

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

ESTUDIO DEL CRECIMIENTO DIAMÉTRICO Y ESTADO DE
UN BOSQUE TROPICAL INTERVENIDO EN YUCATÁN DE
PITAL DE SAN CARLOS, COSTA RICA

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

LEONARDO ÁLVAREZ ALCÁZAR

CARTAGO, COSTA RICA, 2018



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

ESTUDIO DEL CRECIMIENTO DIAMÉTRICO Y ESTADO DE
UN BOSQUE TROPICAL INTERVENIDO EN YUCATÁN DE
PITAL, SAN CARLOS, COSTA RICA

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

LEONARDO ÁLVAREZ ALCÁZAR

CARTAGO, COSTA RICA, 2018

ESTUDIO DEL CRECIMIENTO DIAMÉTRICO Y ESTADO DE UN BOSQUE TROPICAL INTERVENIDO EN YUCATÁN DE PITAL, SAN CARLOS, COSTA RICA

Leonardo Álvarez-Alcázar *

RESUMEN

El estudio del crecimiento y diversidad de los bosques tropicales intervenidos es de suma importancia para el manejo silvicultural. Sin embargo, en Costa Rica hay poco conocimiento sobre estos temas a largo plazo y que tomen en cuenta al menos un ciclo de corta. Por esta razón el presente trabajo de investigación tiene como objetivo estudiar el crecimiento y estado de un bosque tropical intervenido en la Zona Norte de Costa Rica. Se trabajó con parcelas permanentes con mediciones desde 1994 a 2018, se determinaron tasas de crecimiento diamétrico, tasas de mortalidad y reclutamiento, índices de alfa y beta diversidad y se generaron modelos de predicción de ICA con base al diámetro. Se encontró que las tasas de reclutamiento se mantuvieron estadísticamente iguales para el periodo de análisis, para las tasas de mortalidad si se encontraron diferencias significativas. Las tasas de crecimiento tuvieron valores significativamente mayores para periodos cercanos al aprovechamiento; las tasas de crecimiento para gremios ecológicos fueron significativamente diferentes entre sí excepto para las heliófitas efímeras. Los modelos de mejor ajuste fueron el cuadrático y de Gompertz; en la mayoría de los casos la tasa máxima de crecimiento se encontró entre los 500 a 700 mm de diámetro. Los índices de alfa diversidad se mantuvieron estadísticamente iguales durante el periodo, pero los de beta diversidad reflejaron que las especies y su abundancia cambiaron significativamente con el tiempo. El índice de importancia ecológica reflejó cambios en la importancia de varias especies.

Palabras clave: modelos de crecimiento diamétrico, diversidad florística, manejo forestal.

ABSTRACT

The study of intervened-tropical forests growth and diversity is very important for silvicultural management. Nevertheless, in Costa Rica there is little information about these topics for long term periods that consider at least one logging cycle. The main objective of this investigation was to study growth and diversity of an intervened tropical forest from Zona Norte, Costa Rica. Permanent plots were used to determine diametric tree growth for individuals bigger than 10 cm; with this information 10 models were developed. Mortality and recruitment rates and alfa and beta diversity indexes were also estimated. It was found that recruitment rate was the same for the analysis period, on the other hand, mortality rates were different; growth rate was significantly greater for periods near the logging; growth rate was statistically different between ecological groups except for ephemeral-heliophilous species. Gompertz and quadratic models had the best adjustment in most cases; the maximum growth rate was found at 500 to 700 mm diameter in most models. Alfa diversity was statistically the same for the analysis period, nevertheless, beta diversity showed that the forest has changed in terms of its species and their abundance. With IVI analysis was determined that some species changed their ecologic importance after logging.

Keywords: diameter growth models, floristic diversity, forest management.



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución No Comercial Sin Derivadas 4.0 Internacional.

*Álvarez-Alcázar, L. (2018). *Estudio del crecimiento diamétrico y estado de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica*. (Tesis de Licenciatura). Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

Trabajo final de graduación defendido públicamente ante el Tribunal Evaluador, integrado por M.Sc. Cynthia Salas Garita, Ph.D. Ruperto Quesada Monge y Lic. Marvin Castillo Ugalde como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal, del Instituto Tecnológico de Costa Rica.



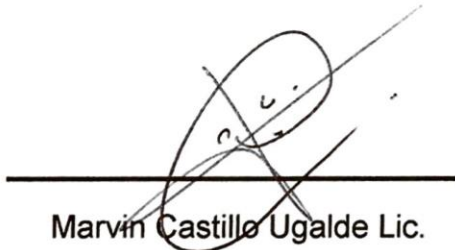
Cynthia Salas Garita M.Sc.

Directora de tesis



Ruperto Quesada Monge Ph.D

Lector



Marvin Castillo Ugalde Lic.

Lector



Dorian Carvajal Venegas M.Sc.

Coordinador de trabajos finales
de graduación



Leonardo Álvarez Alcázar

Estudiante

DEDICATORIA

A mi familia

Que me ha dado todas las herramientas y el apoyo para llegar hasta acá.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a Álvaro Vargas por permitirme la estadía en su propiedad, a don Victor y doña Rossy por su hospitalidad y excelente atención durante el trabajo de campo. A Carlos Loría por permitirme realizar el presente trabajo de investigación en sus bosques.

A Nelson Zamora y Alexander Rodríguez por su excelente ayuda en la identificación de especímenes.

A Luis Acosta, Ruperto Quesada y Marvin Castillo por sus valiosos aportes a este trabajo.

A Cynthia Salas por su gran apoyo, paciencia y guía durante todo este proceso.

