

**TECNOLÓGICO DE COSTA RICA  
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL**

**DINÁMICA POBLACIONAL EN UNA CRONOSECUENCIA  
DE BOSQUE SECO TROPICAL, PARQUE NACIONAL  
SANTA ROSA, GUANACASTE, COSTA RICA.**

**TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL CON EL  
GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA**

**BRANDON FABRICIO BLANCO ARIAS**

**CARTAGO, COSTA RICA**

**2017**

**TECNOLÓGICO DE COSTA RICA  
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL**

**DINÁMICA POBLACIONAL EN UNA CRONOSECUENCIA  
DE BOSQUE SECO TROPICAL, PARQUE NACIONAL  
SANTA ROSA, GUANACASTE, COSTA RICA.**

**TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE INGENIERO FORESTAL CON EL  
GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA**

**BRANDON FABRICIO BLANCO ARIAS**

**CARTAGO, COSTA RICA**

**2017**



# Dinámica poblacional en una cronosecuencia de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Brandon Blanco-Arias<sup>1</sup>

## Resumen

Los bosques secos tropicales son un ecosistema fuertemente amenazado debido a factores antropogénicos. Además, existe un gran vacío de información respecto a este ecosistema. El objetivo de este estudio fue evaluar la dinámica poblacional en una cronosecuencia de un bosque seco tropical, en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica, a partir de la medición de todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 5 cm, en 40 parcelas de 1000 m<sup>2</sup> (20 x 50 m) establecidas en el parque, de las cuales 13 correspondieron al estadio temprano, 13 al intermedio y 14 al tardío. A partir de esta información se determinó, para cada estadio sucesional, la estructura, composición florística y las tasas de mortalidad y reclutamiento. Los resultados mostraron que el área basal de los estadios fue la siguiente: temprano (9,64 m<sup>2</sup>/ha), intermedio (20,32 m<sup>2</sup>/ha) y tardío (30,37 m<sup>2</sup>/ha). El número de individuos por hectárea fue de 1552, 935 y 1209, mientras que la diversidad promedio en 0,1 hectáreas fue de 13, 25 y 24 para los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente. La composición de familias y el IVI determinó la variación que existe de la composición florística entre los estadios sucesionales, donde la mayor similitud se dio entre los estadios intermedio y tardío, siendo el intermedio el más diverso. El porcentaje promedio de mortalidad y reclutamiento para los estadios, respectivamente, fue: temprano 7,63% y 2,86%, intermedio 7,88% y 3,10% y tardío 3,63% y 2,82%. Este estudio demostró que existe

---

<sup>1</sup> Blanco-Arias, B. (2017). *Dinámica poblacional en una cronosecuencia de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.* (tesis de licenciatura). Tecnológico de Costa Rica, Cartago.

una marcada diferencia entre los estadios sucesionales, siendo los de mayor edad los más complejos.

**Palabras clave:** Bosque seco tropical, composición y estructura, mortalidad y reclutamiento, estadios sucesionales.

## **Abstract**

Tropical dry forest is an ecosystem strongly threatened by anthropogenic factors. Additionally, there is a great lack of information regarding this type of forest. The aim of this study was to evaluate the population dynamics along a chronosequence of a tropical dry forest, in the Santa Rosa National Park, Guanacaste, Costa Rica, through the measurement of all the trees with a diameter at the breast height greater than or equal to 5 cm, in 40 plots of 1000 m<sup>2</sup> (20 x 50 m) established in the park, of which 13 corresponded to the early stage, 13 to intermediate and 14 at late stage. Based on this information it was determinate, to each successional stage, the structure, the floristic composition, the rates of tree mortality and recruitment. The results showed that the basal areas of the stages are: early stage (9,64 m<sup>2</sup>/ha), the intermediate stage (20,32 m<sup>2</sup>/ha) and the late stage (30,37 m<sup>2</sup>/ha). The number of individuals per hectare was 1552, 935 and 1209, while the average diversity in 0,1 ha was 13, 25 and 24 for the early, intermediate and late stages respectively. The composition of families and the IVI determined the variations that exists between the floristic composition and the successional stages, where the intermediate and late stage had the greatest similarity, the intermediate was the most diverse. The average of mortality rate and recruitment for the stages, respectively, was: early 7,63% and 2,86%, intermediate 7,88% and 3,10%, and late 3,63% and 2,82%. This study showed that there is a marked difference between successional stages, the oldest being the most complex.

**Keywords:** Tropical dry forest, composition and structure, mortality and recruitment, successional stages.

## Acreditación

Este trabajo final de graduación fue aceptado por el Tribunal Evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Tecnológico de Costa Rica y aprobado por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

### **Dinámica poblacional en una cronosecuencia de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.**

Miembros del tribunal



Dorian Carvajal Vanegas Lic.

Escuela de Ingeniería Forestal

Tutor



Julio Calvo Alvarado, Ph.D.

Escuela de Ingeniería Forestal

Lector



Vladimir Jiménez Salazar M.Sc

Escuela de Ingeniería Forestal

Lector



Brandon Blanco Arias

Estudiante

## **Dedicatoria**

A mis padres, quienes siempre me han brindado su apoyo incondicional.

A mis amigos, que siempre son una parte muy importante de mi vida.

## Agradecimientos

A mis profesores tutores el Dr. Julio César Calvo Alvarado por permitirme usar la base de datos generada en sus proyectos de investigación y contribuir con este análisis preliminar, y al Ing. Dorian Carvajal Vanegas por su guía en el análisis de datos de esta tesis.

Se reconoce el apoyo logístico y financiero de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión del Instituto Tecnológico de Costa Rica, ya que este trabajo forma parte de los siguientes proyectos de investigación coordinados por el Dr. Calvo-Alvarado:

- (1) Dimensiones humanas, ecológicas y biofísicas de los bosques secos tropicales.
- (2) Monitoreo de procesos ecológicos del bosque seco tropical: aplicaciones de sensores remotos para estimaciones a nivel de paisaje y cambio global.
- (3) Fortalecimiento del intercambio de conocimiento para el manejo y la conservación de los bosques secos tropicales en las Américas.

Se agradece el apoyo logístico del Área de Conservación Guanacaste y a la red de investigación Tropi Dry, patrocinada por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), CRN3025 y apoyada por el US National Science Foundation Grant (Grant GEO-1128040).

A Vladimir Jiménez, Ana Julieta Obando, Yeison Cortés y Danilo Torres, por su apoyo en la fase de campo y entrega de bases de datos.

A mi familia, por estar a mi lado y apoyarme durante los 5 años de carrera.

A mis amigos y compañeros: María José Cervantes, Sharon Villalobos, Yerlin Vargas e Iván Ávila, por todas las experiencias inolvidables a lo largo de la carrera.

A Jesús Álvarez Martínez, por su compañía, apoyo y paciencia durante este proceso.

# Índice general

Resumen .....	i
Abstract .....	ii
Acreditación.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	iv
Introducción.....	1
Materiales y métodos .....	2
Descripción del sitio .....	2
Diseño experimental .....	3
Toma de datos .....	5
Análisis de datos .....	6
Estructura del bosque .....	6
Composición florística.....	6
Mortalidad y reclutamiento.....	8
Resultados .....	9
Estructura del bosque .....	9
Composición florística .....	12
Mortalidad y reclutamiento .....	16
Discusión.....	17
Estructura del bosque .....	17
Composición florística .....	20
Mortalidad y reclutamiento .....	24
Conclusiones.....	25
Recomendaciones.....	26
Referencias .....	27

## Índice de cuadros

Cuadro 1. Promedio de la densidad (número de individuos por ha), diversidad (número de especies en 0,1 ha) y del área basal (m <sup>2</sup> /ha), en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. .....	10
Cuadro 2. Familias con una composición mayor al 5% de los individuos muestreados y su respectivo número de especies en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. .....	13
Cuadro 3. Especies con los porcentajes más altos del Índice de Valor de Importancia en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.....	14
Cuadro 4. Porcentaje promedio de mortalidad y reclutamiento en el periodo 2014-2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.....	17

## Índice de figuras

Figura 1. Climograma promedio mensual de la estación meteorológica del Aeropuerto Daniel Oduber, Liberia, Guanacaste, Costa Rica. ....	3
Figura 2. División de las parcelas de una hectárea en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. ....	4
Figura 3. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. ....	5
Figura 4. Distribución diamétrica (cm) del número de individuos (N/ha) promedio en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.....	10
Figura 5. Distribución diamétrica (cm) del número de especies promedio en parcelas de 0,1 ha en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. ....	11
Figura 6. Distribución diamétrica (cm) del área basal (m <sup>2</sup> /ha) promedio en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.....	12
Figura 7. Análisis de conglomerados con el Índice de Similitud de Jaccard a partir de la presencia de especies en las parcelas muestreadas durante el año 2017 en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. El código CR1E corresponde a las parcelas del estadio temprano, CR1I estadio intermedio y CR1L al estadio tardío.....	16

## Introducción

Los bosques secos tropicales (Bs-T) en el neotrópico son ecosistemas amenazados dado su clima, calidad de suelos, accesibilidad, y otros factores que los hacen propensos a su deforestación y conversión a usos agrícolas. (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Sánchez-Azofeifa, Quesada *et al.* 2005), estos se caracterizan por presentar una época seca muy marcada, su ámbito de precipitación media anual va de los 800 a los 2100 mm y presentan bio-temperaturas anuales mayores a 17 °C (Kalacska *et al.* 2004, Quesada, 2007). En este ecosistema se encuentra una gran diversidad estructural y fisiológica, con diferencias según el estadio de sucesión en el que se encuentre (Calvo-Alvarado, Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2013, Carvajal-Vanegas y Calvo Alvarado, 2013, Quesada *et al.* 2009). En bosques poco perturbados se pueden presentar hasta 3 estratos (inferior, medio y alto), el mayor con una altura de hasta 20 m (Calvo-Alvarado *et al.* 2013, Quesada, 2007).

