios es baja (< 40% considerado como sitios diferentes), o en su efecto son sitios diferentes florísticamente hablando. Los cambios en las agrupaciones, se deben a procesos dinámicos de mortalidad y reclutamiento dados en los sitios estudiados, procesos que han traído consigo nuevas especies y la desaparición de otras como se detalla en el *Apartado de Mortalidad y reclutamiento*.

Los dendrogramas obtenidos a partir del índice de Morisita (Ver Figura 17) para los periodos de observación de 1998 y 2011, mantienen la tendencia a agrupar los Sitios 1, 2, 3 y 4 que de acuerdo al criterio del índice son catalogan como semejantes al compartir más del 65% de sus elementos, los Sitios 5 y 6 comparten menos del 35% de sus elementos entre sí y del grupo de Sitios 1, 2, 3 y 4. Morisita es un índice susceptible a la abundancia, por lo que es de esperar que sus separaciones sean más robustas, ya que no solo importa las especies en cada sitio sino que además, toma en cuenta el número de individuos que cada especie.

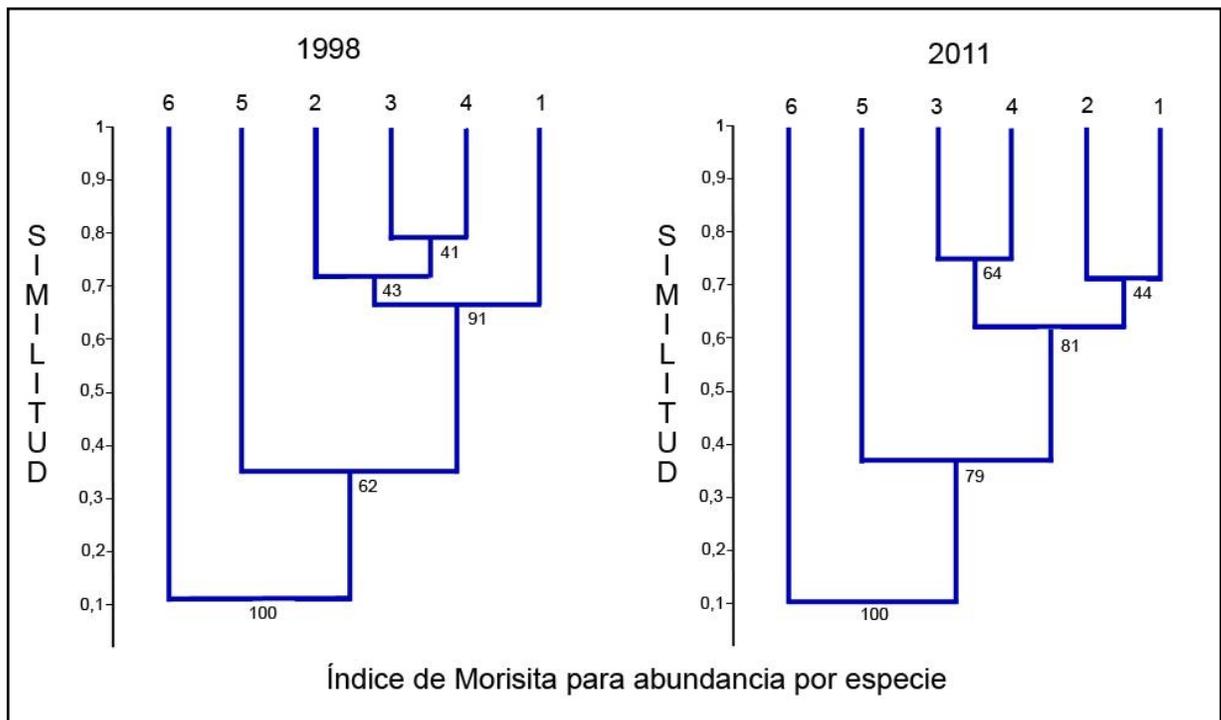


Figura 17. Análisis clúster utilizando el índice de Morisita para seis sitios de monitoreo de bosques para los periodos de observación de 1998 y 2011. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

La agrupación de los Sitios 1, 2, 3 y 4 para el año 2011 son reagrupados, donde los Sitios 3 y 4 se mantienen juntos al 2011, su continuidad es explicada por: la cercanía entre ambos sitios de muestreo (300 m de separación), compartir estribaciones del

Cerro la Cangreja con similitud de suelos, grado de intervención de bosque y madurez y pocas perturbaciones por caída de árboles. Caso contrario se da en los Sitios 1 y 2 que al paso de 13 años se ha modificado la mezcla de las especies que poseen, dando como resultado para el 2011 que se agrupan en el mismo clado y se cataloguen como sitios semejantes, al compartir más del 65% de sus elementos. La reagrupación fue producida por cambios importantes en la estructura y composición de los sitios, que ha llevado a hacerlos más semejantes. Dentro de los cambios destaca, la pérdida de todos los individuos de *Simarouba amara* en el Sitio 1 y la pérdida de *Beislmedia towarensis*, *Brosimum costaricanum*, *Casearia arguta*, *Chione venosa*, *Maquira costaricana*, *Meliosma allenii*, *Turpinia occidentalis*, *Vitex cooperi* entre otras en el Sitio 2. Los cambios observados por medio de los dendrogramas, indican el proceso dinámico que dio en los bosques, tendiente a su madurez y estado climax.

Las especies diferentes entre parcelas, indican diferencias importantes en cuanto a sus requerimientos específicos (suelo, agua, topografía, luz, etc) (Ramírez, 2006)⁸. Caso contrario de especies que se encuentran presentes en cuatro o más parcelas que indican, que no poseen un requerimiento específico particular por lo que su distribución, no se ve afectada por condiciones puntuales de micrositio, dándoles un carácter generalista y mayor posibilidad de ocupar claros y recursos disponibles.

Con base a los resultados obtenidos, se utilizó el análisis SHE utilizado por Buzas & L.-A. C. Hayek (1998), para determinar la presencia de biotopos diferentes entre sitios, que se evidencian por cambios en la pendiente de los gráficos (Hammer 2011). El Análisis SHE, brinda elementos para diferenciar los puntos donde se da un cambio entre biotopos por medio del valor del $\ln E$. En la Figura 18, se presentan los resultados del análisis para los sitios en el PN La Cangreja.

⁸ Ramírez, 2006. pp 35.

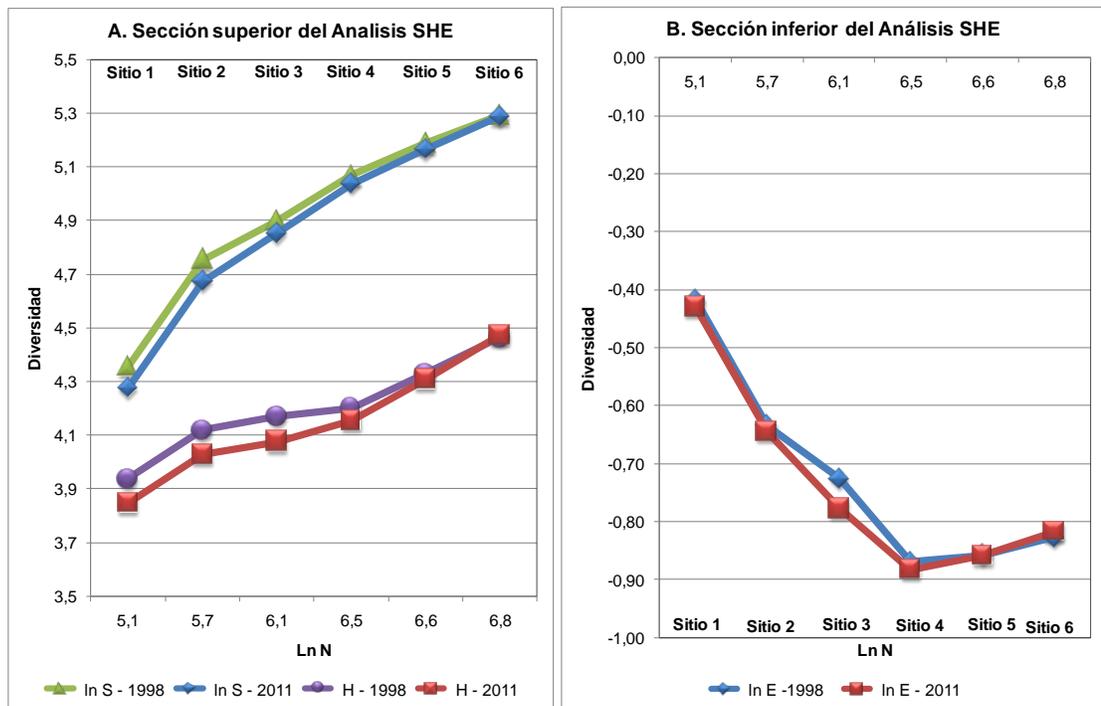


Figura 18. Análisis SHE con seis sitios de monitoreo de bosques para determinar la existencia de diferentes biotopos en los sitios. PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

La interpretación de la Figura 18 A y B se hace en simultáneo, $Ln S$ muestra el máximo valor que H podría tener si todas las especies estuvieran representadas proporcionalmente dentro de los sitios. Para los Sitios 1, 2, 3 y 4, las líneas de $Ln S$ y H siguieron una pendiente constante producto de la adición de especies con poca abundancia y ratificado en la tendencia de $Ln E$, que representa la igualdad en la proporción especie/abundancia. El descenso en la Figura 18 B ($Ln E$), lo explican Buzas & L.-A. C. Hayek (1998) en términos del aporte de especies nuevas por cada sitio. Para el PN La Cangreja, el descenso de $Ln E$ se da al adicionar especies raras las cuales solo tienen uno o dos individuos.