A mis amigos Cinthia Ramírez, Josué Pacheco, Monserrath Aguilar, Geovanny Alfaro y Ezequiel Fallas por su constante ayuda.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN	iii
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTOS	v
ÍNDICE DE CUADROS	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
ÍNDICE DE ANEXOS	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS	3
2.1. Objetivo general.....	3
2.2. Objetivos específicos	3
3. REVISIÓN DE LITERATURA	4
3.1. El bosque tropical	4
3.1.1. Dinámica del bosque tropical.....	5
3.1.2. Bosque tropical de Costa Rica	6
3.1.3. Manejo del Bosque tropical en Costa Rica	7
3.1.4. Manejo de bosques en la Zona Norte de Costa Rica.	9
3.2. Índices de diversidad	10
3.2.1. Índices de alfa diversidad	11
3.2.2. Índices de beta diversidad	14
3.3. Crecimiento del bosque tropical.....	14

3.3.1. Mortalidad y reclutamiento.....	15
3.3.2. Parcelas permanentes de muestreo	17
3.3.3. Modelos de crecimiento diamétrico	17
4. PLANTEAMIENTO DE LA HIPÓTESIS.....	20
4.1. Crecimiento del bosque	20
4.2. Estado del bosque	20
5. METODOLOGÍA.....	21
5.1. Lugar de estudio	21
5.2. Parcelas permanentes	22
5.2.1. Restablecimiento	22
5.2.2. Variables de medición	22
5.3. Cálculo de variables.....	24
5.3.1. Índices de diversidad	24
5.3.2. Crecimiento	26
5.4. Análisis de datos.....	27
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	30
6.1 Mortalidad y reclutamiento.....	30
6.2 Tasas de Crecimiento	35
6.2.1 Área basal	35
6.2.2 Crecimiento diamétrico	36
6.3 Modelos de crecimiento	41
6.3.1 Grupo Heliófitas.....	41
6.3.2 Grupo especies esciófitas.....	44
6.3.3 Grupo <i>Vochysia</i> spp. Aubl.	49

6.3.4 <i>Carapa guianensis</i> Aubl.....	51
6.3.5 <i>Hernandia didymantha</i> Donn. Sm.....	53
6.3.6 <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith.....	55
6.3.7 <i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze.....	57
6.3.7 Myristicaceae R. Br.....	57
6.4 Índices de diversidad e importancia ecológica.....	59
7. CONCLUSIONES.....	63
8. RECOMENDACIONES.....	64
9. REFERENCIAS.....	65
10. ANEXOS.....	76

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Tasas de mortalidad, reclutamiento y recambio para tres diferentes periodos de análisis en un bosque tropical intervenido, en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	30
Cuadro 2. Área basal y su incremento corriente anual en tres diferentes periodos de análisis para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	36
Cuadro 3. Incremento corriente anual (ICA) en tres diferentes periodos de análisis para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	37
Cuadro 4. Incremento corriente anual (ICA) según el gremio ecológico para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	38
Cuadro 5. Tasas de crecimiento diamétrico promedio (mm/año) para las especies comerciales de un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	39
Cuadro 6. Criterios de decisión para el modelo de las especies Heliófitas durables para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	42
Cuadro 7. Criterios de decisión para el modelo de esciófitas de porte grande para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	44
Cuadro 8. Criterios de decisión del modelo de esciófitas de porte mediano para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	46
Cuadro 9. Criterios de decisión para el modelo de esciófitas de porte pequeño para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	47
Cuadro 10. Criterios de decisión para el modelo de <i>Vochysia allenii</i> Standl. & L.O. Williams y de <i>Vochysia ferruginea</i> Mart. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	49
Cuadro 11. Criterios de decisión para el modelo de <i>Carapa guianensis</i> Aubl. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	51
Cuadro 12. Criterios de decisión para el modelo de <i>Hernandia didymantha</i> Donn. Sm. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	53

Cuadro 13. Criterios de decisión para el modelo de <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	55
Cuadro 14. Criterios de decisión para el modelo de Myristicaceae R. Br. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	57
Cuadro 15. Índices de alfa diversidad en tres periodos para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	59
Cuadro 16. índices de beta diversidad en tres periodos para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	60
Cuadro 17. Análisis IVI del bosque primario sin intervención en el 1994	61
Cuadro 18. Análisis IVI del bosque primario después de la primera intervención en el 1997.	62
Cuadro 19. Análisis IVI del bosque primario después de la segunda intervención en el 2018.	62

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Finca de Carlos Loría Murillo y de las parcelas permanentes analizadas.	21
Figura 2. Tasas de reclutamiento según el gremio ecológico para un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.	32
Figura 3. Tasas de mortalidad según el gremio ecológico para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	33
Figura 4. Tasas de mortalidad según la clase diamétrica para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	35
Figura 5. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con base en el diámetro (d) de las especies heliófitas durables para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	43
Figura 6. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro para las especies esciófitas de porte grande para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	45
Figura 7. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de las especies esciófitas de porte mediano para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	46
Figura 8. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) para las especies esciófitas de porte pequeño para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	48
Figura 9. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) para las especies <i>Vochysia allenii</i> Standl. & L.O. Williams y de <i>Vochysia ferruginea</i> Mart. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica. ...	50
Figura 10. Modelo incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de <i>Carapa guianensis</i> Aubl. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.	52

Figura 11. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de <i>Hernandia didymantha</i> Donn. Sm. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.....	54
Figura 12. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.....	56
Figura 13. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de la familia Myristicaceae R. Br. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.....	58