Se considera que los bosques secos tropicales son uno de los ecosistemas más amenazados, con gran parte de su extensión total extinta, y sus remanentes, que tienen altos niveles de fragmentación, corresponden principalmente a vegetación secundaria (Kramer, 1997, Portillo-Quintero, Sánchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada y do Espírito Santo, 2015, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, 2014). En América Central, El Bs-T cubre sólo el 1,7% de su extensión original estimada, mientras que a nivel global este porcentaje corresponde a 34,9% (Calvo-Alvarado, McLennan, Sánchez-Azofeifa y Garvin, 2009, Garvin, McLennan, Calvo-Alvarado y Sánchez-Azofeifa, 2015). Se estima que en las tres regiones tropicales quedan 1 048 700 km<sup>2</sup> de bosques secos tropicales, donde más de la mitad de estos se encuentran en América del Sur (Miles *et al.* 2006).

Existe una fuerte presión antropogénica en estos bosques, ya que debido a sus suelos fértiles son aptos para actividades como agricultura y ganadería, provocando perturbaciones en los procesos ecológicos de este ecosistema (Calvo-Alvarado, Sánchez-Azofeifa y Kalacska, 2008, Carvajal-Vanegas *et al.* 2016, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2013, Sánchez-Azofeifa, Quesada *et*

*al.* 2005). Por esto, y al tener en cuenta su elevado valor en biodiversidad, es necesario que tengan una alta prioridad en conservación (Miles *et al.*, 2006, Portillo-Quintero *et al.* 2015).

Molina (2002) y Sánchez-Azofeifa *et al.* (2014) mencionan que en varias regiones del mundo se han iniciado proyectos que pretenden restaurar ambientes degradados; en Costa Rica se encuentra el Área de Conservación Guanacaste (ACG), esta área, dedicada a la restauración del bosque seco tropical, da un ejemplo de cómo es posible revertir los daños causados a los ecosistemas, después de varios siglos de actividad ganadera. En el ACG se encuentra el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), este parque fue creado el 1 de julio de 1966 y actualmente cuenta con un área de 38 674 ha (Jiménez, 2010), donde se protege uno de los remanentes de bosque seco tropical más importante de América Central (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2014).

Durante los años 1945 y 2005 se identificó que, por cada 300 trabajos publicados en bosque lluvioso, se publicó solamente uno en bosque seco tropical (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Sánchez-Azofeifa, Quesada *et al.* 2005). Lo anterior evidencia la escasez de información que hay sobre este ecosistema y la necesidad de aumentar el conocimiento sobre este tipo de bosque, no sólo para su apropiada conservación, sino también para su manejo.

Los objetivos de este trabajo fueron determinar la estructura, comparar la composición florística y analizar la mortalidad y reclutamiento en una cronosecuencia de bosque seco tropical, en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

## **Materiales y métodos**

### **Descripción del sitio**

El estudio se realizó durante el año 2017 en el Parque Nacional Santa Rosa, en la provincia de Guanacaste (10°50' N, 85°42' W). En este parque se encuentran las

zonas de vida bosque seco tropical (Bs-T) y bosque húmedo premontano (Bh-P) según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (Holdridge, 1967).

La topografía del sitio es plana, con un porcentaje de pendiente de aproximadamente 7%, la elevación es de unos 325 metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m), la temperatura promedio anual es de 26,6 °C y la precipitación promedio anual de 1390,8 mm con un periodo seco de 5 meses (Hilje, Calvo-Alvarado, Jiménez-Rodríguez y Sánchez-Azofeifa, 2015, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2014). En la figura 1 se muestra el comportamiento promedio del clima en la zona de estudio. Durante los meses de enero a abril ocurre la estación seca, mientras que la estación lluviosa se da entre los meses de mayo y diciembre (Gutiérrez y Rojas-Jiménez, 2011).

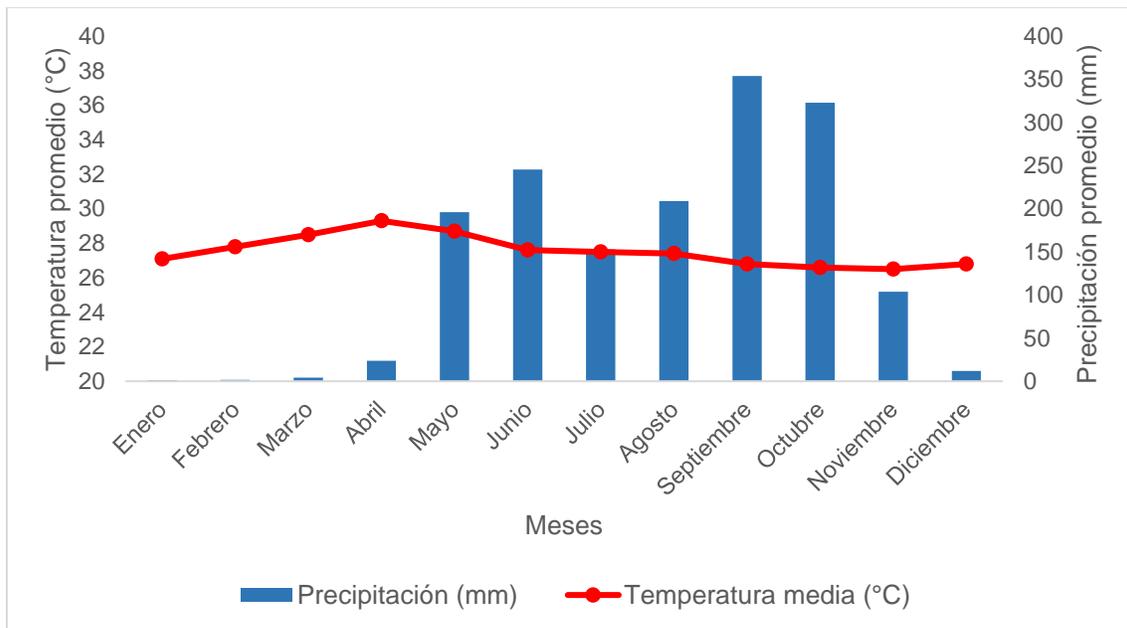


Figura 1. Climograma promedio mensual de la estación meteorológica del Aeropuerto Daniel Oduber, Liberia, Guanacaste, Costa Rica.

### Diseño experimental

En el parque existen tres parcelas (una en cada estadio sucesional) que tienen dimensiones de una hectárea. Cada una se dividió en 10 parcelas de dimensiones 50 x 20 m (figura 2).

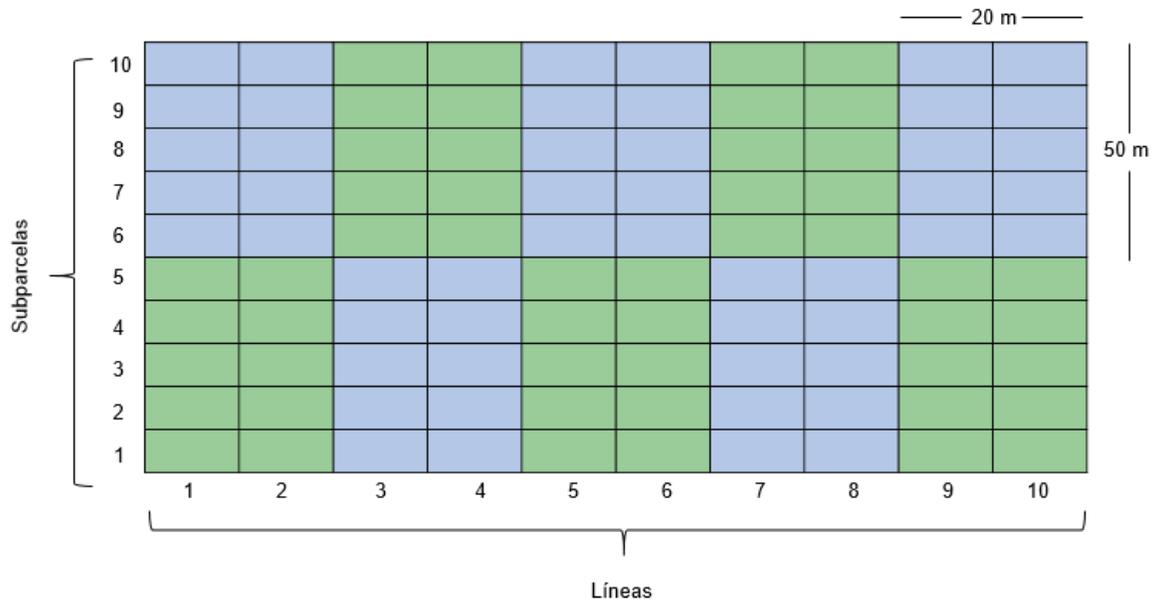


Figura 2. División de las parcelas de una hectárea en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Además, existen otras 10 parcelas que fueron establecidas con dimensiones de 50 x 20 m. En total se utilizaron 40 parcelas permanentes de muestreo con dimensiones de 50 x 20 m (1000 m<sup>2</sup>) en tres estadios de bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa (figura 3): 13 en temprano (CR1E), 13 en intermedio (CR1I) y 14 en tardío (CR1L). En todas las parcelas se utilizaron los mismos protocolos de establecimiento y medición (Álvarez *et al.* 2008). De estas 40 parcelas, 20 fueron establecidas en el año 2014, 11 en el año 2013 y las otras 9 en el año 2006.