El comportamiento observado al adicionar los Sitios 5 y 6 indicaron según la interpretación del Análisis SHE, que se está en presencia de biotopos diferentes, evidenciado por cambios de pendiente. La Figura 18 B de $Ln E$ (igualdad) mostró la

presencia de biotopos diferentes, ya que su comportamiento fue a subir en respuesta a la adición de especies abundantes (Buzas & L.-A. C. Hayek 1998).

De igual manera, el análisis mostró que hay diferencia entre los Sitios 5 y 6. La diferencia entre los se determinó por la tendencia ascendente de $Ln E$ al adicionar el Sitio 5 con aporte de nuevas especies.

La tendencia de agrupación de los sitios es congruente con lo observado en los dendrogramas y el análisis de componentes y en los apartados anteriores, confirmando que los bosques del grupo de Sitios 1,2,3,4 y el grupo de Sitios 5 y 6 son diferentes y corresponden a bosques maduros o primarios intervenidos y secundarios maduros respectivamente. Entre los Sitios 5 y 6 corriendo el análisis, no se dan evidencia que exista diferencia entre ellos por lo que están en un mismo biotopo.

Posición de copa (PC) y forma de copa (FC).

La posición y forma de copa son dos variables que para propósitos de manejo de bosques son de gran utilidad, de igual manera con su análisis se determinaron los cambios sufridos como respuesta a la dinámica del bosque y su resiliencia. En la Figura 19, se observa la variación de PC y FC entre a los años de medición 1998 y 2011.

Para forma de copa, esta variable tiene un comportamiento que se ajusta una distribución normal con pequeños cambios entre años, donde la forma de copa 3 es la más común, indicando que es la forma que mejor se da para las condiciones de disponibilidad y captación de luz y ocupación del sitio. En lo referente la posición de copa, no sigue una distribución normal y presenta comportamientos diferentes en cada año para las posiciones de copa 3, 4 y 5. En 1998, la posición de copa 5, tenía un valor que la hacía salirse de la distribución normal debido a las especies de

sotobosque, en el 2011 la posición 4 definida como exposición de luz lateral bajo de árboles del estrato superior aumenta un 16 % respecto a 1998; (Ver Figura 2), su aumento fue producto de la apertura de claros donde individuos en el estrato bajo y medio reciben luz lateral, por su parte la reducción de árboles en las posiciones 3 y 5 se dio por mortalidad (PC 3: 52 individuos muertos representa un 25,7% ; PC: 5: 61 individuos muertos representa un 30,2%)

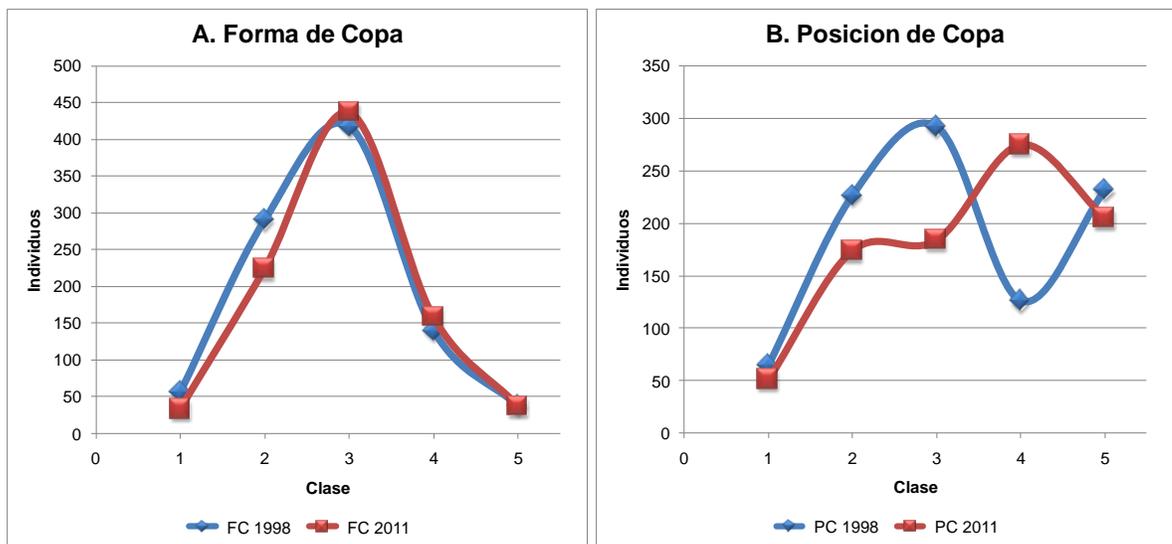


Figura 19. Comportamiento de la forma y posición de copa en un periodo de 13 años para el total de árboles monitoreados en seis PPM en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Para 740 árboles medidos en 1998 y que sobrevivieron al 2011, fueron medidos y evaluados en ambos años. Se determinó para estos árboles, sus cambios en la posición y la forma de copa las cuales presentaron cambios positivos y negativos, mostrando una distribución normal de los datos para ambas variables. (Ver Figura 20)

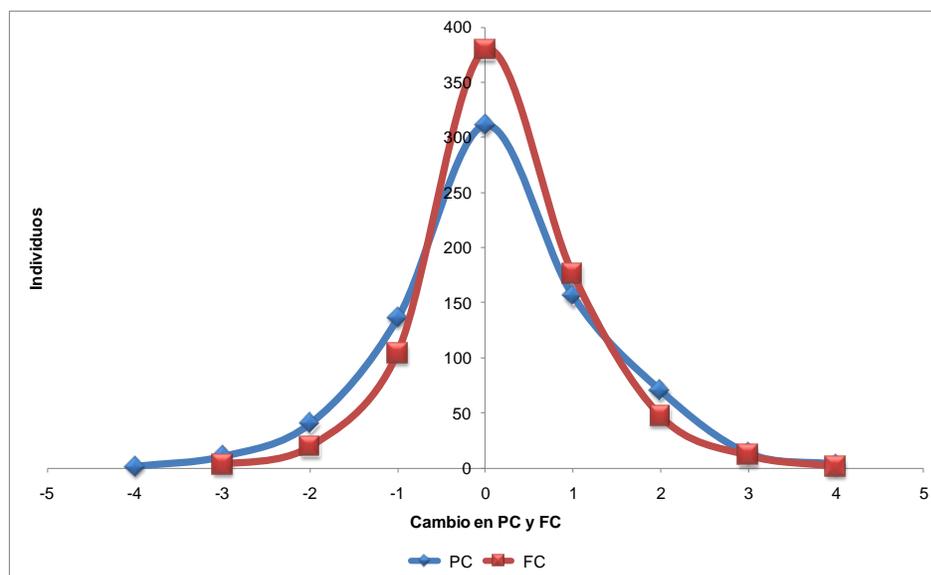


Figura 20. Cambios en la posición de copa (PC) y forma de copa (FC) en un periodo de 13 años para los árboles monitoreados en el PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

De 740 árboles remanentes, con respecto a la forma de copa un 17,03% de los individuos descendieron en la clasificación a consecuencia de regresión de copa por supresión o por quiebra de ramas o de la copa, por la caída de árboles vecinos; un 31,76% ascendieron en la clasificación y un 51,22% se mantuvieron sin cambios en su forma de copa. Respecto a la posición de copa, un 25,27% descendieron en la clasificación a posiciones menos favorables respecto a la exposición a la luz; un 32,7% mejoró su posición de copa por la apertura de claros y un 42,03% se mantuvieron en la misma posición de copa. Esta condición del bosque a restablecer los valores, indica la capacidad de restablecerse a valores homeostáticos, donde la tendencia al equilibrio es reflejo de la distribución de recursos y la resiliencia misma del bosque.

En lo referente a crecimiento del bosque, se determinó que existe una correlación significativa entre posición y forma de copa de los árboles con el incremento diamétrico (Ver Figura 21 B.). Este mismo efecto fue reportado por Finegan, *et al*

(1999) para bosques aprovechados y bajo tratamientos silviculturales en la Tirimbina de Sarapiquí.