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Colecta realizada en las parcelas permanentes de la finca de Carlos Loría en Yucatán, Pital, San Carlos, Costa Rica	76
Anexo 2. Especies empleadas para el modelo de crecimiento de heliófitas durables a partir de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.	77
Anexo 3. Lista de especies para el análisis de los modelos de esciófitas según el diámetro máximo esperado para un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.....	78
Anexo 4. Modelos de crecimiento generados a partir de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.	79

1. INTRODUCCIÓN

El manejo sostenible de los bosques naturales corresponde a una práctica imprescindible para el desarrollo comunitario y la permanencia de estos ecosistemas en el tiempo (Aguirre-Calderón, 2015). En Latinoamérica se han dado fuertes presiones hacia la deforestación y cambio de uso de la tierra hacia sistemas más rentables y rápidos como los cultivos agrícolas (FAO, 2016). Este efecto es aún perceptible en Costa Rica (PEN, 2016); aunque en este país es prohibido el cambio de uso de la tierra (Leyes y Decretos, 1996) y tiene tasas de incremento de la cobertura forestal desde la década del 90, todavía se reportan pérdidas de bosque maduro y de zonas que ya habían sido recuperadas (PEN, 2016). Ante esta situación se hace necesario posicionar de mejor forma el manejo forestal a través de mecanismos políticos, financieros y técnicos que aumenten su competitividad (OET, 2008).

Uno de los componentes más importantes del manejo de bosques ha sido la cosecha de madera (Aguirre-Calderón, 2015); para esta actividad se debe aplicar un aprovechamiento de impacto reducido, con el fin de asegurar la continuidad de sus recursos en el tiempo (Meza, Carrera & Louman, 2006); existe un principio derivado a este sistema, que indica que solo se debe aprovechar lo que crece en un determinado periodo (Montagnini & Jordan, 2005). Es aquí donde se refleja la pertinencia de realizar estudios de crecimiento, ya que con estos se pueden tomar decisiones silviculturales como establecer turnos e intensidades de corta específicos y efectivos, proyectar la producción de madera (Alder, 1995).

Aunado a esto, conservar las especies es una práctica importante, pero difícil en el manejo de bosques tropicales (Montagnini & Jordan, 2005); el monitoreo de índices de diversidad es útil para estos efectos ya que pueden dar un panorama del grado de disturbio (Montagnini & Jordan, 2005).

En Costa Rica, según los Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales (Leyes y Decretos, 2008), para el aprovechamiento de bosque se debe

emplear la metodología de tiempos de paso, con la que se asumen tasas de crecimiento generales para todas las especies en todo el país. Sin embargo, el crecimiento de los árboles está determinado por diversos factores como la edad, sitio, especie, competencia, salud por lo que estas tasas no son constantes (Gadow, Sofía & Álvarez, 2007). El problema de usar tasas fijas para todo el bosque es que se puede incurrir en sobreexplotación de especies de lento crecimiento y sub-uso de las especies de rápido crecimiento (Schöngart, 2008).

La región Huetar Norte de Costa Rica, es por lo general, donde se autoriza el mayor volumen de madera para efectos de aprovechamiento en bosque en el país (SINAC, 2013; SINAC, 2014 a; SINAC 2014 b; SINAC 2016); sin embargo, en esta zona no se han desarrollado estudios de crecimiento ni del estado del bosque que tomen en cuenta al menos un ciclo de corta. El presente trabajo de investigación pretende llenar estos vacíos de información y que sirva como base para las decisiones silviculturales. Esto se quiere lograr por medio de medición y análisis de parcelas permanentes en un bosque que ha sido cosechado en dos ocasiones.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Determinar el crecimiento diamétrico y estado de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.

2.2. Objetivos específicos

1. Determinar tasas de crecimiento diamétrico y basimétrico, mortalidad y reclutamiento.
2. Elaborar modelos de crecimiento para especies de interés comercial y gremios ecológicos.
3. Evaluar el estado del bosque con base en sus índices de diversidad e importancia ecológica para diferentes periodos.

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1. El bosque tropical

La región tropical se encuentra entre 23° latitud Norte y Sur (Thomas & Baltzer, 2002); esta zona tiene la particularidad de que en al menos una época del año los rayos solares se dirigen perpendicularmente, por lo que el flujo de energía solar es alto y los niveles de evapotranspiración también lo son por consecuencia (Thomas & Baltzer, 2002); además presenta características ambientales únicas como: poca variación en cuanto a fotoperiodicidad, oscilaciones térmicas diarias de mayor magnitud que las anuales, gran intensidad de lluvias, presencia o no de meses secos (Lamprecht 1990). Es en esta región, donde se da la óptima fijación de carbono y capacidad fotosintética (Lüttge, 1997).

Los bosques tropicales poseen una alta diversidad biológica que los diferencia de los templados y boreales (Boucher, 1999). Este fenómeno es explicado a través de dos factores especialmente: luz y humedad; dichas condiciones permiten la alta diferenciación de formas de vida y de especies (Dirzo, 2001); además existe bastante variación en términos de diversidad entre sitios, debido a cambios en condiciones de precipitación, fertilidad de suelo y elevación (Dirzo, 2001).

La estructura vertical por lo general está dividida en varios estratos bien definidos; entre estos se producen gradientes verticales de factores ambientales como intensidad de luz, temperatura, humedad, concentración de dióxido de carbono (Lüttge, 1997).

La distribución diamétrica más común en el bosque tropical es de J invertida, donde la mayoría de los individuos se encuentran en las primeras clases diamétricas; por lo que las reservas de árboles pequeños son en todo momento lo suficientemente abundantes para sustituir a los árboles grandes (Lamprecht, 1990).