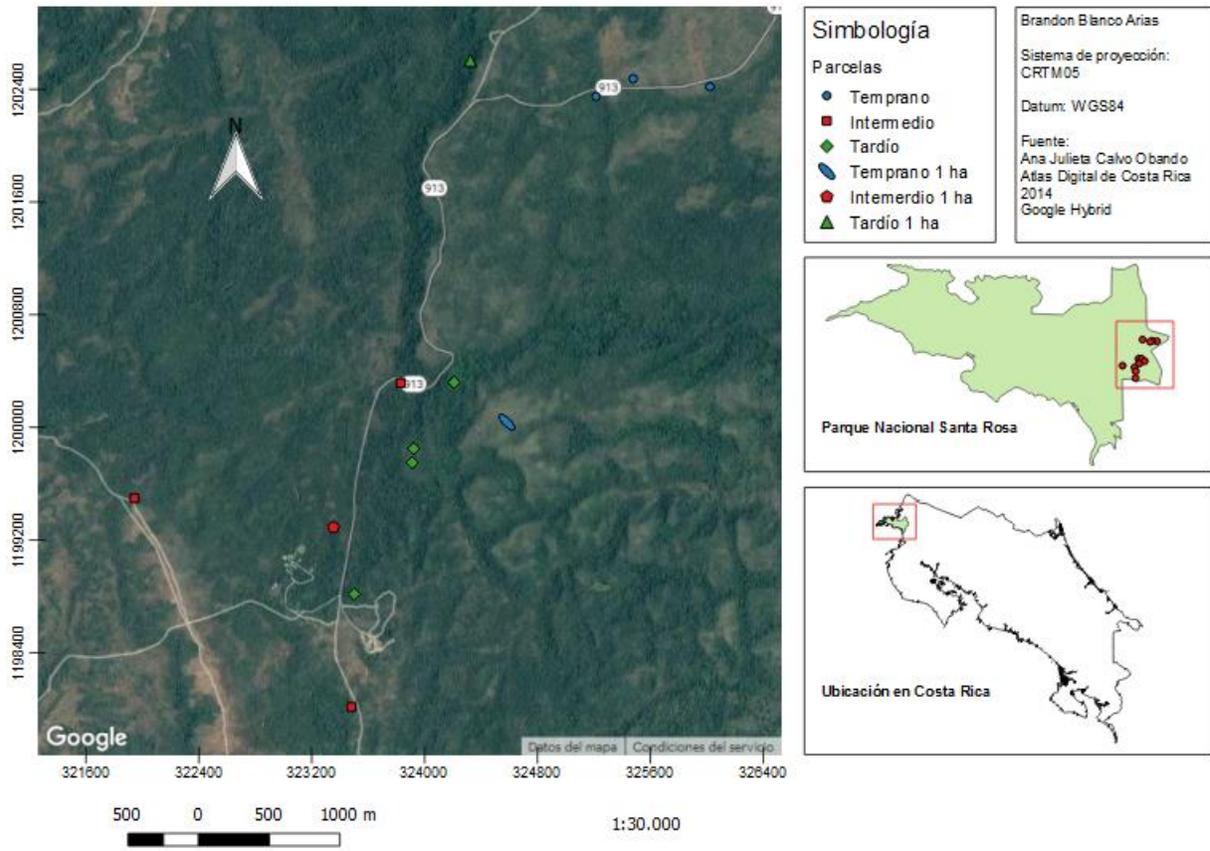


Figura 3. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

### Toma de datos

Dentro de las parcelas se midió, con cinta métrica, todos los individuos con un diámetro mayor o igual a 5 cm. El diámetro de medición es el diámetro a la altura del pecho (dap), el cual se mide a 1,30 m del suelo. Las parcelas del presente estudio se encuentran plaqueadas ya que las mismas se miden todos los años en la época seca. A partir de esto se tiene un registro de cada individuo, identificado a nivel de familia, género y especie.

## Análisis de datos

### Estructura del bosque

La estructura de los diferentes estadios de bosque se determinó a partir de la densidad (número de árboles por hectárea), diversidad (número de especies en 0,1 hectáreas) y el área basal (m<sup>2</sup>/ha).

Para calcular el área basal se utilizó la siguiente fórmula:

$$g = \frac{\pi}{4} \times \left(\frac{dap}{100}\right)^2$$

Donde:

g: área basal (m<sup>2</sup>) por árbol.

dap: diámetro a la altura del pecho (cm).

### Composición florística

En las variables utilizadas para comparar la composición florística de los estadios, no se tomaron en cuenta las especies sin identificar, ni las identificadas sólo a nivel de género o familia, ya que no hay forma de asegurar que éstas especies son distintas a las que si fueron identificadas. Se determinó la composición del bosque a partir de las familias que poseen igual o mayor a 5% del número de individuos en cada estadio, además del número de especies por familia (Kalacska *et al.* 2004, Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014). Además, se calculó el porcentaje del Índice de Valor de Importancia (%IVI) para las especies presentes en cada estadio de sucesión del bosque (Curtis y McIntosh, 1951), utilizando la siguiente fórmula:

$$\%IVI = \text{abundancia relativa} + \text{dominancia relativa} + \text{frecuencia relativa}$$

Donde:

%IVI: porcentaje del Índice de Valor de importancia:

$$\text{Abundancia relativa: } \frac{\text{Número de individuos de una especie}}{\text{Número de total de individuos de todas las especies}} \times 100$$

Dominancia relativa:  $\frac{\text{Área basal de una especie}}{\text{Área basal de todas las especies}} \times 100$

Frecuencia relativa:  $\frac{\text{Frecuencia de una especie}}{\text{Frecuencia de todas las especies}} \times 100$

Para determinar la similitud entre los estadios temprano, intermedio y tardío, se calculó el Coeficiente de Similitud de Jaccard (Cj), mientras que para establecer la diversidad presente en los tres estadios de bosque seco tropical se calculó el Índice de diversidad de Shannon (Magurran y McGill, 2011).

Coeficiente de Similitud de Jaccard:

$$Cj = \frac{C}{A + B - C}$$

Donde:

Cj: Coeficiente de Similitud de Jaccard

C: número de especies presentes en ambas poblaciones

A: número de especies presentes en el sitio "A".

B: número de especies presentes en el sitio "B".

Índice de diversidad de Shannon:

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \times \ln(p_i)$$

Donde:

H: Índice de diversidad de Shannon

s: Número de especies

pi: proporción de individuos de la especie “i” respecto al total.

El Índice de diversidad de Shannon (H) se obtuvo utilizando el programa PAST versión 3.16 (Hammer, Q; Harper, D.A.T; Ryan, P.D 2001). Los resultados fueron analizados mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) y pruebas de Tukey con un alfa de 0,05; utilizando el programa InfoStat versión 2016e (Di Rienzo *et al.* 2008).

Se realizó un análisis de conglomerados, a partir de una matriz de presencia de especies, en la cual, estas se colocaron en las columnas y las parcelas en las filas. El resultado obtenido se analizó en el programa PAST versión 3.16. Mediante un análisis de conglomerados clásico, utilizando el algoritmo “grupos pareados” y el índice de similitud de Jaccard, se determinó que tan similares entre sí son las 40 parcelas, a partir de la presencia de especies.

### **Mortalidad y reclutamiento**

Todas las parcelas utilizadas en el estudio poseen mediciones de años anteriores, de esta manera es posible determinar un porcentaje de los individuos que han ingresado y egresado en cada estadio del bosque durante un determinado periodo. Tanto para la mortalidad como para el reclutamiento este periodo fue de tres años (2014-2017) a partir de un modelo logarítmico (Condit *et al.* 1999, Hoshino *et al.* 2002, Marín *et al.* 2005):

Mortalidad:

$$m = \frac{\ln N_{14} - \ln N_s}{T}$$

Donde:

m= mortalidad.

N14= Número de individuos presentes en el año 2014.

Ns: Número de individuos sobrevivientes en el último año (Ns = N14 - número de individuos muertos en el periodo).

T: periodo de tiempo

Reclutamiento:

$$r = \frac{\ln N_{17} - \ln N_s}{T}$$

Donde:

r: reclutamiento.

N<sub>17</sub>: Número de individuos presentes en el año 2017 (N<sub>17</sub> = N<sub>s</sub> + número de individuos reclutados en el periodo de tiempo).

## Resultados

### Estructura del bosque

El promedio de número de individuos por hectárea fue de 1552, 935 y 1209 en los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente. Se muestra como la estructura del bosque tiende a ser más compleja al avanzar en el estadio de sucesión a partir de las siguientes variables: la diversidad muestra un claro aumento conforme la edad del bosque es mayor, ya que en el estadio temprano presentó un promedio de sólo 13 especies en 0,1 hectáreas, mientras que en los estadios intermedio y tardío este valor aumentó a 25 y 24 especies en 0,1 hectáreas respectivamente. Además, el área basal en el estadio temprano fue de 9,64 m<sup>2</sup>/ha, el estadio intermedio presentó 20,32 m<sup>2</sup>/ha, mientras que el estadio tardío obtuvo el valor más alto con 30,37 m<sup>2</sup>/ha (cuadro 1).