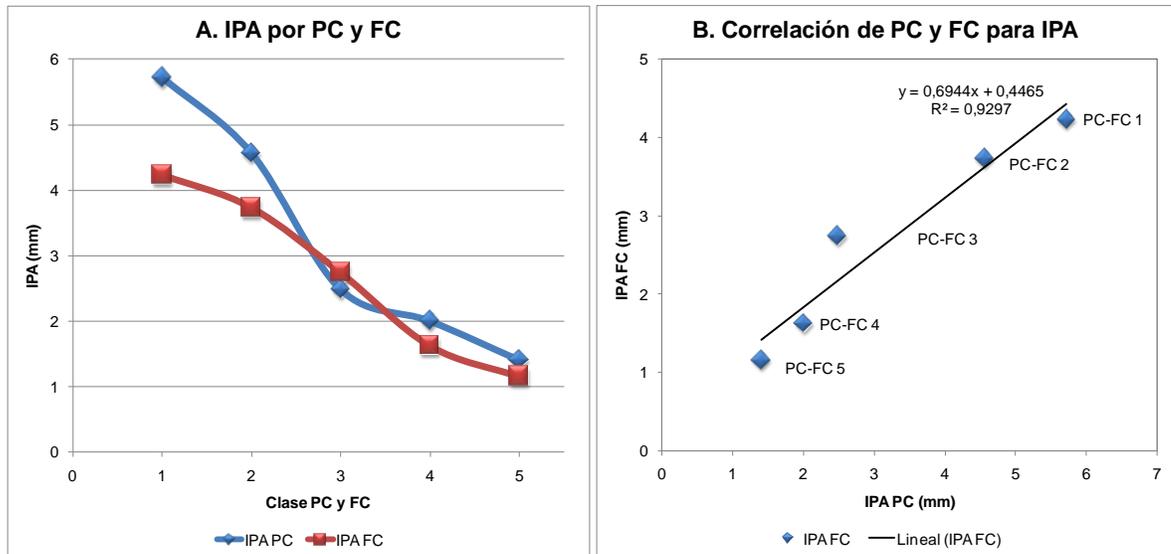


Figura 21. Incremento promedio anual (IPA) por posición de copa (PC) y forma de copa (FC) y su correlación, para 704 árboles remanentes al 2011 en PPM del PN La Cangreja, Costa Rica, 2011.

Se realizó la prueba de comparación de medias ($\alpha=0,05$; $t=2,02$) entre los valores de IPA para cada clase de posición y forma de copa, la cual mostró que no hay diferencias entre IPA. Si es claro de acuerdo a los resultados que los mayores incrementos se dan en las Clases 1 y 2 de posición y forma de copa.

Descripción de los bosques en seis sitios de monitoreo del PN La Cangreja.

Los bosques de la región sur de Puriscal, donde se ubica el PN La Cangreja fueron sometidos a diferentes grados de intervención en el pasado, desde la tala rasa para dar paso a agricultura y ganadería a intervenciones parciales caracterizadas por la extracción selectiva de especies dejando como resultado la fragmentación del bosque original.

El estado de conservación del PN La Cangreja, data del año 1987 cuando se creó la Zona Protectora La Cangreja mediante Decreto No. 17455-MAG del 31 de marzo de 1987, como primera iniciativa por conservar la riqueza biológica de la zona. Posteriormente el 12 de junio del 2002 (Decreto N° 30479-MINAE) se cambia la categoría de manejo a Parque Nacional La Cangreja, con la cual se asegura el estado de protección. Estar bajo una categoría de manejo, le ha permitido al bosque tener un periodo de recuperación de 35 años. Periodo en el cual, se ha dado un proceso de restauración pasiva de los bosques que ha llevado en la actualidad, a la recuperación de las cobertura boscosa dentro del Parque, formando un mosaico de bosques de diferentes edades, de acuerdo a los grados de intervención a los cuales fueron sometidos y de los periodos de recuperación.

De acuerdo a los resultados obtenidos por medio de las PPM monitoreadas en seis sitios dentro del PN La Cangreja se determinó, que las PPM se establecieron en tres tipos de bosque, de acuerdo a los análisis de correspondencia, de cluster y SHE. De igual manera las clases de altura, mezcla de gremios, y área basal indicaron que las PPM tienen se bosques diferentes. En lo referente al área basal y a pesar de la mortalidad dada, aumentó al 2011 respecto al 1998 para los tres tipos de bosque en respuesta a la apertura de claros, indicando la capacidad de recuperación de los bosques. Para los Sitios 1, 2, 3 y 4 tienen bosques intervenidos, que se han recuperado haciéndolos comparables en área basal con bosques sin intervenir de la

Estación Sirena del PN Corcovado y a bosques sometidos a aprovechamiento de bajo impacto en Estero Guerra de Sierpe, OSA (G: 38, 2 m² para PN La Cangreja, 37,9 m² para PN Corcovado, Estación Sirena⁹ y 37, 5 m² Estero Guerra, bosques intervenidos con 20 años de recuperación (Sánchez, *et al.*, 2011)). Son bosques que poseen una alta diversidad con cerca de 154 especies arbóreas de alto valor comercial y de conservación como *Platymisium curuense*, *Couratari guianensis*, *Lecythis mesophylla*, *Peltogyne purpurea*, *Tachigali versicolor*, *Caryodaphnopsis burgueri*, *Williamodendron glaucophyllum* entre otras y, cuya composición de gremios ecológicos está mayormente representada por especies esciófitas. La altura superior es de 34 m y dentro del grupo que ocupa el dosel, las esciófitas parciales representan un 57% y las heliófitas durable un 41% de los individuos (Ver Figura 13). La composición y mezcla de estos bosques afirman nuevamente que se está en bosques primarios remanentes.

Se determinó que la edad promedio de los bosques intervenidos es de 339 años utilizando tiempos de paso y de 264 años utilizando la edad de decadencia del bosque basada en una tasa de mortalidad de 2,05% anual. Tanto la edad del bosque así como la tasa de mortalidad, han sido afectados por eventos estocásticos de muerte de árboles fuera de la tasa de auto remplazo.

En lo referente a regeneración presenta valores altos, compuesta por las especies de las PPM ($d > 10$ cm) así como de fuera de ellas que de acuerdo al análisis de correspondencia son similares (Ver Figura 22). La representación de los gremios ecológicos en la regeneración (brinzales y latizales) es de alrededor del 30 % para esciófitas parciales y totales y para las heliófitas durables, la cantidad de heliófitas efímeras es menor al 5%. Esta mezcla y riqueza de especies indican la capacidad de regeneración del bosque, la capacidad de dispersión de las especies y la resiliencia del bosque.

⁹ Fuente: Bases de datos de la Escuela de Ingeniería Forestal, ITCR.

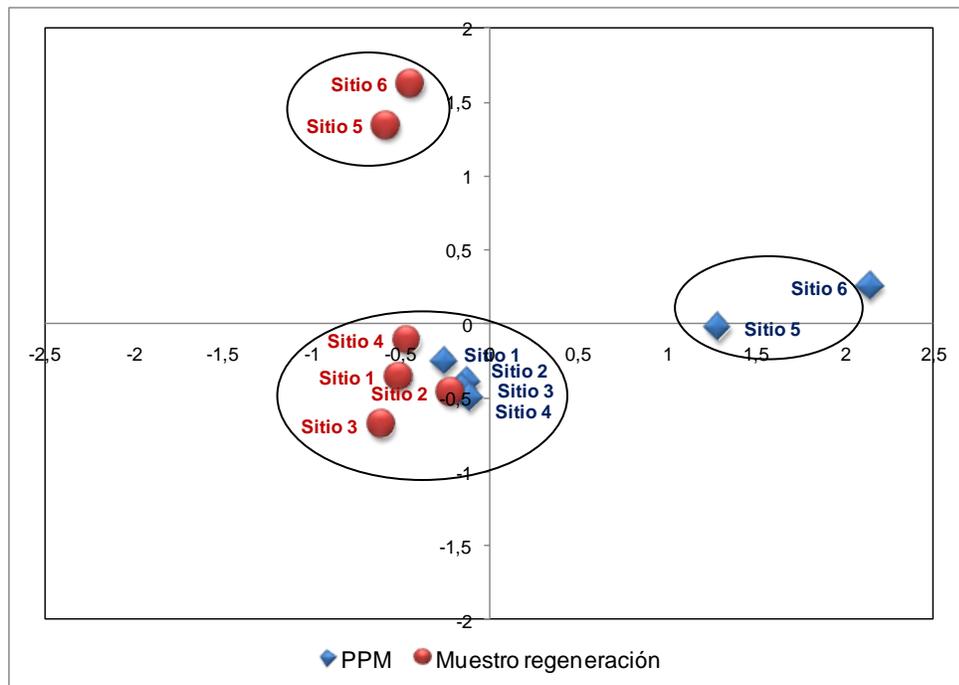


Figura 22. Análisis de correspondencia para PPM y muestreo de regeneración en sitios de monitoreo en el PN La Cangreja, 2011.