3.1.1. Dinámica del bosque tropical

La formación de claros juega un rol de suma importancia en la dinámica del bosque (Bazzaz, 1984). Estos se generan por la muerte o daños (como caída de ramas gruesas) de árboles del dosel (Yayamoto, 2000); en promedio se reportan tamaños de 90 a 250 m² en bosques tropicales (Yayamoto, 1992). La regeneración de especies está explicada según la cantidad de semillas viables y condiciones de microclima y suelo adecuadas para la germinación de estas, donde la disponibilidad de agua y la insolación son determinantes (Lamprecht 1990). La creación de claros cambia dramáticamente las condiciones de luz, temperatura, humedad y nutrientes disponible; algunas especies se beneficiarán de esto, otras no (Muscolo, Bagnato, Sidari & Mercurio, 2014). Por ejemplo, después del disturbio se da la aparición de especies dependientes de luz o pioneras, que crecerán y llegarán a un estado de madurez y equilibrio llamado homeostasis; luego estas morirán y darán paso a especies tolerantes de sombra o esciófitas que crecerán y ocuparán estos nichos para llegar de nuevo a una fase homeostática (Lüttge, 1997). Sin embargo, el modo en el que va a ocurrir la regeneración va a estar determinado por el momento de apertura, proximidad de fuentes semilleras, tamaño del claro y la herbivoría (Hartshorn, 1978).

Conocer la dinámica de claros es de suma importancia para el manejo de bosques, ya que las especies de dosel son las que se benefician en mayor proporción comparado con especies de subdosel y sotobosque (Hartshorn, 1995). El tamaño de claro es un factor que debe ser manejado con cuidado, ya que claros de mayor tamaño aumentan la probabilidad de la aparición de especies pioneras (Yayamoto, 2000), esto puede ocurrir a partir de áreas mayores a 800m² (Rose, 2000); sin embargo, el tamaño de claros producidos por aprovechamiento, rara vez sobrepasan el área de claros que se producen naturalmente en el bosque (Louman, 2006).

3.1.1.1. Gremios ecológicos

Las estrategias de las plantas para crecer de acuerdo con ciertas intensidades de luz están determinadas de cierta forma a nivel genético, donde actúan modificaciones

ontogenéticas y de desarrollo; por esta razón hay un cierto umbral de aclimatación y cambios de comportamiento con la edad (Lütge, 2008).

Para caracterizar estos comportamientos con respecto a la tolerancia a la luz, se han propuesto diversas agrupaciones de especies, una de las clasificaciones más empleadas es la de Finegan (Valerio & Salas, 1998).

En la clasificación de Finegan (1992) se proponen cuatro gremios:

Heliófitas efímeras: requieren altos niveles de luz desde su germinación, por lo que son intolerantes a la sombra; el crecimiento es rápido y el periodo de vida es corto.

Heliófitas durables: especies intolerantes a la sombra, de vida relativamente larga, crecimiento relativamente rápido

Esciófitas parciales: especies que toleran la sombra en edad temprana, pero requieren alto grado de iluminación en cierta parte del desarrollo para alcanzar la madurez y llegar al dosel. El crecimiento es lento

Esciófitas totales: especies intolerantes a altos niveles de luz, puede completar todo su ciclo de vida sin tener acceso directo a la luz.

En Costa Rica se han propuesto varios listados para categorizar especies según el gremio ecológico, por ejemplo, el anexo 6 de la resolución R-SINAC-021-2009 (Leyes y Decretos 2009) se proponen especies de Costa Rica del grupo heliófitas efímeras. También SIREFOR (2010) produjo una lista donde se reporta el gremio de 1409 especies de Costa Rica.

3.1.2. Bosque tropical de Costa Rica

Las existencias de bosque en Costa Rica han ido incrementando desde el año 1990 (PEN, 2015), donde se calcularon áreas de 2 564 000 ha para el 1990, 2 605 000 ha para el 2010 (Chavarría, 2010)

En la Península de Osa de Costa Rica se han encontrado valores de área basal entre 29 y 32 m²/ha y de 266 a 540 árboles por hectárea para bosques intervenidos 19 años después de la cosecha para árboles mayores a 10 cm de diámetro (Garro, 2011). En la Zona Norte, se reportan datos muy similares a los anteriores que van de 26 a 34 m³/ha y de 392 a 460 árboles por hectárea para un bosque primario para árboles mayores a 10 cm de diámetro (Quirós, 2002).

Específicamente para el bosque a analizar en el presente estudio, se han reportado valores de 30, 37 m²/ha y 461,11 individuos por hectárea para el estado sin intervención (Esquivel & Salas, 1994) y posteriormente, 25,92 m²/ha y 424,68 árboles por hectárea inmediatamente después de que fue cosechado (Corrales & Rodríguez, 1995), para estos análisis se tomaron en cuenta los individuos mayores a 10 cm de diámetro.

3.1.3. Manejo del Bosque tropical en Costa Rica

3.1.3.1. Antecedentes

El manejo de bosques fue regulado por primera vez en la Ley 4465 (Leyes y Decretos, 1969); en esta se estableció que para el aprovechamiento se debía tener autorización de la Dirección General Forestal, mediante un Plan de Manejo. Sin embargo, fue hasta el año 1994 (Leyes y Decretos, 1994) que se publicó un documento técnico-administrativo que contenía todos los procedimientos indispensables para el manejo forestal; en esta norma se indican los tipos de permisos que se pueden otorgar para el aprovechamiento forestal, en los cuales el aprovechamiento de bosque estaba regulado mediante la Autorización B1. Como requisito, se pedía presentar un Plan de Manejo, donde se debía incluir un inventario con error de muestreo menor o igual al 20%, y un censo comercial donde se miden todos los individuos comerciales superiores al Diámetro Mínimo de Corta (DMC). Además, presenta restricciones como que solo se podía aprovechar 60% o menos, del volumen comercial reportado en el inventario, DMC general de 60 cm y el ciclo de corta debía ser establecido con información de crecimiento proveniente de bosques de la zona.