Cuadro 1. Promedio de la densidad (número de individuos por ha), diversidad (número de especies en 0,1 ha) y del área basal (m<sup>2</sup>/ha), en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Estadio	Densidad (individuos/ha)	Diversidad (especies/0,1 ha)	Área basal (m <sup>2</sup> /ha)
Temprano	1552	13	9,64
Intermedio	935	25	20,32
Tardío	1209	24	30,37

La distribución diamétrica del número de individuos promedio por hectárea presenta una tendencia similar en los estadios de sucesión del bosque, ya que en las clases diamétricas menores se concentra la mayor cantidad de individuos, donde el estadio temprano domina con más de 1200 árboles por hectárea. Por otro lado, conforme el diámetro aumenta, el número de individuos por hectárea va decayendo, presentando una estructura discetánea en forma de “J invertida”. Además, es importante resaltar que en las clases diamétricas mayores se encuentran más individuos por hectárea en los estadios intermedio y tardío que en el temprano, esto debido a que este último es el estadio más joven de todos por lo que es de esperar que no se encuentren muchos árboles con diámetros grandes (figura 4).

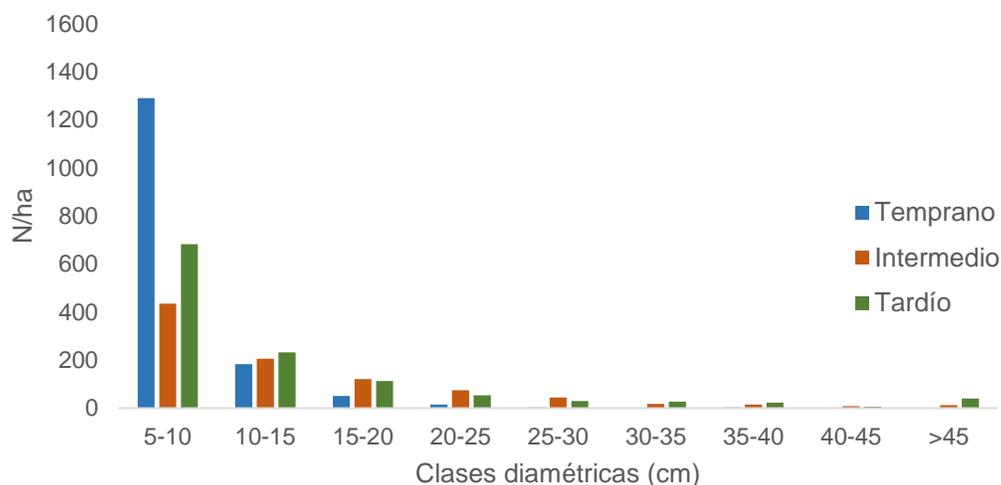


Figura 4. Distribución diamétrica (cm) del número de individuos (N/ha) promedio en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

En la figura 5 se presenta la diversidad promedio por clase diamétrica, en parcelas de 0,1 ha, donde se observa una tendencia similar a la distribución del número de individuos, ya que, al aumentar el diámetro, el número de especies disminuye en todos los estadios de sucesión del bosque. El estadio intermedio presenta un mayor número de especies en las primeras clases diamétricas, mientras que al avanzar en la distribución se observa como el estadio tardío empieza a superar al intermedio, sin embargo, la diferencia entre estos dos estadios es muy poca. Por otro lado, el estadio temprano es el que presenta un menor número de especies promedio en todas las clases diamétricas.

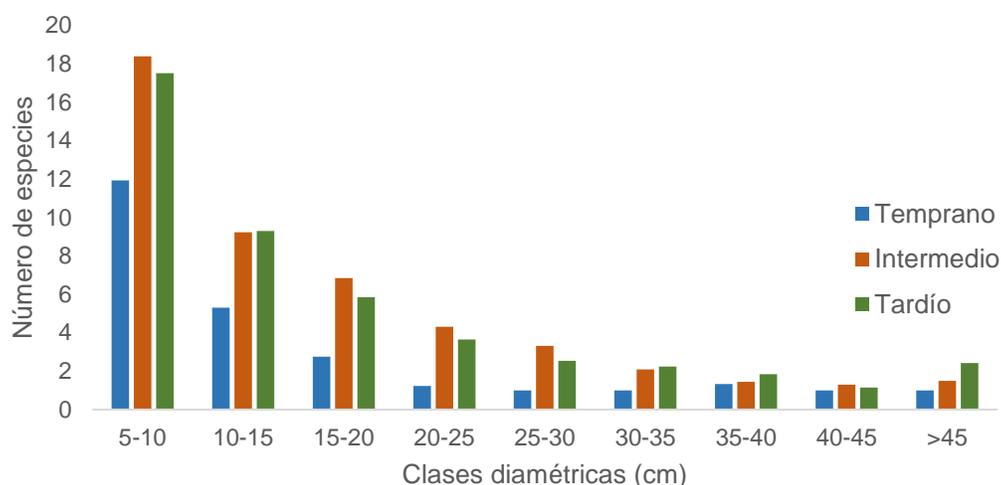


Figura 5. Distribución diamétrica (cm) del número de especies promedio en parcelas de 0,1 ha en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

El comportamiento de la distribución diamétrica del área basal es diferente para cada estadio del bosque. La mayor área basal para el estadio temprano se encuentra en la primera clase diamétrica (5-10 cm), y disminuye conforme el diámetro aumenta. Para los estadios intermedio y tardío, el comportamiento del área basal es distinto, sin embargo, en las primeras clases diamétricas este no presenta una gran variación hasta que los árboles alcanzan diámetros mayores a 45 cm, en esta clase diamétrica el área basal aumenta significativamente, en especial en el estadio tardío donde alcanza valores de más de 12 m<sup>2</sup>/ha (figura 6).

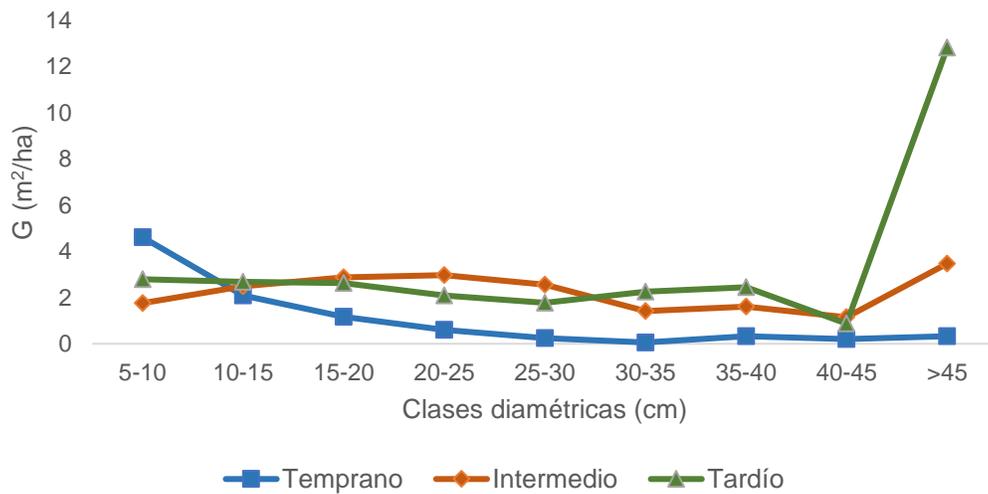


Figura 6. Distribución diamétrica (cm) del área basal ( $m^2/ha$ ) promedio en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

### Composición florística

En el cuadro 2 se muestran las familias que poseen una composición mayor al 5% de los individuos muestreados en cada estadio sucesional, con su respectivo porcentaje de composición y número de especies. Estos tres estadios sucesionales del bosque seco tropical presentaron la siguiente composición florística: el estadio temprano está compuesto por 21 familias y 46 especies, donde las familias Verbenaceae, Hippocrateaceae y Fabaceae son las que dominan con los mayores porcentajes de composición. El estadio intermedio, está compuesto por 35 familias y 94 especies, siendo únicamente dos familias las que poseen una composición mayor al 5% (Malvaceae y Fabaceae). Por último, el estadio tardío es el más complejo y diverso, presentando 38 familias y 125 especies, donde las familias que dominan este estadio en orden jerárquico son: son Malvaceae, Flacourtiaceae, Fabaceae, Salicaceae, Rubiaceae e Hippocrateaceae.

Cuadro 2. Familias con una composición mayor al 5% de los individuos muestreados y su respectivo número de especies en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Estadio	Familia	Composición (%)	Número de especies
Temprano	Verbenaceae	40,77	2
	Hippocrateaceae	20,94	1
	Fabaceae	20,32	13
	Otras familias (18)	17,98	30
Intermedio	Malvaceae	26,25	7
	Fabaceae	22,88	18
	Otras familias (33)	50,87	69
	Malvaceae	13,47	12
Tardío	Flacourtiaceae	12,82	2
	Fabaceae	11,05	17
	Salicaceae	6,61	5
	Rubiaceae	6,21	10
	Hippocrateaceae	5,89	1
	Otras familias (35)	43,95	78

El Índice de Valor de Importancia (IVI) calculado para los tres estadios de bosque seco indica que el estadio temprano posee casi el 250% de la suma del IVI sólo en las 10 especies que se muestran en el cuadro 3, esto indica que la abundancia, dominancia y frecuencia se concentran en unas pocas especies. Por otro lado, se observa cómo los estadios intermedio y tardío distribuyen su peso ecológico en una mayor cantidad de especies, ya que obtuvieron una suma del IVI menor al 150% en las 10 especies más representativas.

A partir del cálculo del IVI se puede observar como varía el predominio de algunas especies al avanzar en el estadio sucesional del bosque. Entre las 10 especies con mayor peso ecológico se encuentran cinco que son comunes en al menos dos de estos tres estadios: las especies *Rehdera trinervis* y *Semialarium mexicanum* son las únicas que se encuentren en los tres estadios del bosque, esta primera especie posee el mayor porcentaje de IVI en el estadio temprano (67,23%), mientras que en

los estadios intermedio y tardío estos valores disminuyen drásticamente a 12,26% y 8,94% respectivamente. Las especies *Gliricidia sepium* y *Byrsonima crassifolia* aparecen en los estadios temprano e intermedio, mientras que los estadios intermedio y tardío comparten la especie *Luehea speciosa*, la cual en ambos estadios es la que presenta el mayor valor del IVI, con 31,27% y 27,07% respectivamente (cuadro 3).