En los Sitios 5 y 6 hay bosques secundarios, difiriendo entre ambos en su estructura, composición y madurez. El Sitio 6, es un bosque secundario maduro el cual supera al bosque remanente en su área basal en $14,81 \text{ m}^2/\text{ha}$, ($53 \text{ m}^2/\text{ha}$) por la presencia de un grupo árboles de *F. insípida* y un *Enterolobium cyclocarpum* con diámetros que van de los 712 mm a 1415 mm, los cuales logran acumular la mayor parte de área basal.

La mezcla de especies es particular, dominada por *F.insípida* y *Lonchocarpus sp* y enriquecida por especies como *E. cyclocarpum*, *Cedrela odorata*, *Terminalia oblonga* y *Platimiscium curuense*, en total hay 71 especies en la PPM. En lo referente a gremios ecológicos, las heliófitas durables dominan con 51,4% de los individuos, esciófitas un 43% y las heliófitas efímeras un 5,6%. La altura superior es de 31,4 m, con un piso superior dominado por heliófitas durables y los pisos medio y bajo con una fuerte presencia de esciófitas totales.

La edad calculada es de 356 años por tiempos de paso y 406 años por edad de decadencia del bosque. De acuerdo con ambos criterios, este bosque es el de mayor edad y es catalogado bosque secundario por su composición. La mayor edad está relacionada por la fórmula de cálculo con la menor mortalidad del sitio (1,2% anual) y los diámetros alcanzados por los árboles.

El Sitio 5, es bosque secundario de madurez intermedia. Su área basal (31,75 m²/ha) está por debajo de los bosques intervenidos (38,2 m²/ha). La mezcla de gremios ecológicos está dominada por heliófitas durables y es el sitio con mayor porcentaje de heliófitas efímeras (13,8%). En la PPM del Sitio 6 hay 56 especies arbóreas (d>100mm), de las cuales ninguna presenta una dominancia clara. Las especies *G. meiantha*, *G. chiriquensis* y *S. amara* presentes en esta parcela reportaron las mayores tasa de mortalidad (Ver Figura 11). La altura superior es de 29,4 m con un estrato superior dominado por heliófitas durables.

Este es el bosque más joven, que de acuerdo con los tiempos de paso la edad es de 207 años y 259 años de acuerdo a la edad de decadencia del bosque, la edad, estructura y composición son acordes al tipo de bosque.

Para los Sitios 5 y 6 la regeneración está mejor relacionada con bosques maduros, incluyendo una mezcla de ambos tipos de bosques primarios y secundarios (Ver Figura 22). Sobresale la presencia de *Peltogyne purpurea*, especie que para ambos sitios no está presente en las PPM pero si a nivel regeneración. Para latizales, no se reportaron heliófitas efímeras y porcentajes altos de esciófitas totales (67% Sitio 5 y 29% Sitio 6). En brinzales, se destacó la presencia de heliófitas efímeras presentes en claros.

Para los tres tipos de bosque, de acuerdo al criterio de la edad de decadencia del bosque (Ver

Cuadro 6) y tiempos de paso (Sitio 1: 308 años; Sitio 2: 442; Sitio 3: 270 años; Sitio 4: 336 años; Sitio 5: 207 años; Sitio 6: 356 años), los seis sitios están en la Fase III de la Silvigenesis la cual implica bosques con edades entre 100 y 500 años.

Patrones de desarrollo futuro del bosque. Evolución de la silvigenesis en seis sitios de monitoreo.

Bosques intervenidos

Se encuentran en la Fase III de la Silvigenesis en fase dinámica, activada por regresiones parciales a causa de apertura de claros por deslizamientos y auto remplazo de individuos seniles.

Para los Sitios 1, 2, 3 y 4 con estos bosques, se espera que su desarrollo continúe como se dio en el periodo de observación, manteniendo la mortalidad y reclutamiento dentro de los intervalos de normales de bosques tropicales alrededor del 2% anual, y solo viéndose incrementadas por la ocurrencia de eventos estocásticos como deslizamientos o fuertes vientos.

Se espera que la mezcla de especies se mantenga similar a la actual, donde especies como *B. utile*, *V. megalophylla*, *C. nicaraguensis* y *S. globulifera* continúen ocupando el estrato superior en compañía de las especies esciófitas parciales *L. mesophylla*, *Caryocar. costaricensis*, *W. glaucophyllum* entre otras que al igual tienen frecuencias bajas pero que otorgan gran diversidad y riqueza al tipo de bosque. En los estratos medios y bajos se espera que estos mantengan el porcentaje de esciófitas totales (38% y 28% respectivamente) dentro de ellas *Calatola costaricensis* la cual reporta abundancias altas en las PPM y en el muestreo de regeneración. En lo referente a heliófitas efímeras, estas dependen del momento de apertura de claros y la disponibilidad de semilla.

En un periodo de 30 años y de acuerdo al criterios de tiempo de vida media (TVM) (Ver Cuadro 7), se espera que las poblaciones actuales de *V. megalophylla* y *S. globulifera* se reduzcan en un 50%, para estas mismas especies se espera logren mantener sus poblaciones en el tiempo ya que poseen buena regeneración. Sin embargo, es muy probable que los claros presenten una mayor ocupación de *B. utile*, especie que presenta los mejores valores de regeneración al 2011 (Ver **¡Error! o se encuentra el origen de la referencia.**) seguida de *V. megalophylla*, que al igual que *B. utile* presentan una distribución de *J* invertida para *N*, donde los individuos de las clases bajas (200- 500 mm) tienen los mejores crecimientos asociados a la apertura de claros, además de son las especies que presentan los mayores incrementos. (VerFigura 23) El tiempo de vida media de *B utile* es de 122 años y *V. megalophylla* de 32 años.

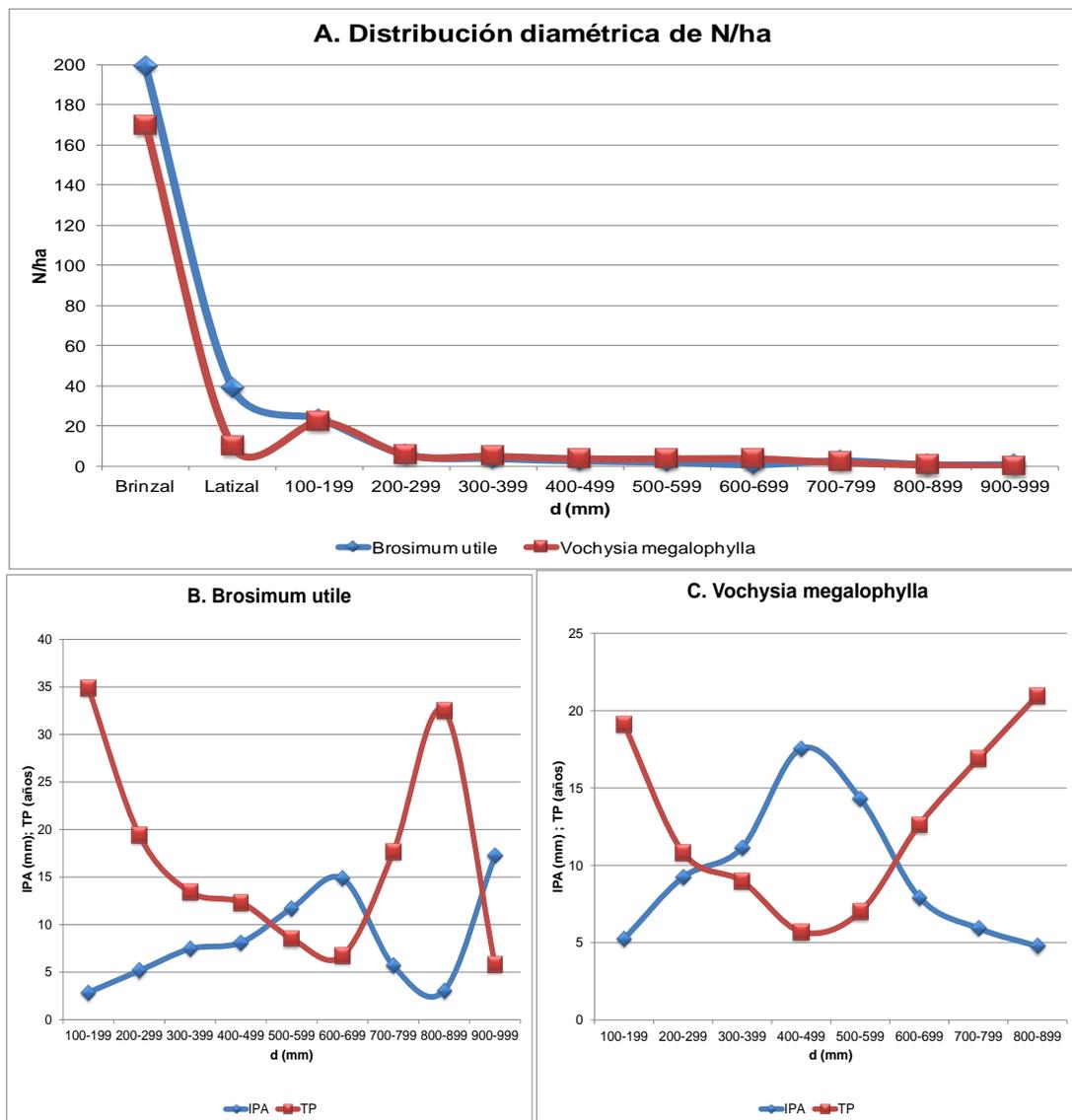


Figura 23. Distribución de diamétrica (N/ha), incrementos promedio anuales (IPA) y tiempos de paso (TP) para las poblaciones monitoreadas de *B. utile* y *V. megalophylla* en el PN La Cangreja, 2011.