En Zona Norte, durante el periodo de 1990 al 1998 se reportaron volúmenes de extracción de madera en bosque que van desde 220 000 m³ hasta 474 000 m³ en rollo por año (SINAC, 1999). Después del año 1999 se ha reducido este volumen en un rango de 45 000 a 122 000 m³ anuales (ONF, 2009), que inclusive se mantiene hasta la actualidad (ver final de sección 4.1.3.2)

3.1.3.2. Actualidad

Hoy en día, el Manejo del bosque natural en Costa Rica, está regulado por la ley Forestal 7575 (Leyes y Decretos, 1996); según el artículo 20 de dicha ley, para el aprovechamiento del bosque se debe elaborar un plan de manejo que contenga el impacto que se pueda ocasionar al ambiente y debe cumplir con los criterios de sostenibilidad establecidos en el reglamento de ley.

El reglamento a la ley forestal 7575 (Leyes y Decretos, 1997) y sus modificaciones, indica que el profesional forestal puede determinar el ciclo de corta, en función de la información de crecimiento de bosques existentes, de lo contrario el ciclo mínimo de corta será de 15 años. Además, deberá apegarse a los Principios, Criterios e Indicadores de Sostenibilidad.

Es en el Decreto Ejecutivo No. 34559 Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Principios, Criterios e Indicadores, Código de Prácticas y Manual de Procedimientos (Leyes y Decretos, 2008) donde se establecen los estándares de sostenibilidad para manejo de bosques y se indica que el aprovechamiento debe basarse en lo estipulado por el Código de Prácticas. Este anterior se encuentra en la resolución R-SINAC-021-2009 (Leyes y Decretos 2009) y fija el marco base para garantizar la integridad del bosque y minimizar el impacto: se definen dos valores de referencia; donde la masa arbórea mayor a 30 cm de diámetro debe superar estadísticamente un valor de área basal determinado y el porcentaje de abundancia de las heliófitas efímeras debe superar el 15% y se prohíbe la extracción de especies poco abundantes (menor a 0,3 árboles por hectárea). Para el cálculo de la intensidad de corta se emplea la metodología de tiempos de paso, que asume un incremento

medio anual de 0,5 cm, una tasa de mortalidad del 1,5% anual; de esto se deriva que el incremento en 15 años (N) será de 75% del área basal o del número de árboles entre la clase diamétrica inmediatamente inferior al DMC menos la mortalidad del periodo. De esta resolución se propone la siguiente fórmula:

$$\text{Incremento} = N * (1 - \text{Mortalidad})^n$$

Este tipo de sistemas, donde se infiere una misma tasa de crecimiento, mortalidad y reclutamiento para todas las especies son criticados por que pueden afectar a especies escasas y de lento crecimiento y favorecer a las de rápido crecimiento o pioneras (Schöngart, 2008).

En Costa Rica se cosechan anualmente entre 25 000 a 50 000 m³ en rollo proveniente de bosque, lo cual corresponde entre 3 a 5% del total de madera aprovechada (ONF, 2013; ONF, 2014; ONF, 2015; ONF, 2016; ONF, 2017 b).

3.1.4. Manejo de bosques en la Zona Norte de Costa Rica.

Específicamente para Zona Norte, en la resolución R-SINAC-021-2009 (Leyes y Decretos 2009), anexo 4 y 5, se establecen valores de referencia mínimos diferenciados según el tipo de bosque. La clasificación del bosque que se usa es la propuesta por Sesnie (2006), donde se proponen 9 tipos de bosque según sus especies más representativas.

La Zona Norte es la región donde se extrae la mayor cantidad de madera a través de Planes de Manejo de bosque, para el periodo del 2012 al 2015 se han reportado valores entre 3000 y 9000 m³ de volumen de madera en rollo anuales (SINAC, 2013; SINAC, 2014 a; SINAC 2014 b; SINAC 2016).

3.1.4.1. Comerciability de especies

La comerciabilidad tiende a ser una característica subjetiva, ya que está definida según el uso actual que se brinde a la madera proveniente de una u otra especie y la tecnología disponible para procesarla (Quesada & Castillo, 2010). Zúñiga-Méndez

(2016) mediante su revisión de 24 planes de manejo en Zona Norte encontró que se comercializan cerca de 125 especies diferentes, donde cerca de 66% de las especies son de maderas de muy pesadas a extremadamente pesadas y el otro 44% son pesadas a livianas.