Cuadro 3. Especies con los porcentajes más altos del Índice de Valor de Importancia en el año 2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Temprano		Intermedio		Tardío	
Especie	IVI	Especie	IVI	Especie	IVI
<i>Rehdera trinervis</i>	67,23	<i>Luehea speciosa</i>	31,27	<i>Luehea speciosa</i>	27,07
<i>Semialarium mexicanum</i>	46,56	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	22,40	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	25,94
<i>Gliricidia sepium</i>	34,28	<i>Guazuma ulmifolia</i>	18,29	<i>Zuelania guidonia</i>	20,30
<i>Lippia oxyphyllaria</i>	31,01	<i>Luehea candida</i>	15,17	<i>Spondias mombin</i>	15,53
<i>Byrsonima crassifolia</i>	13,44	<i>Rehdera trinervis</i>	12,26	<i>Semialarium mexicanum</i>	11,35
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	13,07	<i>Ateleia herbert-smithii</i>	11,51	<i>Hymenaea courbaril</i>	11,06
<i>Genipa americana</i>	11,60	<i>Spondias mombin</i>	10,78	<i>Bursera simaruba</i>	9,80
<i>Cordia gerascanthus</i>	10,35	<i>Byrsonima crassifolia</i>	9,52	<i>Rehdera trinervis</i>	8,94
<i>Dalbergia retusa</i>	10,05	<i>Gliricidia sepium</i>	9,02	<i>Casearia sylvestris</i>	8,12
<i>Acacia collinssi</i>	6,93	<i>Semialarium mexicanum</i>	8,40	<i>Guettarda macrosperma</i>	7,28
Subtotal	244,50	Subtotal	148,63	Subtotal	145,39
Otras especies	55,50	Otras especies	151,37	Otras especies	154,61
Total	300,00	Total	300,00	Total	300,00

Utilizando el Coeficiente de Similitud de Jaccard (Cj) se determinó que la relación entre el estadio temprano e intermedio es de 0,26, lo que demuestra que las especies que se comparten en los estadios son pocas, e incluso menores al comparar el estadio temprano con el tardío, donde se obtuvo un Cj de 0,23. Por otro lado, los estadios intermedio y tardío son más similares entre sí, ya que se obtuvo un Cj de 0,37, implicando que estos estadios comparten casi el 40% de las especies.

El índice de diversidad de Shannon obtenido fue de 1,79, 2,72 y 2,58 para los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente, donde a partir de una prueba de Tukey con un 95% de confianza, se determinó que entre los estadios

intermedio y tardío no existe diferencia significativa, mientras que estos si son significativamente diferentes al estadio temprano.

Se realizó un análisis de conglomerados para las parcelas muestreadas, utilizando el Índice de Similitud de Jaccard a partir de la presencia de especies. Este resultado se muestra en la figura 7, donde se observa que todas las parcelas del estadio temprano se agrupan, lo que indica una gran similitud entre ellas, algunas de estas parcelas comparten sus especies en más del 80%. Por otro lado, 10 de las parcelas del estadio tardío (CR1L5, CR1L7, CR1L9, CR1L10, CR1L12, CR1L14, CR1L11, CR1L13, CR1L6 y CR1L8) muestran una similitud entre ellas, donde algunas comparten casi el 60% de sus especies.

Las parcelas del estadio intermedio presentan una menor similitud entre sí en comparación a los otros estadios, pero de igual forma, 11 de estas parcelas se agrupan (CR1I3, CR1I8, CR1I4, CR1I6, CR1I10, CR1I12, CR1I5, CR1I7, CR1I9, CR1I11 y CR1I13) de manera que algunas comparten más del 50% de sus especies. En este mismo grupo el análisis de conglomerados agrega dos parcelas del estadio tardío (CR1L2 y CR1L4). Por último, se crea un grupo aparte en el que se encuentran dos parcelas del estadio intermedio (CR1I1 y CR1I2) y dos del estadio tardío (CR1L1 y CR1I3), donde el máximo porcentaje de especies que comparten estas parcelas es menor al 35% (figura 7).

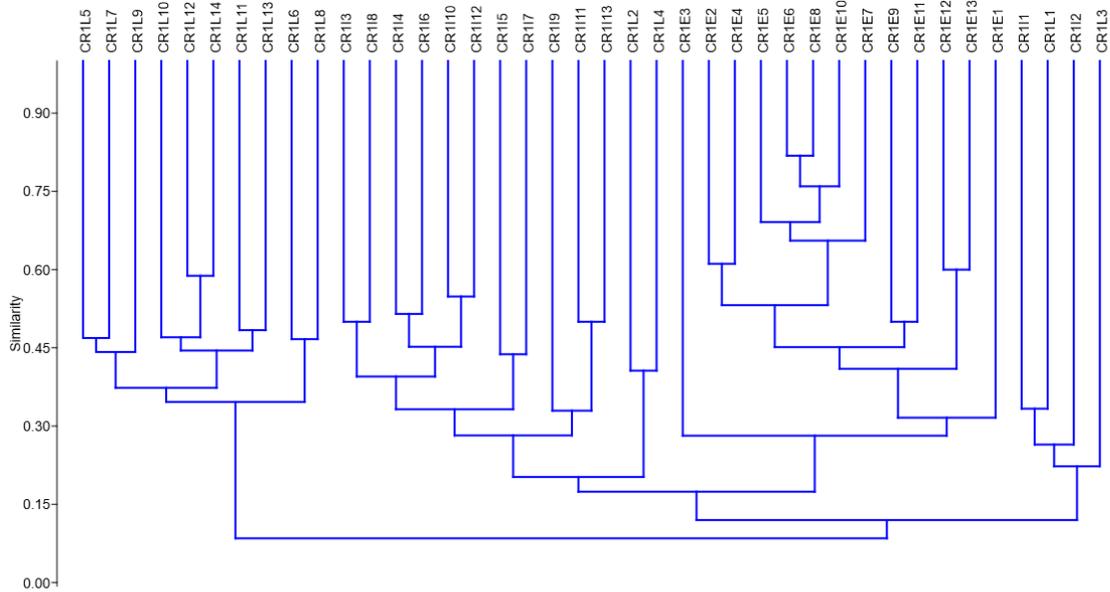


Figura 7. Análisis de conglomerados con el Índice de Similitud de Jaccard a partir de la presencia de especies en las parcelas muestreados durante el año 2017 en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. El código CR1E corresponde a las parcelas del estadio temprano, CR1I estadio intermedio y CR1L al estadio tardío.

### Mortalidad y reclutamiento

Se calculó el porcentaje promedio de mortalidad y reclutamiento para los tres estadios del bosque, durante el periodo 2014-2017. El estadio temprano tuvo un 7,63% de mortalidad, el estadio intermedio obtuvo el valor más alto con 7,88%, mientras que en el estadio tardío el porcentaje de mortalidad disminuye considerablemente con 3,63%. Por otro lado, el reclutamiento se mantuvo muy similar entre los estadios del bosque, con 2,86%, 3,10% y 2,82% para los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente (cuadro 4).

Cuadro 4. Porcentaje promedio de mortalidad y reclutamiento en el periodo 2014-2017 para tres estadios de sucesión en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Estadio	Mortalidad (%/año)	Reclutamiento (%/año)
Temprano	7,63	2,86
Intermedio	7,88	3,10
Tardío	3,63	2,82

## Discusión

### Estructura del bosque

Los resultados obtenidos a partir de la variable densidad son similares a los reportados por Kalacska *et al.* (2004), quién de igual forma realizó un estudio sobre la dinámica poblacional en el Parque Nacional Santa Rosa, donde los estadios temprano y tardío presentaron 1120 y 1070 individuos por hectárea respectivamente; en el estadio intermedio se reportó la mayor densidad (1300 individuos por hectárea), si bien es un dato comparable con el obtenido en el presente trabajo (935 individuos por hectárea), en este, el estadio intermedio fue el que obtuvo la menor densidad. Estas diferencias pueden explicarse a partir de la dinámica que existe en los bosques secundarios; Vélchez y Chazdon (2008) analizaron la dinámica de la regeneración en bosques secundarios tropicales y encontraron que, a través de los años, la densidad tendió a disminuir conforme aumentaba la edad de los sitios, mientras que en los sitios más jóvenes la densidad aumentaba.

De igual forma, do Espírito-Santo *et al.* (2014) reportan valores de densidad muy similares para los estadios intermedio y tardío en un bosque tropical seco en Brasil, mientras que la densidad reportada para el estadio temprano (863 individuos por hectárea) difiere en gran manera con el obtenido en este estudio (1552 individuos por hectárea). Por otro lado, Antunes-Santana, Cervantes-Proañó, Imaña-Encinas y Meira-Junior (2016) reportan una densidad de 1855 individuos por hectárea en un

bosque estacional semi deciduo de la Región Central de Brasil, valor que se puede comparar con el obtenido en el estadio temprano.

Según Kalacska *et al.* (2004), el estadio temprano se caracteriza por poseer muchos arbustos, árboles pequeños y presencia de suelos desnudos en áreas abiertas, esto puede explicar la diferencia que se obtuvo en la densidad de este estadio respecto a los demás, ya que la competencia por nutrimentos, luz y espacio es un factor determinante para el ingreso de nuevos miembros (Louman, Quirós y Nilsson, 2001). Siendo este estadio el más joven, la competencia de los individuos se da principalmente entre árboles pequeños, y al existir una buena disponibilidad de estos recursos, se permite un ingreso constante de nuevos individuos, lo que explica por qué en la clase diamétrica de 5-10 cm de la densidad, el estadio temprano supera por más del doble al intermedio, y casi, de igual manera, al tardío.