Bosque secundario maduro

Se encuentra al 2011 en la Fase III de la Silvigenésis en fase homeostática. Está en fase homeostática porque a pesar de haber mortalidad (1,2%) se dio en las clases diamétricas bajas (<400mm) ocupadas por árboles que no alcanzan el dosel superior y por ende no hubo apertura del dosel superior.

Para este bosque se tiene menos claridad de su desarrollo futuro, ya que la dominancia actual de *F. insípida* especie que no reportó mortalidad ni reclutamiento de individuos y que no está presente en el muestreo de regeneración, será quien definirá la evolución o retroceso del bosque en la PPM del Sitio 6. Sin embargo, se pueden esperar dos posibles escenarios.

- a. Un primer escenario con la regresión del bosque dada por el auto remplazo, donde los árboles de *F. insípida* mueren en pie produciendo menor impacto al momento de la apertura de claros, dando la oportunidad a la regeneración establecida y que cuente con la capacidad de reaccionar ante la apertura del dosel y logren cerrar los claros. Es muy probable que la muerte de los tres individuos de mayor diámetro (1100-1400 mm), se dé dentro de un periodo de tiempo cercano uno de otro, que de acuerdo al criterio de tiempos de paso estos individuos tienen alrededor de 160 años, tiempo de vida comparable al de otras heliófitas durables. Se mantendrá un componente importante de *Lonchocarpus sp.* especie la cual es más longeva que *F. insípida* y se espera no se vea muy afectada por la caída de las ramas de los *F. insípida* que han muerto en pie y se descomponen paulatinamente. Es muy probable, que *V. megalophylla* ocupe espacios en claros junto a otras heliófitas como *Trema micrantha* y *Croton smithianus*.
- b. El segundo escenario, se daría si hay caída de árboles vivos de *F. insípida* los cuales producirían grandes claros afectando a las demás especies actualmente presentes. La regeneración de los claros, estaría en función de las especies que en el momento estén produciendo semilla y en el lapso de 6 meses a un año, en todo caso se verán beneficiadas las especies dispersadas por viento y por avifauna. Se llegaría a establecer un componente de herbáceas. Este escenario, según la magnitud del evento que se presente retrocedería a la Fase II o Fase I de la Silvigénesis.

Bosque Secundario de madurez intermedia

Se encuentran al 2011 en la Fase III de la Silvigenésis en fase dinámica, activada por regresiones parciales de auto remplazo de individuos seniles, este bosque presenta la tasa de mortalidad más alta por auto remplazo (1,87%). De los tres bosques en Fase III es el más joven.

Para este bosque se espera que las especies heliófitas *G meiantha*, *G. chiriquensis*, *A. costaricensis* y *S. amara* continúen muriendo a una tasa similar a la actual y de acuerdo al criterio de edad de decadencia, llegarían a desaparecer de la PPM entre 25 y 43 años ya que para estas especies no estuvieron reportadas en el muestreo de regeneración.

Por el tipo de claros abiertos por la caída paulatina de árboles muertos en pie, dan oportunidad a la regeneración establecida en los bordes de ocupar los espacios libres del dosel. La ocupación de los claros debería darse con la regeneración actual, la cual representa un rico reservorio de especies de bosque primario como *Peltogyne purpurea* que es abundante en este sitio además de *L. mesophylla*, *V. megalophylla*, *C. longifolium* y *Dialium guianensis*.

Este bosque, ha sufrido un desarrollo positivo en los últimos 13 años aumentando su área basal en 1,3 m², de la mezcla de gremios que ocupan el dosel las esciófitas parciales han aumentado su porcentaje y la altura superior incremento 1,5 m. Se espera que este bosque continúe su desarrollo hacia bosques maduros caracterizada por la transición de especies de bosques secundarios y maduros y que en todo caso requerirán de décadas para llegar a establecerse en el dosel superior asumiendo tasas altas de sobrevivencia de igual manera que fue determinado por Norden *et al.* (2009) para bosques secundarios en la Zona Norte de Costa Rica.

Para los tres tipos de bosques la mezcla de especies propias de cada sitio, especies que son incorporadas de bosques aledaños y de tipo generalista en la

regeneración y su alto número, hablan de la alta capacidad de resiliencia que poseen estos bosques (Norden *et al.* 2009).

CONCLUSIONES

El análisis de la estructura horizontal del bosque determinó, que los bosques del PN La Cangreja poseen una gran resiliencia; evidenciada por la repuesta de la masa remanente a restaurar los valores de área basal del bosque, por su respuesta ante la apertura de claros y por la regeneración la cual es adecuada para mantener al reemplazo de individuos y asegurar la permanencia de las especies en el sitio.

Del análisis de la estructura vertical del bosque, se concluye que los bosques estudiados se ajustan a bosques maduros evidenciado por la formación de tres estratos bien definidos, los cuales a su vez corresponden a demandas y estrategias de crecimiento según los gremios ecológicos. Donde los estratos medio y bajo son caracterizados por la presencia de especies esciófitas totales, los demás gremios ecológicos se encuentran en los tres estratos.

El incremento de altura en sitios de bosque secundario, es indicativo de la madurez que el bosque a alcanzando.

Las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento determinadas para el PN La Cangreja, se encuentran dentro de los porcentajes reportados para bosques tropicales. Dando paso al reemplazo de la población y permitiendo a la vez que especies no tolerantes a la sombra, logren mantenerse en el tiempo dentro de los bosques asociándose directamente a la frecuencia de ocurrencia de claros y su tamaño.

El comportamiento de los gremios ecológicos, está acorde con el esperado para bosques maduros, con dominancia de esciófitas parciales y heliófitas durables en el estrato superior, con esciófitas totales ocupando los estratos medio y bajo y poca presencia de heliófitas efímeras.

Con base al comportamiento observado en la evolución del bosque y la regeneración, se concluye para los bosques intervenidos que estos seguirán un

desarrollo bajo un comportamiento similar al actual en términos de mortalidad, reclutamiento y composición de sus especies, donde cambios drásticos en alguno de los criterios anteriores se darán por la ocurrencia de eventos estocásticos de gran magnitud. En el caso de bosques secundarios, se espera sigan su evolución hacia bosques primarios, en un proceso de muchos años.

En términos generales, para los bosques en estudio no presentaron cambios a nivel de número de especies inventariadas, aunque se da un cambio del 7% de las especies.

Con base a los tres grupos de parcelas determinados por el análisis de correspondencia, los resultados obtenidos son congruentes con las diferencias de estructura y composición observadas en campo.

El monitoreo en bosques tropicales, se ve favorecido por periodos prolongados de observación con mediciones en periodos regulares que permitan, captar la ocurrencia de fenómenos ligados a la dinámica y que a su vez sean monitoreados por largo plazo a fin, de comprender el origen y la ocurrencia de la dinámica del bosque.

Los esfuerzos de conservación después de 35 años en los bosques del PN La Cangreja, sometidos a procesos de restauración pasiva han logrado recuperarse de manera tal, que hoy en día han mostrado un desarrollo positivo llevándolos a alcanzar grados de madurez cada vez mayores y conservando una alta diversidad, prueba de ello son las tasas de mortalidad y reclutamiento y la permanencia de especies en el tiempo

El estado de conservación de más de 35 años del PN La Cangreja, le ha permitido al bosque recuperarse de las intervenciones a las que fue sometido y deja de manifiesto la importancia de las Áreas Silvestres Protegidas.

RECOMENDACIONES

Mantener el monitoreo en las PPM del PN La Cangreja, con el fin de seguir generando información valiosa para la conservación y manejo de ecosistemas forestales.

Realizar monitoreo de regeneración, para contar con mayor información del comportamiento de las especies en etapas tempranas, su éxito de establecimiento y para la generación modelos y predicciones de desarrollo futuro del bosque.