Para la región de interés normalmente se comercializan especies como *Apeiba membranacea* (Peine de mico), *Aspidosperma desmanthum* (Amargo), *Brosimum alicastrum* (Ojoche), *Calophyllum brasiliense* (Cedro María), *Carapa guianensis* (caobilla), *Cedrela odorata* (Cedro), *Ceiba pentandra* (Ceiba), *Chimarrhis parviflora* (Yema de huevo), *Cordia alliodora* (Laurel), *Dialium guianense* (Tamarindo), *Dipteryx panamensis* (almendro), *Dussia macrophyllata* (Paleta), *Elaeoluma glabrescens* (carey), *Hieronyma alchorneoides* (Pilón), *Humiriastrum diguense* (Chiricano alegre), *Inga alba* (guabo colorado), *Laetia procera* (Manga larga), *Lecythis ampla* (Olla de mono), *Manilkara* spp. (Níspero), *Minquartia guianensis* (Manú negro), *Otoba novogranatensis* (Hoja dorada), *Pentaclethra macroloba* (Gavilán), *Pterocarpus* spp. (Sangrillo), *Pouteria* spp. (Zapotillo) *Qualea polychroma* (areno), *Sacoglottis trichogyna* (titor), *Simarouba amara* (aceituno), *Terminalia amazonia* (Roble coral), *Terminalia oblonga* (surá), *Vantanea occidentalis* (Chiricano triste), *Vatairea erythrocarpa* (Cocobolo de San Carlos), *Virola* spp. (Fruta dorada), *Vitex cooperi* (Manú cuadrado), *Vochysia allenii* (Botarrama), *Vochysia ferruginea* (Botarrama), *Vochysia guatemalensis* (Cebo), entre otros (Tenorio, Solano & Castillo, 2008; ONF, 2017 a; Zúñiga-Méndez, 2016).

3.2. Índices de diversidad

Los índices de diversidad son importantes en cuanto pueden indicar el grado de disturbio en un sistema (Montagnini & Jordan, 2005).

Para determinar la diversidad a menudo se toman en cuenta dos factores diferentes: la riqueza de especies, que corresponde al número de especies; y la equidad, referida a la abundancia de especies (Marrugan, 1988). Los índices dan diferente peso a estos dos criterios para modelar la diversidad, además son aplicables para diferentes

condiciones; por lo tanto, es recomendable emplear varios para analizar la diversidad desde varias aristas (Marrugan, 1988).

Para el estudio de los bosques es normal usar diversos tipos de diversidad donde podemos encontrar la alfa diversidad que corresponde la riqueza de especies de una comunidad particular a la que considera homogénea (Moreno, 2001) y la diversidad beta que es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker, 1972).

El número de especies aumenta conforme a la superficie analizada, sin embargo, llega un punto en donde la acumulación de especies decae y se mantiene constante a nivel local (Gadow, Sánchez & Álvarez, 2007; Lamprecht, 1990).

A escala local, la diversidad está influenciada por la superficie y el manejo forestal (Gadow, Sánchez & Álvarez, 2007); bajas en la diversidad han sido atribuidas a cambios ecológicos o geológicos que eliminan o dificultan el establecimiento de especies; sin embargo, también se teoriza que la diversidad alcanza su máximo cuando las perturbaciones ocurren a frecuencias e intensidades intermedias (Asquith, 2002).

A continuación, se describen los índices de diversidad de interés para el presente estudio:

3.2.1. índices de alfa diversidad

Índice de Margalef:

El índice de Margalef es un índice de riqueza específica (Moreno, 2001) y da una relación entre el número de especies (S) y el número total de individuos (N) (Margalef, 1968). Este índice es bastante usado ya que es simple de calcular, de interpretar y se considera estadística y ecológicamente correcto (Marrugan, 1988); es recomendado para muestras grandes (Van Dyke, 2008).

El índice puede ser determinado de la siguiente forma (Margalef, 1968):

$$D = \frac{(S - 1)}{\log_e N}$$

Araya (2017) encontró valores de 22,77 para un bosque primario en Zona Norte.

Índice de Shannon-Weaver:

El índice de Shannon-Weaver es un índice de equidad (Moreno, 2001), se deriva de la teoría de la información como una medida de entropía y es usado para reflejar la heterogeneidad de una comunidad basada en el número de especies y su abundancia relativa (Pla, 2006) este aumenta conforme incrementa el número de especies y alcanza el valor máximo cuando todas las especies se encuentran representadas en la misma proporción (Pielou, 1977). El índice está definido por la siguiente ecuación (Shannon & Weaver, 1949)

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \log p_i$$

Donde s = número de especies existentes y pi la proporción de individuos de esa especie.

Además de esto, Buzas & Hayek (1998) recomiendan descomponer el análisis de Shannon en sus respectivos componentes que son la riqueza específica (S) y la Equidad (E)

En un estudio realizado en Nigeria por Adekunle, Olagoke, & Ogundare (2013) se encontraron valores 3,16 para un bosque primario y de 3,03 para un bosque intervenido, se determinó que las diferencias eran significativas; por lo que los autores concluyen que el aprovechamiento ha afectado de manera significativa la diversidad. Por otro lado, Carreño-Rocabado et al. (2012) encontraron valores cercanos a 3,06, para bosques con 4 tratamientos después de 8 años: uno sin aprovechamiento y 3 con diferentes grados de intervención, pero no encontraron diferencias significativas. Un resultado similar encontró Lozada et al. (2016) en bosques de Venezuela con un

tratamiento de control y 3 diferentes intensidades de disturbio después de 25 años; estos autores determinaron cierta variación pocos años después del aprovechamiento y una recuperación con el tiempo, con valores rondan de 3 a 3,3.

Índice de Simpson:

El índice de Simpson (D) es un índice de dominancia (Moreno, 2001) y determina la probabilidad de que dos individuos seleccionados aleatoriamente pertenezcan a la misma especie (Peet, 1974). Esto significa que da más peso a la abundancia de las especies más comunes, así que conforme la diversidad aumenta, el índice disminuye (Whittaker, 1972).