La distribución diamétrica del número de individuos por hectárea y de la diversidad presentan un claro comportamiento de “J invertida”, donde estas variables disminuyen conforme se incrementa el diámetro de los árboles. Este comportamiento en la densidad muestra que existe una predominancia de la regeneración natural (Bermúdez y Carrera, 1994). De esta manera, la renovación natural del vuelo se produce de forma continua, permitiendo que los árboles pequeños (clase diamétrica de 5-10 cm) con el tiempo lleguen a ocupar un lugar en las clases diamétricas mayores, renovando la población (Araujo e Iturre, 2006). Por otro lado, Condit *et al* (1996) menciona que las especies se acumulan en función del número de individuos, esto quiere decir que, a una mayor cantidad de individuos muestreados, se encontrará un mayor número de especies, esto se evidencia en la distribución diamétrica de la diversidad, ya que en las clases diamétricas donde se encuentra un mayor número de individuos, también se encuentra una mayor cantidad de especies.

La diversidad promedio obtenida en los diferentes estadios sucesionales es muy similar a la reportada por Kalacska *et al.* (2004), donde el estadio temprano presentó 15 especies en 0,1 hectáreas y los estadios intermedio y tardío 29. Esto se ve explicado por la hipótesis de perturbación, o en inglés “intermediate disturbance

hypothesis" (IDH), descrita por Connell (1978), donde se indica que inmediatamente después de una perturbación la diversidad de especies será baja, mientras que, con un mayor intervalo de tiempo desde la perturbación, la diversidad aumentará. Esto demuestra porqué el estadio temprano, siendo el que tiene menor tiempo de recuperación, es el que tiene una menor cantidad de especies.

Al determinar el área basal de los tres estadios de bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, se encontraron valores promedio en el rango de 9,64 y 30,37 m<sup>2</sup>/ha. Mendoza-C (1999) reporta valores de área basal para remanentes de bosque seco tropical en dos regiones de Colombia, estos bosques presentaron distintos grados de intervención y el menor valor reportado de área basal fue de 23,1 m<sup>2</sup>/ha, valor muy similar al obtenido en el estadio intermedio del presente estudio (20,32 m<sup>2</sup>/ha). Por otro lado, Carvajal-Vanegas *et al.* (2016) indican valores de área basal muy similares en bosques secos tropicales de México, Costa Rica y Brasil; los valores reportados para Costa Rica fueron de 7 m<sup>2</sup>/ha, 27 m<sup>2</sup>/ha y 28 m<sup>2</sup>/ha para los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente. De esta manera es posible observar como la estructura tiende a recuperarse en los estadios sucesionales del bosque.

Respecto a la distribución diamétrica del área basal en los estadios intermedio y tardío, Muñoz, Erazo y Armijos (2014) presentan resultados muy similares en un bosque seco de Ecuador, donde en las primeras clases diamétricas el área basal aumenta y disminuye, mientras que al alcanzar los diámetros más grandes esta variable aumenta considerablemente. Estos autores presentan un valor de 18,67 m<sup>2</sup>/ha en la última clase diamétrica (mayor a 50,1 cm de diámetro), resultado similar a los 12,83 m<sup>2</sup>/ha obtenidos en la última clase diamétrica (mayor a 45 cm de diámetro) en el estadio tardío del presente estudio. Este comportamiento obtenido se ve explicado por Louman, Quirós y Nilsson (2001), quienes indican que los bosques no intervenidos generalmente muestran una acumulación de área basal en las últimas clases diamétricas, esto nos da una idea del grado de recuperación que existe actualmente en los estadios intermedio y tardío. Por otro lado, el comportamiento de la distribución diamétrica del área basal en el estadio temprano

se puede explicar a partir de la densidad; en las primeras clases diamétricas hay una gran cantidad de individuos, lo que resulta en mayores valores de área basal, mientras que, al aumentar el diámetro, la cantidad de árboles disminuye considerablemente, los individuos con diámetros grandes son muy pocos y debido a esto el área basal también disminuye.

### **Composición florística**

Según indica Gentry (1995), los bosques secos continentales son dominados por dos familias: Fabaceae y Bignonaceae. Esto se observa en los resultados obtenidos, donde la familia Fabaceae posee un porcentaje de composición importante en los tres estadios de sucesión (alcanzando un 22,88% en el estadio intermedio), además, de las familias con una composición mayor al 5% de los individuos muestreados, esta familia es la que presenta mayor cantidad de especies en los tres estadios sucesionales. Por otro lado, si bien la familia Bignonaceae no presentó una composición mayor al 5%, esta estuvo presente en los tres estadios de sucesión, alcanzando un porcentaje de más del 4% en los estadios intermedio y tardío. De igual forma, Gillespie, Grijalva y Farris (2000) también reportaron la familia Fabaceae como la más dominante en bosques secos de Centro América.

Kalacska *et al.* (2004) reportó las familias con una composición mayor al 5% en los estadios temprano, intermedio y tardío en el Parque Nacional Santa Rosa, presentando ciertas similitudes, con el presente estudio, ya que la familia Fabaceae se encuentra en los tres estadios sucesionales con un porcentaje de composición importante y siempre con la mayor cantidad de especies; además, para el estadio temprano la familia con el mayor porcentaje de composición es la misma (Verbenaceae), sin embargo el porcentaje reportado para esta familia es casi la mitad del obtenido en este estudio; por otro lado, en los estadios intermedio y tardío se presentan ciertas diferencias: este autor reporta seis familias con una composición mayor al 5% en el estadio intermedio, mientras que en este estudio sólo dos familias superan este porcentaje; para el estadio tardío, de las seis especies que indica el autor, sólo dos coinciden con el presente trabajo, las demás familias si se encuentran en el estadio pero con un porcentaje menor al 5%.

Es de esperar que las especies presentes en un bosque seco tropical sean diferentes entre regiones, sin embargo, la dinámica que existe en este tipo de ecosistema puede presentar patrones muy similares. Los resultados del Índice de Valor de Importancia obtenidos son parecidos a los reportados por Calvo-Rodríguez (2012) en un bosque seco tropical en Brasil, donde encontró que las 10 especies con mayor peso ecológico presentaron un 242,77%, 178,78% y 205,66% de la suma del IVI para los estadios temprano, intermedio y tardío respectivamente. De esta manera se puede observar como existe una marcada diferencia respecto a diversidad en el estadio temprano (en comparación con los estadios intermedio y tardío) ya que casi el 250% del peso ecológico recae sólo en 10 especies presentes en este estadio sucesional.

Respecto a las especies con mayor peso ecológico, Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado (2013) reportaron las tres especies con mayor IVI para cada estadio sucesional en el Parque Nacional Santa Rosa; para el estadio temprano fueron *Rehdera trinervis*, *Cochlospermum vitifolium* y *Byrsonima crassifolia*, mientras que para el estadio intermedio estas tres especies correspondieron a *Rehdera trinervis*, *Semialarium mexicanum* y *Gliricidia sepium*; estos resultados son similares a los obtenidos en este estudio ya que estas especies reportadas estuvieron presentes entre las 10 especies con mayor peso ecológico en los estadios temprano e intermedio.

El Coeficiente de Similitud de Jaccard (Cj) permitió determinar qué tan parecidos son los estadios de sucesión entre sí, a partir de las especies presentes. Jiménez (2010) obtuvo resultados similares para los estadios temprano y tardío en el Parque Nacional Santa Rosa, ya que estos presentaron una similitud menor al 10% de las especies; además el Cj indicado para los estadios intermedio y tardío fue de 0,28, muy similar al obtenido en este trabajo en los mismos estadios sucesionales (0,37). Calvo-Rodríguez, Calvo-Alvarado, do Espírito-Santo y Nunes (2017) reportan un comportamiento parecido en un bosque seco de Brasil, donde la menor similitud se encontró entre los estadios temprano y tardío (0,12), mientras que los estadios más similares entre sí fueron el intermedio y tardío con 0,45. Este comportamiento

pueden deberse al grado de recuperación que tiene el bosque actualmente, los estadios intermedio y tardío son los que tienen mayor edad, por lo que existe cierta similitud de especies entre ellos. Por otro lado, la poca similitud del estadio temprano con los demás, puede deberse a que su proceso de recuperación es más lento, debido a que el establecimiento de especies secundarias se ve retardado por los fuertes vientos y la alta insolación, además, durante la estación lluviosa este estadio se mantiene anegado por varias semanas (Arroyo-Mora, Sánchez-Azofeifa, Rivard, Calvo y Janzen, 2005, Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2013).

El Índice de diversidad de Shannon permite determinar la diversidad de especies basándose en su presencia y proporción en un determinado ecosistema (del Río, Montes, Cañellas y Montero, 2003). Calvo-Rodríguez (2012) reporta valores del Índice de Shannon en un bosque seco de Brasil; estos valores son menores a los obtenidos en el presente estudio, sin embargo, se debe resaltar que en ambos casos se obtuvo una diversidad mayor en el estadio intermedio y la menor diversidad se presentó en el estadio temprano.

Kalacska *et al.* (2004), obtuvo resultados muy similares utilizando el Índice de Shannon en un bosque seco en el Parque Nacional Santa Rosa; los estadios temprano, intermedio y tardío obtuvieron valores de 1,77, 2,88 y 2,75 respectivamente, donde de igual manera que en el presente trabajo, no se obtuvieron diferencias significativas entre los estadios intermedio y tardío.