Realizar estudios de crecimiento del bosque y captura de carbono, para determinar su capacidad de contribuir en el secuestro de dióxido de carbono

Establecer PPM en otras áreas protegidas de ACOPAC, para dar monitoreo a procesos de restauración pasiva y desarrollo del bosque bajo condiciones naturales, necesarias para definir políticas de manejo en áreas destinadas al aprovechamiento natural de bosques nativos y para la conservación.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, L. 1998. Análisis de la composición florística y estructura para la vegetación del piso basal de la Zona Protectora la Cangreja, Mastatal de Puriscal. Tesis Bach. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR. 69 p.
- Araujo-Murakami, A; Arroyo-Padilla, L; Killeen, T; Saldias-Paz, M. 2006. Dinámica del bosque, incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado. *Ecología en Bolivia*, 41(1): 24-45
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. **In** *Ecología y conservación de bosques neotropicales (2002, Cartago, CR). Ecología y conservación de bosques neotropicales. 2002.* Eds. M.R. Guariguata; G.H. Kattan. Cartago, CR. Ediciones LUR. p 377-406
- Buzas, M.A; L.-A. C. Hayek. 1998. SHE analysis for biofacies identification. *The Journal of Foraminiferal Research* 28:233-239.
- Caldato, SL; Vera, N; Mac Donagh, P. 2003. Estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundario y primario de la selva mixta misionera. *Ciência Florestal*, 13(1): 25-32. Consultado del 28 de octubre, 2010. Disponible en <http://www.ufsm.br/cienciaflorestal/artigos/v13n1/A4V13N1.pdf>
- Chazdon, R; Finegan, B; Capers, R; Salgado-Negret, B; Casanoves, F; Boukili, V; Norden, N. 2010. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *BIOTROPICA* 42(1): 31–40
- Clark, D; Clark, D. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista Biología Tropical*. 35(Supl. 1):41-54.

- Clark, D. A; Clark, D. B 1992. Life-history of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Connell J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest an coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- Ediciones Modernas de Costa Rica. 1995. Cantón de Puriscal. SE. San José, CR.
- Finegan, B; Sabogal, C. 1988. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *Chasqui* 17: 1-24.
- Finegan, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. CATIE, Turrialba. 170 p.
- 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.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora, N. 1999. Diameter increment patterns among tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *For. Ecol. Manage.* 121: 159–176.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84
- Golicher, D. 2008. ¿Cómo cuantificar la diversidad de especies?. (en línea). Consultado 22 dic. 2011. Disponible en <http://duncanjg.files.wordpress.com/2008/02/clasediversidad1.pdf>
- Hallé, F; Oldeman, R; Tomlinson, P. 1978. Tropical trees and forest: An architectural analysis. Berlin, GR and New York, US. Springer-Verlag. pp 367-391.

- Hammer, Ø. 2011. PAST V2.12 Reference manual. Natural History Museum University of Oslo. Oslo, Finlandia. 220p. Disponible en <http://www.nhm.uio.no/norlex/past/doc1.html>
- Hammer, Ø; Harper, D.A.T; Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Holdridge, L. R. 1967. «Life Zone Ecology». Tropical Science Center. San José, Costa Rica. (Traducción del inglés por Humberto Jiménez Saa: «Ecología Basada en Zonas de Vida», 1a. ed. San José, Costa Rica: IICA, 1982).
- Hubell, SP; Foster, RB. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pp. 205-231. *In*: Soulé, ME. Ed. *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Massachussets.
- Hubbell, S; Foster, R. 1987. Estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista Biología Tropical*. 35(Supl. 1):7-22.
- Hutchinson, I.D. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Programa Manejo Integrado de Recursos Naturales, Serie Técnica Informe Técnico N° 7, 32 p.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Rossford, DE, GTZ. 334 p.
- Lieberman, D; Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969- 1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- Leiva, J; Rocha, O; Mata, R; Gutiérrez-Soto, M. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica: II. La vegetación en relación con el suelo. *Rev. biol. trop* [online].7(3):817-836. ISSN

0034-7744. Disponible en http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S0034-77442009000300029&script=sci_arttext#ap1

Lewis, S. L; Phillips', O. L; Sheil, D; Vinceti, B; Baker, T. R; Browne, S; Graham, A. W; Higuchi, N; Hilberth, D. W; Laurance W. F; Lejoly, J; Malhp Y; Monteagudo, A; Núñez Vargas, P; Sonk, B; Nur Supardi M.N; Terborgh J,W; Vásquez Martínez, R 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *The Journal of Ecology*. 92(6):929-944.

Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. eds. 2001. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Turrialba, CR, CATIE. 265 p.

Lugo, A. E; Scatena F.N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet and rain forests. *Biotropica* 28:585-599.

Monge, A. 1999. Estudio de la dinámica del bosque seco tropical a través de parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Palo Verde, Bagaces, Guanacaste, Costa Rica. Tesis Bach. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, CR. 65 p.

Manokaran, N; Kochummen, K.M. 1987. Recruitment, grow and mortality of trees in an lowland diphyterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, ES. GORFI. 84 pp. Disponible en <http://entomologia.rediris.es/sea/manytes/metodos.pdf>

Mostacedo, B; Fredericksen, T. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. S.E. Santa Cruz, BO. 92 p. Disponible en <http://es.scribd.com/doc/53038497/20/Indices-de-similaridad>, consultado 20 Nov 2011.

- Nebel, G; Kvist, L. P; Vanclay, J. K; Vidaurre, H. 2001. Forest dynamics in flood plain forests in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management* 150: 79-92.
- Nordel, N; Chazdon, R; Chao, A; Jiang, YH; Vilchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*. 12: 385–394
- Peralta, R; Hartshorn, G; Lieberman, D; Lieberman, M. 1987. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en La Selva, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. 35(Supl. 1):23-39.
- Phillips, O.L; Hall, P; Gentry, A.H; Sawywe, S.A; Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forest. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*. Vol 91, pp. 2805-2809
- Putz, F.E; Milton, K. 1990. Tasa de mortalidad de los árboles en la isla de Barro Colorado. In E.G: *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Eds. Leigh, Jr., R. Stanley y D. Windsor. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, PA. pp. 157-162
- Quesada, R. 1997. Struktur und Dynamik eines tropischen Feuchtwaldes nach Holznutzung in Costa Rica. Thesis Ph.D. Forstwiss. Fachbereich, Universität Göttingen, Deutschland. 137 p.
- Ramírez, A .2006. *Ecología métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Bogota. CO: Editorial Pontificia Universidad Javeriana. 273 p. Disponible en http://books.google.co.cr/books?id=-guS_4nYra0C&pg=PA43&lpg=PA43&dq=indice+de+morisita+ecologia&source=bl&ots=Zc6rY933gB&sig=q13iQAHGsPYtGXYfgVmj1TgH4hU&hl=es&ei=OMrLTpvRLYeAgweZ9OivDQ&sa=X&oi=book_result&ct=result#v=onepage&q&f=false

- Rojas, R; Tello R. 2006. Abundancia y stock de la regeneración natural de especies forestales en el Bosque Varillal del CIEFOR, Iquitos- Perú. (online). PE. Consultado 28 dic. 2011. Disponible en http://www.investigacionfcf.galeon.com/articulos/Articulo_15.pdf
- Salgado, 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis M.Sc. Turrialba, CR: CATIE. 136 p.
- Sánchez, M, Hernández, G, Acosta, L. 2011. Informe indicador 2.4 PROMEC. Informe del. Proyecto Monitoreo de ecosistemas forestales. UNA, ITCR, UCR. Heredia, CR. Sin publicar
- Sheil, D; Burslem, D; Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology*. 83: 331-333
- Synnott, T. 1979: Manual de procedimientos de parcelas permanentes para bosque húmedo tropical. Trad. Valerio, J. 1991. Serie de apoyo académico n°12. Cartago, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Departamento de Ingeniería Forestal. 30 p.
- Vaca Marquina, S. 2003. Impacto de la Tala Selectiva en los Bosques de Podocarpus de San Ignacio –Cajamarca–Perú, *Lyonia* 5(2): 143-156. Disponible en [http://www.lyonia.org/Archives/Lyonia%205\(2\)%202003\(101-212\)/Vaca%20Marquina,%20S.%3B%20Lyonia%205\(2\)%202003\(143-156\).pdf](http://www.lyonia.org/Archives/Lyonia%205(2)%202003(101-212)/Vaca%20Marquina,%20S.%3B%20Lyonia%205(2)%202003(143-156).pdf)

ANEXOS

Anexo 1. Especies registradas en las PPM y valores de abundancia acumulada por hectárea, en seis sitios de muestreo en el PN La Cangreja.