Este índice puede ser calculado de la siguiente forma para una muestra infinita (Simpson, 1949):

$$\lambda = \sum_{i=1}^s p_i^2$$

Donde p_i es la proporción de individuos en la especie i . Asimismo propone la siguiente ecuación para muestras finitas:

$$D = \sum \frac{[n_i(n_i - 1)]}{[N(N - 1)]}$$

Donde n_i es el número de individuos en la especie i y N es el número total de especies.

Saldarriaga et al. (1988) reportan valores de 0,04 a 0,03 para bosques tropicales húmedos de Colombia y Venezuela. Araya (2017) encontró valores de 0,03 en un bosque primario afectado por el Huracán Otto de Zona Norte.

3.2.2. Índices de beta diversidad

Aunque esta normalmente es empleada para medir la diferencia de especies en un gradiente espacial, también es posible hacerlo en forma temporal para un mismo ecosistema (McGill, et al. 2015)

Índice de Jaccard:

Es un índice de similitud de especies entre varios ecosistemas, el intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno, 2001).

Índice Bray – Curtis:

Es un índice dependiente de las abundancias de las especies en cada ecosistema y puede representar el grado de similitud o disimilitud entre los dos ecosistemas (Herrera, 2000).

3.3. Crecimiento del bosque tropical

Los bosques tropicales ofrecen una dificultad especial para determinar su crecimiento (Vanclay, 1995); esto es debido a que son sistemas de suma complejidad, con más de 100 especies por hectárea, con gran cantidad de especies de importancia comercial y gran variedad de formas de vida y tamaños dimensiones (Vanclay, 1995)

El crecimiento se define como el incremento en las dimensiones de uno o más individuos en el bosque para un periodo y está determinado matemáticamente como la derivada del rendimiento con respecto al tiempo (Vanclay, 1994). El crecimiento del bosque como un todo depende de tres factores: crecimiento de los individuos, mortalidad y reclutamiento (Alder & Synnott, 1992).

El crecimiento de los árboles se ve influenciado por los siguientes factores (Valerio, Esquivel & Salas, 1997; Gadow, Sánchez & Álvarez, 2007; Bowman et al, 2012):

- a. Sitio: está definido por el clima (luz, temperatura, aire, agua) y suelo (nutrientes, acidez).
- b. Competencia entre individuos (donde el manejo forestal puede jugar un papel importante); vigor (forma de copa, raíces, sanidad).
- c. Genética: donde juegan papel importante la especie, estrategias de crecimiento.
- d. Edad, que puede ser representada a través del tamaño del individuo
- e. Vigor que puede estar definido por el estado salud o desarrollo del individuo

El crecimiento puede ser expresado a través de medidas como el incremento corriente anual (ICA), el cual está definido como el incremento en cierta variable en un año; y a través del Incremento Medio Anual (IMA) que está definido como la tasa de crecimiento en un año (Pretzsch, 2009). Las tasas de crecimiento pueden ser afectadas a disturbios externos como incendios, tormentas, aumentos de depredación y efectos antrópicos (Bowman et al, 2012).

La medición y predicción del incremento del diámetro es crítica en cuanto es la determinante primaria del volumen del árbol; además es una variable fácil de medir y de predecir (Weiskittel, Hann, Kershaw & Vanclay, 2011; Vanclay, 1994), así mismo, el área basal puede ser útil para estudios ecológicos y fisiológicos (Bowman et al, 2012). El crecimiento en diámetro tiende a alcanzar su valor máximo dentro de una edad temprana a mediana del individuo, luego decrece gradualmente conforme pasa el tiempo (Bowman et al, 2012).

3.3.1. Mortalidad y reclutamiento

La mortalidad y reclutamiento de árboles son procesos fundamentales para mantener la regeneración natural y la diversidad vegetal del bosque (Mosquera, Ibargüen & Ramos, 2009).

La mortalidad es la tasa en la cual los árboles mueren, normalmente es expresada en términos de porcentaje (Alder, 1995). Oliver & Larson (1990) atribuyen la mortalidad a factores como: cambios en la luminosidad, donde las especies muy demandantes de luz mueren por presencia de sombra o especies adaptadas a condiciones de sotobosque mueren por la entrada de luz directa debido a la apertura de claros; depredación por parte de insectos; patógenos como hongos, virus y daño por aprovechamiento.

El reclutamiento, se define como el número de individuos que alcanzan un valor mínimo de medición para un cierto periodo y está definida por factores como presencia de árboles madre; grado de disturbio, donde se esperan bajas tasas de reclutamiento para sistemas inalterados y altas para sistemas con alto grado de disturbio, favoreciendo especies pioneras (Alder, 1995).

Los valores de mortalidad varían de 1 a 5% para bosques tropicales (Alder, 1995). Quito, Rengifo & Ramos (2009) encontraron una tasa de mortalidad del 1,39% y una tasa de reclutamiento anual del 1,2% para un bosque primario en un Bosque pluvial tropical en Colombia. La mortalidad para bosques intervenidos es muy diferente dependiendo del momento de medición y no está solo relacionada con la cosecha de árboles, sino también a la apertura de caminos (Louman, 2006). Corrales y Rodríguez (1995) realizaron un estudio en el bosque analizado en la presente investigación y encontraron que por cada árbol cortado mueren 7,8 árboles después de realizada la cosecha, donde se afecta de mayor forma a los individuos de menor diámetro. En un estudio similar de García (1996), se encontró que la mortalidad después del aprovechamiento llega a 63,33 árboles por hectárea, donde solo un 0,83% corresponde a los individuos cosechados en un bosque de Pococí de Limón. Garro (2011) encontró una tasa anual de mortalidad promedio de 1,30% y otra de reclutamiento del 1,87% para bosques intervenidos en Península de Osa después de 19 años de haber sido cosechados.