Este comportamiento de la diversidad en los diferentes estadios del bosque seco se puede explicar a partir del “modelo de dominación controlada”, conocido en inglés como “dominance-controlled communities”; este modelo indica que las sucesiones tempranas poseen una diversidad baja debido a que son colonizadas por un grupo limitado de especies pioneras, pero mientras la sucesión avanza, otras especies comienzan a invadir la zona, por esta razón las fases intermedias de regeneración poseen una alta diversidad; por otro lado, cuando el bosque empieza a madurar, aparecen especies tardías que tienden a expulsar especies de sucesión causando una disminución de las especies (Yodzis 1986, Begon *et al.* 2006, Madeira *et al.* 2009).

El resultado del análisis de conglomerados obtenido es similar a un estudio realizado en Brasil por Calvo-Rodríguez *et al.* (2017), donde utilizaron los coeficientes de similitud de Jaccard, separando de una manera muy clara las parcelas de cada estadio sucesional, sin embargo, las parcelas del estadio intermedio y tardío formaron un grupo, contrario a como se observa en la figura 7, donde las parcelas temprano e intermedio se agruparon antes, dejando por separado a las parcelas del estadio tardío. Al analizar de manera general la similitud a partir del Cj se obtuvo que los estadios intermedio y tardío son más similares entre sí. Sin embargo, en el análisis de conglomerados se genera una matriz de las parcelas, comparando “todas contra todas”, esto permitió realizar un análisis más detallado donde se obtuvo que entre el estadio temprano e intermedio se encuentran más parcelas con altas similitudes entre sí, en comparación a las parcelas de los estadios intermedio y tardío.

Esta similitud entre el estadio temprano e intermedio que se obtuvo en el análisis de conglomerados es más exacta, y se ve explicada por el tipo de especies que se encuentran en ambos estadios. Louman, Quirós y Nilsson (2001) mencionan que el gremio de las heliófitas se caracteriza por ser intolerantes a la sombra, tienen un crecimiento rápido y una vida corta; son especies aptas para la colonización de espacios abiertos. En los estadios temprano e intermedio del bosque seco, se presentan las características adecuadas para el desarrollo de este tipo de especies, esto explica la similitud que se obtuvo en estos estadios a partir del análisis de conglomerados. Por otro lado, la similitud entre el estadio intermedio y tardío a partir del Cj, se da porque en el estadio intermedio muchas especies del gremio de las heliófitas terminan su ciclo de vida (Kennar, 2002, van Mantgem *et al.* 2009), dando paso a especies esciófitas, que se desarrollan en las sucesiones tardías del bosque. Estas especies son tolerantes a la sombra, generalmente su crecimiento es más lento que las heliófitas y poseen una vida más larga (Louman, Quirós y Nilsson, 2001).

## **Mortalidad y reclutamiento**

Los resultados de mortalidad y reclutamiento obtenidos mostraron que en los tres estadios sucesionales la mortalidad fue mayor al reclutamiento. Carvajal-Vanegas y Calvo Alvarado (2013) reportaron para el Parque Nacional Santa Rosa valores muy distintos, donde el reclutamiento fue mayor que la mortalidad en los tres estadios.

Sabogal y Valerio (1998) realizaron un estudio de mortalidad y reclutamiento en dos tipos de bosques secos en Nicaragua (bosque deciduo y bosque de galería); en ambos tipos de bosque obtuvieron resultados similares a los obtenidos en el estadio tardío del presente estudio, ya que la diferencia entre mortalidad y reclutamiento es poca.

La competencia por recursos es un factor que está muy relacionado con la mortalidad (Franklin, Shugart y Harmon, 1987, Bigler y Bugmann, 2003) esto puede explicar el alto porcentaje de mortalidad en el estadio intermedio, ya que están presentes tanto especies pioneras como especies tardías. Lawson, Inouye, Huntly y Carson (1999) analizaron mortalidad y reclutamiento en una cronosecuencia, y encontraron que la mortalidad disminuye en los estadios maduros del bosque; esto puede explicar porque en el estadio tardío la mortalidad, en comparación con los estadios temprano e intermedio, disminuyó considerablemente. Sin embargo, la principal razón de estos resultados podría ser explicada por una fuerte disminución en la precipitación. Desde inicios del año 2015 y hasta marzo del 2016 se desarrolló el fenómeno del Niño, ocasionando efectos no sólo regionales, sino también a nivel mundial; esto provocó que durante el año 2015, en el Pacífico Norte, donde se encuentra el Parque Nacional Santa Rosa, se diera un déficit de lluvia de un 44% (Alvarado, 2015). Al calcular la mortalidad por año; durante el periodo 2014-2015, la mortalidad fue baja, presentando un comportamiento normal, mientras que después del fenómeno del niño (periodos 2015-2016 y 2016-2017), la mortalidad presentó un aumento considerable en los tres estadios sucesionales del bosque.

## Conclusiones

La estructura del bosque es más compleja conforme avanza el estadio sucesional. Variables como la densidad, área basal y diversidad presentan un cambio importante después del estadio temprano.

Las distribuciones diamétricas demuestran una marcada diferencia entre los estadios sucesionales del bosque seco. Esto debido a que en el estadio tardío se encuentran árboles de diámetros grandes (mayores a 45 cm), mientras que en el estadio más joven estos son casi nulos.

La composición florística indica que el estadio tardío presenta una recuperación importante de las especies, ya que posee la mayor cantidad de familias con una composición mayor al 5%. Además, el IVI muestra que las variables abundancia, dominancia y frecuencia están distribuidas en una mayor cantidad de especies.

La similitud que existe entre los estadios sucesionales del bosque seco en el Parque Nacional Santa Rosa es mayor entre el estadio intermedio y tardío. Estos comparten casi el 40% de las especies presentes.

Las parcelas del estadio temprano son las que presentan una mayor similitud entre sí, donde algunas de estas comparten más del 80% de las especies presentes.

El estadio intermedio presentó el mayor porcentaje promedio de mortalidad. Esto puede darse debido a la competencia entre especies pioneras y tardías. Además de que algunas especies pioneras finalizan su ciclo de vida.

Los porcentajes promedio de mortalidad y reclutamiento en el estadio tardío fueron los menores, esto debido a que en las sucesiones avanzadas el comportamiento de estas variables tiende a equilibrarse.

## **Recomendaciones**

Realizar mediciones de altura en las parcelas con el fin de analizar también la estructura vertical del bosque seco.

La identificación taxonómica de las especies debe ser realizada por un mismo profesional con un conocimiento adecuado de la zona. De igual manera las mediciones anuales de las parcelas, reduciendo así el sesgo en las mediciones correspondientes.

Continuar con las mediciones anuales de las parcelas para poder calcular las tasas de mortalidad y reclutamiento en un futuro. Y de esta manera obtener resultados de la dinámica del bosque y posibles eventos que este pueda sufrir.

Realizar más estudios en bosque seco tropical, para aumentar el conocimiento de este tipo de bosque.

## Referencias

- Alvarado, L. F. (2015). *Boletín del ENOS N° 86. Fase actual: Niño*. Recuperado de <https://www.imn.ac.cr/43>.
- Álvarez, M., L. D. Avila-Cabadilla, R. Berbara, J. C. Calvo-Alvarado, P. Cuevas-Reyes, M. M. do Espirito Santo, Á. Fernández, G. Wilson Fernandes, R. Herrera, M. Kalácska, D. Lawrence, F. Monge Romero, J. M. Nassar, M. Quesada, R. Quesada, B. Rivard, V. Sanz D'Angelo and K. Stoner. 2008. *Manual of Methods: Human, Ecological and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests*. Editors: J. M. Nassar, J. P. Rodríguez, A. Sánchez-Azofeifa, T. Garvin and M. Quesada. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela. 127 p.
- Antunes-Santana, O., Cervantes-Proañó, R., Imaña-Encinas, J y Meira-Junior. M. (2016). Abundancia, peso específico y diversidad funcional de un fragmento del bosque estacional semi deciduo de la Región Central del Brasil. *Revista forestal mesoamericana Kurú*, 14(34), 37-44. doi: 10.18845/rfmk.v14i34.3000
- Araujo, P. A., e Iturre, M. C. (2006). *Ordenación de bosques irregulares*. Recuperado de <http://fcf.unse.edu.ar/publicaciones.html>
- Arroyo-Mora, J. P., Sánchez-Azofeifa, G. A., Rivard, B., Calvo J. C., Janzen, D. H. (2005). Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106(1), 27-39. doi: 10.1016 / j.agee.2004.07.002
- Begon M., Harper, J., Townsend, C. (2006). *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- Bermúdez, A y Carrera, F. (1994). *Inventarios Forestales en bosques secos*. Turrialba, Costa Rica. CATIE.