FAMILIA/ Especie	1998	2011
	ind/ha	ind/ha
ANACARDIACEAE		
Spondias radlkoferi	2,48	2,48
Tapirira myriantha	6,21	6,83
ANNONACEAE		
Annona amazonica	0,62	0,62
Duguetia confusa	0,62	0,62
Guatteria chiriquiensis	6,83	3,73
Guatteria lucens	0,62	1,24
Guatteria tonduzii	0,62	0,62
Klarobelia stipitata	0,62	0,62
Unonopsis theobromifolia	2,48	2,48
APOCYNACEAE		
Aspidosperma myristicifolium	4,97	6,21
Aspidosperma rigidum	1,24	0,62
Aspidosperma spruceanum	1,24	1,86
Lacmellea panamensis	0,62	0,00
AQUIFOLIACEAE		
Ilex skutchii	1,24	1,24
ARALIACEAE		
Dendropanax arboreus	4,35	6,21
Dendropanax caucanus	3,73	3,11

Schefflera morototoni	0,62	0,62
<hr/>		
ARECACEAE		
Oenocarpus mapora	2,48	0,62
<hr/>		
BIGNONIACEAE		
Spatodea campanulata	0,62	0,62
Tabebuia rosea	0,62	0,62
<hr/>		
BORAGINACEAE		
Cordia cymosa	0,62	0,62
Cordia megalantha	2,48	1,86
Cordia sp.	0,00	0,62
<hr/>		
BURSERACEAE		
Protium costaricense	0,62	0,62
Protium glabrum	0,62	1,86
Protium panamense	1,86	1,86
Protium ravenii	4,35	4,35
Protium schippii	3,11	3,73
Protium sp.	0,00	0,62
Tetragastris panamensis	5,59	4,97
<hr/>		
CANNABACEAE		
Trema intergerrima	0,00	0,62
<hr/>		
CAPPARACEAE		
Preslianthus pittieri	2,48	3,11
<hr/>		
CARYOCARACEAE		
Caryocar costaricense	1,24	0,62
<hr/>		
CECROPIACEAE		
Cecropia obtusifolia	0,00	0,62

Cecropia sp	1,24	0,00
CELASTRACEAE		
Cheiloclinium cognatum	0,62	0,62
Maytenus guyanensis	1,24	1,24
CHRYSOBALANACEAE		
Hirtella sp.	1,86	1,86
Hirtella triandra	3,11	3,11
Licania costaricensis	1,24	0,62
Licania hypoleuca	0,62	1,24
Licania kallunkii	1,24	1,24
CLETHRACEAE		
Clethra mexicana	0,62	0,62
CLUSIACEAE		
Calophyllum longifolium	7,45	6,83
Garcinia madruno	8,70	8,07
Marila laxiflora	3,11	3,11
Symphonia globulifera	14,29	11,80
Tovomita longifolia	3,11	3,73
COMBRETACEAE		
Terminalia amazonia	0,62	0,62
Terminalia oblonga	0,62	0,62
DICHAPETALACEAE		
Stephanopodium costaricense	13,04	11,18
ELAEOCARPACEAE		
Sloanea guianensis	0,62	0,62
Sloanea subsphaerocarpa	1,24	1,24

Sloanea sulcata	0,62	0,62
<hr/>		
ERYTHROXYLACEAE		
Erythroxylum macrophyllum	1,86	1,24
<hr/>		
EUPHORBIACEAE		
Adelia triloba	0,62	0,62
Alchornea costaricensis	9,94	5,59
Cleidion castaneifolium	1,86	0,62
Croton schiedeanus	1,86	2,48
Croton smithianus	2,48	0,00
Drypetes brownii	1,24	1,24
Sapium glandulosum	2,48	1,24
<hr/>		
FABACEAE/CAES.		
Cynometra retusa	1,24	1,24
Dialium guianense	2,48	2,48
Macrolobium costaricense	0,62	1,86
Peltogyne purpurea	0,62	0,62
Schizolobium parahyba	2,48	0,62
Tachigali versicolor	1,24	1,24
<hr/>		
FABACEAE/MIM.		
Abarema adenophora	1,24	1,24
Abarema macradenia	1,86	1,24
Colubrina glandulosa	1,24	0,62
Enterolobium cyclocarpum	0,62	0,62
Inga acrocephala	0,62	0,62
Inga acuminata	0,62	0,62
Inga alba	0,62	0,62

<i>Inga barbourii</i>	2,48	2,48
<i>Inga coruscans</i>	0,62	0,00
<i>Inga densiflora</i>	3,11	1,86
<i>Inga edulis</i>	0,62	0,00
<i>Inga jimenezii</i>	3,73	2,48
<i>Inga leiocalycina</i>	0,62	0,00
<i>Inga oerstediana</i>	1,24	1,86
<i>Inga sertulifera</i>	0,62	0,62
<i>Inga sp.</i>	3,73	4,35
<i>Inga spectabilis</i>	0,00	0,62
<i>Inga umbellifera</i>	2,48	1,86
<i>Inga venusta</i>	1,86	1,86

FABACEAE/PAP.

<i>Erythrina gibbosa</i>	1,86	1,86
<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	3,11	3,11
<i>Lonchocarpus pentaphyllus</i>	0,62	0,62
<i>Lonchocarpus sp.</i>	19,88	19,88
<i>Platymiscium curuense</i>	2,48	3,11
<i>Pterocarpus rohrii</i>	1,86	1,86
<i>Swartzia panamensis</i>	0,62	0,62

FLACOURTIACEAE

<i>Casearia arguta</i>	2,48	1,86
<i>Casearia commersoniana</i>	2,48	2,48
<i>Laetia procera</i>	1,86	2,48
<i>Lunania mexicana</i>	2,48	1,86
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	0,62	1,86

HIPPOCASTANACEAE		
Billia sp.	0,00	0,62
ICACINACEAE		
Calatola costaricensis	45,96	39,75
LACISTEMATACEAE		
Lacistema aggregatum	3,73	3,73
LAURACEAE		
Beilschmiedia tovarensis	1,86	0,00
Caryodaphnopsis burgueri	0,62	0,62
Lauraceae	1,24	1,24
Licaria misantlae	0,62	0,62
Licaria triandra	0,62	1,24
Ocotea atirrensensis	1,86	1,86
Ocotea cernua	0,62	0,00
Ocotea insularis	1,24	0,00
Ocotea laetevirens	0,62	0,62
Ocotea leucoxylon	1,86	4,35
Persea americana	1,86	1,86
Williamodendron glaucophyllum	2,48	2,48
LECYTHIDACEAE		
Couratari guianensis	3,11	3,11
Eschweilera integrifolia	0,62	0,62
Eschweilera pittieri	1,24	1,24
Eschweilera sp.	0,00	0,62
Grias cauliflora	1,86	1,24
Gustavia brachycarpa	6,21	6,83

<i>Lecythis mesophylla</i>	4,35	4,35
<hr/>		
MALPIGHIACEAE		
<i>Byrsonima arthropoda</i>	0,62	0,62
<hr/>		
MALVACEAE		
<i>Apeiba tibourbou</i>	0,00	1,24
<i>Bombacopsis sessilis</i>	1,24	1,86
<i>Ceiba pentandra</i>	0,62	0,62
<i>Goethalsia meiantha</i>	11,18	6,83
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	1,86	1,86
<i>Luehea seemannii</i>	1,86	1,24
<i>Matisia tinamastiana</i>	0,62	0,62
<i>Mortoniodendron anisophyllum</i>	3,11	3,11
<i>Mortoniodendron moralesii</i>	0,00	0,62
<i>Quararibea asterolepis</i>	1,86	2,48
<i>Sterculia recordiana</i>	0,62	0,00
<i>Trichospermum galeottii</i>	1,24	0,00
<hr/>		
MELASTOMATACEAE		
<i>Miconia affinis</i>	0,00	1,24
<i>Miconia hondurensis</i>	2,48	1,24
<i>Miconia multispicata</i>	1,86	1,24
<i>Miconia trinervia</i>	2,48	3,73
<i>Mouriri cyphocarpa</i>	0,62	1,24
<hr/>		
MELIACEAE		
<i>Carapa nicaraguensis</i>	22,36	22,36
<i>Cedrela odorata</i>	1,24	1,24
<i>Guarea bullata</i>	0,62	0,62

Guarea guidonia	0,62	0,62
Guarea kunthiana	1,24	1,24
Guarea pterorhachis	1,24	1,24
Guarea sp	0,62	0,62
Guarea sp1	1,24	1,24
Guarea sp2	0,62	0,00
Guateria sp.	0,62	0,62
Trichilia septentrionalis	3,11	3,11
Trichilia tuberculata	1,24	1,24
Trichilia tuberculata	0,62	0,00

MORACEAE

Batocarpus costaricensis	1,86	1,86
Brosimum alicastrum	2,48	1,24
Brosimum costaricanum	1,86	1,24
Brosimum guianense	1,86	3,11
Brosimum lactescens	4,35	3,73
Brosimum utile	35,40	41,61
Clarisia biflora	2,48	2,48
Ficus brevibracteata	1,24	1,24
Ficus costaricana	1,24	0,62
Ficus insipida	5,59	6,21
Ficus maxima	0,62	0,62
Ficus obtusifolia	0,62	0,62
Ficus pertusa	1,24	0,62
Ficus tonduzii	1,24	1,24
Maclura tinctoria	0,62	0,62

<i>Maquira costaricana</i>	1,24	0,62
<i>Pseudolmedia mollis</i>	3,11	3,11
<i>Sorocea cufodontisii</i>	4,35	6,83
<hr/>		
MYRISTICACEAE		
<i>Componeura excelsa</i>	3,73	7,45
<i>Otoba novogranatensis</i>	3,73	5,59
<i>Virola koschnyi</i>	9,94	11,18
<i>Virola sebifera</i>	8,07	8,07
<i>Virola surinamensis</i>	0,00	0,62
<hr/>		
MYRSINACEAE		
<i>Parathesis acostensis</i>	0,62	0,62
<hr/>		
MYRTACEAE		
<i>Eugenia sp.</i>	1,24	1,86
<hr/>		
NYCTAGINACEAE		
<i>Neea sp</i>	0,62	0,62
<hr/>		
OLACACEAE		
<i>Heisteria concinna</i>	0,62	1,86
<hr/>		
PROTEACEAE		
<i>Roupala montana</i>	0,62	0,62
<hr/>		
QUIINACEAE		
<i>Quiina schippii</i>	1,86	1,24
<hr/>		
RHIZOPHORACEAE		
<i>Cassipourea elliptica</i>	1,86	2,48
<hr/>		
RUBIACEAE		
<i>Chimarrhis latifolia</i>	0,62	1,24
<i>Chimarrhis parviflora</i>	2,48	1,86

Chione venosa	2,48	1,86
Chomelia microloba	0,62	0,62
Genipa americana	0,62	0,62
Guettarda crispiflora	0,62	0,00
Guettarda macrosperma	0,62	0,62
Guettarda sanblasensis	0,62	0,62
Macrocnemum roseum	0,62	1,24
Posoqueria latifolia	0,00	0,62
Randia grandifolia	0,00	0,62
Tocoyena pittieri	4,35	3,11
<hr/>		
SABIACEAE		
Meliosma allenii	1,24	0,62
Meliosma donnellsmithii	0,62	0,62
<hr/>		
SAPINDACEAE		
Cupania rufescens	1,86	1,86
Cupania sp1	0,62	0,62
Cupania sp3	0,62	0,62
Vouarana anomala	0,62	0,62
<hr/>		
SAPOTACEAE		
Pouteria durlandii	0,62	0,62
Pouteria reticulata	2,48	1,86
Pradosia atrovioleacea	0,62	0,62
<hr/>		
SIMAROUBACEAE		
Simarouba amara	11,80	4,35
<hr/>		
STAPHYLEACEAE		
Turpinia occidentalis	3,73	1,24

THEACEAE		
Ternstroemia multiovulata	1,24	0,62
TURNERACEAE		
Erblichia odorata	0,62	0,62
VERBENACEAE		
Vitex cooperi	1,24	0,62
VIOLACEAE		
Gloeospermum diversipetalum	0,62	0,62
Rinorea sp	1,86	1,86
VOCHYSIACEAE		
Vochysia ferruginea	1,24	1,24
Vochysia megalophylla	54,66	46,58

Anexo 2. Especies registradas mediante muestreo de regeneración en seis sitios de muestre y su abundancia por hectárea. PN La Cangreja, 2011.

FAMILIA/Especie	Brinzales ha⁻¹	Latizales ha⁻¹
ACHARIACEAE		
Carpotroche platyptera	28	
ANACARDIACEAE		
Tapirira myriantha		10
ANNONACEAE		
Cymbopetalum torulosum	28	
Desmopsis sp	114	
Klarobelia stipitata	28	
Oxandra venezuelana	28	
Unonopsis theobromifolia	142	39
APOCYNACEAE		
Aspidosperma myristicifolium	57	10
Aspidosperma spruceanum		10
AQUIFOLIACEAE		
Ilex skutchii	28	
ARALIACEAE		
Dendropanax arboreus		10
BURSERACEAE		
Protium costaricense	142	10
Protium glabrum	85	10
Protium ravenii	28	29
Protium sp.	28	
Tetragastris panamensis	28	
CELASTRACEAE		
Cheiloclinium cognatum	57	
CHRYSOBALANACEAE		
Hirtella triandra	28	
Licania kallunkii	57	
CLUSIACEAE		
Calophyllum longifolium	57	10
Chrysochlamys glauca	57	

Garcinia madruno	170	20
Marila laxiflora	28	
Symphonia globulifera	227	
DICHAPETALACEAE		
Stephanopodium costaricense	28	10
ELAEOCARPACEAE		
Sloanea sp.	57	
Sloanea subsphaerocarpa	28	
EUPHORBIACEAE		
Acalypha sp.	28	
Cleidion castaneifolium	28	
Croton schiedeana	142	
Croton smithianus	57	
FABACEAE/CAES.		
Dialium guianense	28	
Maclobium costaricense	57	
Peltogyne purpurea	170	
Schizolobium parahyba	28	
FABACEAE/MIM.		
Inga alba	28	
Inga oerstediana	28	10
Inga thibaudiana	28	
FABACEAE/PAP.		
Lonchocarpus sp.	28	
Ormosia sp.		10
Swartzia panamensis		10
Swartzia picramnioides	114	
FLACOURTIACEAE		
Pleuranthodendron lindenii		10
Xylosma oligandra	28	
ICACINACEAE		
Calatola costaricensis	85	69
LACISTEMATACEAE		
Lacistema aggregatum	57	

LAURACEAE

Beilschmiedia tovarensis		10
Caryodaphnopsis burgueri	28	
Licaria misantlae	57	
Nectandra umbrosa	170	
Ocotea atirrensis		10
Ocotea leucoxylon	28	10
Persea americana	28	
Williamodendrum glaucophyllum	28	

LECYTHIDACEAE

Couratari guianensis		10
Gustavia brachycarpa	28	
Lecythis mesophylla	57	

LOGANIACEAE

Strychnos sp	142	
--------------	-----	--

MALPIGHIACEAE

Bunchosia ursana	114	
------------------	-----	--

MALVACEAE

Ceiba pentandra	28	
Mortoniiodendron guatemalense	28	
Quararibea asterolepis	28	
Sterculia recordiana	28	

MELASTOMATACEAE

Miconia affinis	28	
Miconia hondurensis		10
Miconia paleacea	57	
Miconia sp.	28	
Mouriri cyphocarpa		10

MELIACEAE

Carapa nicaraguensis	85	10
Guarea kunthiana	28	
Guarea pterorhachis	85	
Guarea sp2	85	
Trichilia tuberculata		10

MONIMIACEAE

Siparuna thecaphora	28	
---------------------	----	--

MORACEAE

Brosimum guianense	28	
Brosimum lactescens	57	
Brosimum utile	199	39
Maquira costaricana	57	10
Olmedia aspera	28	
Pseudolmedia spuria	57	
Sorocea cufodontisii	114	10

MYRISTICACEAE

Compsonaura excelsa	369	39
Otoba novogranatensis		10
Virola koschnyi	57	
Virola sebifera	28	10

MYRSINACEAE

Ardisia sp1.	85	20
--------------	----	----

MYRTACEAE

Myrciaria floribunda		10
----------------------	--	----

OLACACEAE

Heisteria acuminata	28	
Heisteria concinna	57	

PENTAPHYLACACEAE

Ternstroemia multiovulata	28	
---------------------------	----	--

PIPERACEAE

Piper reticulatum	28	
-------------------	----	--

POLYGONACEAE

Coccoloba padiformis	28	
----------------------	----	--

RHIZOPHORACEAE

Cassipourea elliptica		10
-----------------------	--	----

RUBIACEAE

Chimarrhis parviflora		10
Faramea sp.	85	
Guettarda macrosperma	28	

<i>Guettarda sanblasensis</i>		10
<i>Palicourea guianensis</i>	28	
<i>Posoqueria latifolia</i>	28	
<i>Psychotria</i> sp1	28	
<i>Psychotria</i> sp2	85	
<i>Psychotria</i> sp3	28	
<i>Psychotria</i> sp4	28	
<i>Randia grandifolia</i>	28	
<i>Randia</i> sp.	57	
<i>Tocoyena pittieri</i>	28	
SABIACEAE		
<i>Meliosma allenii</i>		10
<i>Meliosma donnellsmithii</i>		10
SAPINDACEAE		
<i>Cupania</i> sp2	28	
<i>Cupania</i> sp3	170	
<i>Talisia nervosa</i>	28	10
SAPOTACEAE		
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	28	
STAPHYLEACEAE		
<i>Turpinia occidentalis</i>	28	
THEACEAE		
<i>Galipea dasysperma</i>	142	20
URTICACEAE		
<i>Myriocarpa longipes</i>	57	10
VIOLACEAE		
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>	57	
<i>Rinorea</i> sp.	142	
<i>Rinorea</i> sp2	28	
VOCHYSIACEAE		
<i>Vochysia ferruginea</i>		10
<i>Vochysia megalophylla</i>	170	10