- Bigler, C., y Bugmann, H. (2003). Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 210-219. doi: 10.1139/X02-180
- Calvo-Alvarado, J. C., Sánchez-Azofeifa, A., y Kalacska, M. (2008). Deforestation and Restoration of Tropical Dry Forest: The case of Chorotega Region-Costa Rica. En: H. Tiessen y J. Stewart (Eds.) *Applying Ecological Knowledge to Landuse Decisions*. (SCOPE) Scientific Committee on Problems of the Environment IAI, the Inter-American Institute for Global Change Research, and IICA, the Inter-American Institute for Cooperation on Agriculture. pp 123-133
- Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sánchez-Azofeifa, A., y Garvin, T. (2009). Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management*, 258, 931-940. doi: 10.1016/j.foreco.2008.10.035
- Calvo-Alvarado, J., Sánchez-Azofeifa, A. y Portillo-Quintero, C. (2013). Neotropical Seasonally Dry Forests. In: *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Ed. S. Levin. Academic Press. p 488-500.
- Calvo-Rodríguez, S. (2012). *Crecimiento diamétrico del bosque seco tropical en tres estadios sucesionales en el Parque Estadual da Mata Seca, estado de Minas Gerais, Brasil*. (tesis de licenciatura). Tecnológico de Costa Rica, Cartago.
- Calvo-Rodríguez, S., Calvo-Alvarado, J., do Espírito-Santo, M., y Nunes, Y. (2017). Changes in forest structure and composition in a successional tropical dry forest of Brazil. *Revista forestal mesoamericana Kurú*, 14(35), 12-23. doi: 10.18845/rfmk.v14i35.3149
- Carvajal-Vanegas, D y Calvo-Alvarado, J. (2013). Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa,

Costa Rica. *Revista forestal mesoamericana Kurú*, 10(25), 1. doi: <http://dx.doi.org/10.18845/rfmk.v10i25.1371>

Carvajal-Vanegas, D y Calvo-Alvarado, J. (2014). Tree Diameter Growth of Three Successional Stages of Tropical Dry Forests, Santa Rosa National Park, Costa Rica. En G. W. Fernandes., J. S. Powers., M. Quesada & A. Sánchez-Azofeifa (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas. Ecology, Conservation, and Management* (p. 353-360).

Carvajal-Vanegas, D., Calvo-Alvarado, J., Calvo-Rodríguez, S., Calvo-Obando, A., Jiménez-Rodríguez, C., Quesada, M y do Espírito-Santo, M. (2016). Population dynamic of trees in a chronosequence of tropical dry forest in Mexico, Costa Rica and Brazil. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/308205718\\_Population\\_dynamic\\_of\\_trees\\_in\\_a\\_chronosequence\\_of\\_tropical\\_dry\\_forest\\_in\\_Mexico\\_Costa\\_Rica\\_and\\_Brazil?enrichId=rgreq-beb8c5b49e717e0043c4ff0e76d2e952-XXX&enrichSource=Y292ZXJQYWdIOzMwODIwNTcxODtBUzo0MDc0OTY4MzQ0Njk4OTBAMTQ3NDE2NjlyNDk4NA%3D%3D&el=1\\_x\\_2&\\_esc=publicationCoverPdf](https://www.researchgate.net/publication/308205718_Population_dynamic_of_trees_in_a_chronosequence_of_tropical_dry_forest_in_Mexico_Costa_Rica_and_Brazil?enrichId=rgreq-beb8c5b49e717e0043c4ff0e76d2e952-XXX&enrichSource=Y292ZXJQYWdIOzMwODIwNTcxODtBUzo0MDc0OTY4MzQ0Njk4OTBAMTQ3NDE2NjlyNDk4NA%3D%3D&el=1_x_2&_esc=publicationCoverPdf)

Condit, R., Ashton, P.S., Manokaran, N, LaFrankie, JV, Hubbell, S.P., Foster, R.B. (1999). Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 354:1739-1748.

Condit, R., Hubbell, S., LaFrankie, J., R. Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, B., y Ashton, P. (1996). Species-Area and Species-Individual Relationships for Tropical Trees: A Comparison of Three 50-ha Plots. *Journal of Ecology* 84(4), 549-562.

Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.

- Curtis, J. T., y McIntosh, R. P. (1951). An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology*, 32(3), 476-496.
- del Río, M., Montes, F., Cañellas, I y Montero, G. (2003). Revisión: Índices de diversidad estructural en masas forestales. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 12(1), 160-165.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2008). InfoStat, versión 2016, Grupo InfoStat. Recuperado de <http://www.infostat.com.ar/>
- do Espírito-Santo, M. M., dos Santos, R. M., Ferreira-Nunes, Y. R., Librelon, D., Magalhães-Veloso, M., Rebleth, S., & Rodríguez. (2014). Floristic, Structural, and Functional Group Variations in Tree Assemblages in a Brazilian Tropical Dry Forest: Effects of Successional Stage and Soil Properties. En G. W. Fernandes., J. S. Powers., M. Quesada & A. Sánchez-Azofeifa (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas. Ecology, Conservation, and Management* (p. 327-335).
- Franklin, J. F., Shugart, H. H., y Harmon, M. E. (1987). Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*, 37(8), 550-555.
- Garvin, T., McLennan, B., Calvo-Alvarado, J. y Sánchez-Azofeifa, A. (2015). Growing together: Transnational policy networks and environmental policy change in Costa Rica. *International Journal of Society Systems Science* 7(1), 1-22.
- Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. En S. H. Bullock., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. (p. 146-167).
- Gillespie T. W., Grijalva A. & Farris C. N. (2000) Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology*, 147, 37-47.

- Gutiérrez, M y Rojas-Jiménez, K. (2011). Relaciones hídricas en árboles del bosque tropical seco: el caso de *Enterolobium cyclocarpum*. *Revista forestal mesoamericana Kurú*, 8(20), 2.
- Hammer, O; Harper, DAT; Ryan, PD. 2001. PAST (Paleontological Statistics). (Programa de cómputo en línea). 20 oct. 2010. Disponible en. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Hilje, B., Calvo-Alvarado, J., Jiménez-Rodríguez, C., y Sánchez-Azofeifa, A. (2015). Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica. *Tropical Conservation Science* 8(1), 76-94.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life zone ecology*. San José, Costa Rica, Tropical Science Center. p. 40-43.
- Hoshino, D., Nishimura, D., Yamamoto, S. 2002. Dynamics of major conifer and deciduous broad-leaved tree species in an old growth *Chamaecypansobtusa* forest, central Japan. *Forest Ecology & Management*, 159:133-144.
- Jiménez, C. (2010). *Intercepción de lluvia en tres estadios sucesionales del Bosque Seco Tropical, Parque*. (tesis de licenciatura). Tecnológico de Costa Rica, Cartago.
- Kennard, D. K., Gholz, H. L. (2001). Effects of high-and lowintensity fires on soil properties and plant growth in a Bolivian dry forest. *Plant & Soil* 234:119-129.
- Kramer, E. A. (1997). Measuring landscape changes in remnant tropical dry forest. En W.F. Lawrence y R.G. Bierregaard (Eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (p. 386-399).
- Louman, B., Quirós, D y Nilsson, M. (2001). *Silvicultura de bosques latifoliados tropicales con énfasis en América Central*. Turrialba, Costa Rica. CATIE. p. 60-65.

- Madeira, B., Espírito-Santo, M., D'Ángelo, S., Nunes, Y., Sánchez-Azofeifa, A., Fernandes, W., y Quesada, M. (2009). Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291–304. doi: 10.1007/s11258-009-95809
- Magurran, A., y McGill, B. (2011). *Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment*. United States, New York: Oxford University Press Inc. p. 77.
- Marín, G.S., Nygard, R, Rivas, B.G., Oden, P.C. (2005). Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology & Management* 208:63-75. doi:10.1016/j.foreco.2004.10.072
- Mendoza-C, H. (1999). Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia*, 21(1), 71-78.
- Miles, L., Newton, A., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., y Gordon, J. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33(3), 491-502. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x
- Molina, M.A. (2002). Inducción del proceso de restauración del bosque seco tropical en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), Costa Rica. En A. Chaverri., R. Quesada., E. Chaves., W. Fonseca., y E. Sanabria (Eds.), *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica*. (p. 41-47). Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR.
- Muñoz, J., Erazo, S y Armijos, D. (2014). Composición florística y estructura del bosque seco de la quinta experimental “El Chilco” en el suroccidente del Ecuador. *Cedamaz*, 4(1), 53-57.
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., y do Espirito Santo, M. (2015). The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons

- learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change* 15(6), 1039-1049.
- Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espiritu-Santo, M., Fagundes, M., Fernandes, G., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, P., Powers, J., Neves, F., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sanchez-Montoya, G. (2009). Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258: 1014-1024.
- Quesada, R. (2007). *Los Bosques de Costa Rica*. Recuperado de <http://www.cientec.or.cr/exploraciones/ponencias2007/RupertoQuesada.pdf>
- Sabogal, C., Valerio, L. (1998). Forest composition, structure and regeneration in a dry forest of the Nicaraguan Pacific coast. En F. Dallmeier., J.A. Comiskey (Eds.). *Forest biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: Research and monitoring*. (p.187-212).
- Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., do Espírito Santo, M. M., Fernandes, G. W., Powers, J. S., Quesada, M., & (2014). The Tropical Dry Endeavor. En G. W. Fernandes., J. S. Powers., M. Quesada & A. Sánchez-Azofeifa (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas. Ecology, Conservation, and Management* (p. 6).
- Sánchez-Azofeifa, A., Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J., Nassar, J., y Rodríguez, J. (2005). Need for Integrated Research for a Sustainable Future in Tropical Dry Forests. *Conservation Biology* 19(2),1–2.
- Sánchez-Azofeifa, A., Quesada, M., Rodríguez, P., Nassar, J., Stoner, K., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E., Calvo-Alvarado, J., Kalacska, M., Fajardo, L., Gamon, J., y Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *BIOTROPICA* 37(4), 477–485.

- Van Mantgem, P. J., Stephenson, N. L., Byrne, J. C., Daniels, L. D., Franklin, J. F., Fulé, P. Z., Harmon, M. E., Larson, A. J., Smith, J. M., Taylor, A. H., Veblen, T. T. (2009). Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science* 323:521-524.
- Vílchez-Alvarado, B; Chazdon; R, Milla, V. 2008. Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica: Su valor para la conservación o uso comercial. *Recursos Naturales y Ambiente*. 55:118-128.
- Yodzis, P. (1986). Competition, mortality and community structure. En: J. Diamond T. Case (Eds.), *Community ecology* (p. 480–491).