3.3.2. Parcelas permanentes de muestreo

Las parcelas permanentes son áreas delimitadas dentro de los bosques, generalmente de 1 ha, que son medidas periódicamente (Alder & Synnot, 1992). Los datos provenientes de parcelas permanentes son una base importante para el desarrollo de modelos de crecimiento (Gadow, Sánchez & Álvarez, 2007).

Sheil (1995) estudió una serie de errores asociados al mal tratamiento de las parcelas permanentes, que van desde el establecimiento de las parcelas, hasta el análisis de los datos; dentro de los cuales cabe destacar inconsistencias metodológicas como errores de establecimiento, medición, identificación, manipulación de datos, análisis inadecuados, etc. Para la correcta utilización de las parcelas permanentes este mismo autor y Alder & Synnott (1992) sugieren procedimientos como: establecer puntos de medición consistentes y que sean representativos del diámetro del árbol (medición a 1,30m de altura y modificable ante deformaciones, bifurcaciones, gambas, etc.), así como corta de lianas de ser necesario; marcaje claro de las parcelas y de los individuos (generalmente usando estacas de color, pintura y placas metálicas); usar diseños de muestreo que se ajusten a los objetivos; identificación certera de los individuos; considerar los supuestos estadísticos; revisión y corrección de los datos (especialmente de datos “outliers”)

3.3.3. Modelos de crecimiento diamétrico

La modelación del crecimiento es un intento simplificado por simular el desarrollo de los árboles, basado en la comprensión de procesos reales que acontecen en los árboles o bosques (Gadow, Sánchez & Álvarez, 2007).

La generación de modelos de crecimiento del bosque tropical es sumamente compleja ya que se requiere de control estadístico de los cambios intrínsecos conforme los árboles crecen y debido a la coexistencia de muchas especies de múltiples edades, con estrategias de crecimiento diferentes (Bowman et al, 2012).

El factor de competencia puede ser tomado a través de índices de competencia (Gadow, Sánchez & Álvarez, 2007), sin embargo, la información para formular estos índices no siempre está disponible y es demandante de tiempo (Alder, 1995). Como método alternativo está la clasificación de Dawkins de posición de copa, que es efectivo y simple (Alder & Synnott, 1992), pero la desventaja de este método es que es difícil explicar cómo este criterio cambia con el tiempo (Vanclay, 1994).

Hacer agrupaciones de especies muchas veces ayuda a explicar mejor el crecimiento (Alder, 1995). Por ejemplo, Hernández & Castellanos (2006) emplearon clases de iluminación de copas para explicar la diferencia en crecimiento de diferentes individuos. De forma similar, Mora, Ramírez & Torres (2009) usaron grupos funcionales para clasificar las especies y el crecimiento resultó ser estadísticamente diferente entre grupos.

Los modelos usados para describir el incremento en diámetro por lo general son cuadráticos, exponenciales o no linealizables; la elección de estos depende de los objetivos y las características del estudio (Alder, 1995 & Vanclay, 1995).

De los modelos no linealizables existen varias ecuaciones ampliamente usadas para describir el crecimiento como la de Von Bertalanffy, Gompertz, logística, etc. La de Von Bertalanffy, se basa en teoría sobre los procesos anabólicos y catabólicos para describir el crecimiento de los organismos (Del Valle, 1986), Von Bertalanffy propuso la siguiente ecuación (1957):

$$\frac{dW}{dt} = \eta W^m - rW$$

Donde W es el peso o volumen del organismo, η y r son constantes de catabolismo y anabolismo.

Se han realizado modificaciones de esta ecuación que depende de una asíntota, siendo la función de la siguiente forma:

$$ICA = n(d^m - A^{(m-1)} * d)$$

Sin embargo, también hay otras formas donde no es necesario contar con la información de esta asíntota como la propuesta por Del Valle (1986); para este estudio es probable que la mejor opción sea esta última pues en algunos no existe esta información disponible. Alder (1995) indica que en los casos que estas funciones no linealizables no se ajusten de forma adecuada a los datos es mejor utilizar modelos simples como el cuadrático, por lo que puede ser una opción interesante para el presente estudio.

Para la revisión y elección de los modelos propuestos es necesario analizar ciertos parámetros como los r^2 , índice e Furnival, error estándar y los supuestos de regresión, los cuales son: a) Los residuos no están correlacionados, b) Los residuos se distribuyen con media 0 y c) Los residuos tienen varianza uniforme (Ortiz, 2016). Para el presente estudio como se cuenta con modelos no lineales, el r^2 no debe ser empleado, ya que para estos casos brinda resultados incorrectos (Spiess & Neumeyer, 2010)

La validación del modelo es el proceso de revisar si los datos observados son similares a los calculados bajo cierta precisión (Alder, 1995); debe estar orientada a la utilidad del modelo y si genera suficiente confianza para ser tomado como base (Vanclay, 1995). Para este proceso se deben usar datos independientes del modelo, un método muy usado es dejar una porción de la base de datos para establecer el modelo y otra para validarlo (Vanclay, 1995).

4. PLANTEAMIENTO DE LA HIPÓTESIS

4.1. Crecimiento del bosque

Hi: las variables elegidas no explican el crecimiento diamétrico de las especies comerciales de interés y de los grupos de especies a través de los modelos de crecimiento.

Ha: las variables elegidas explican el crecimiento diamétrico de las especies comerciales de interés y de los grupos de especies a través de los modelos de crecimiento.

4.2. Estado del bosque

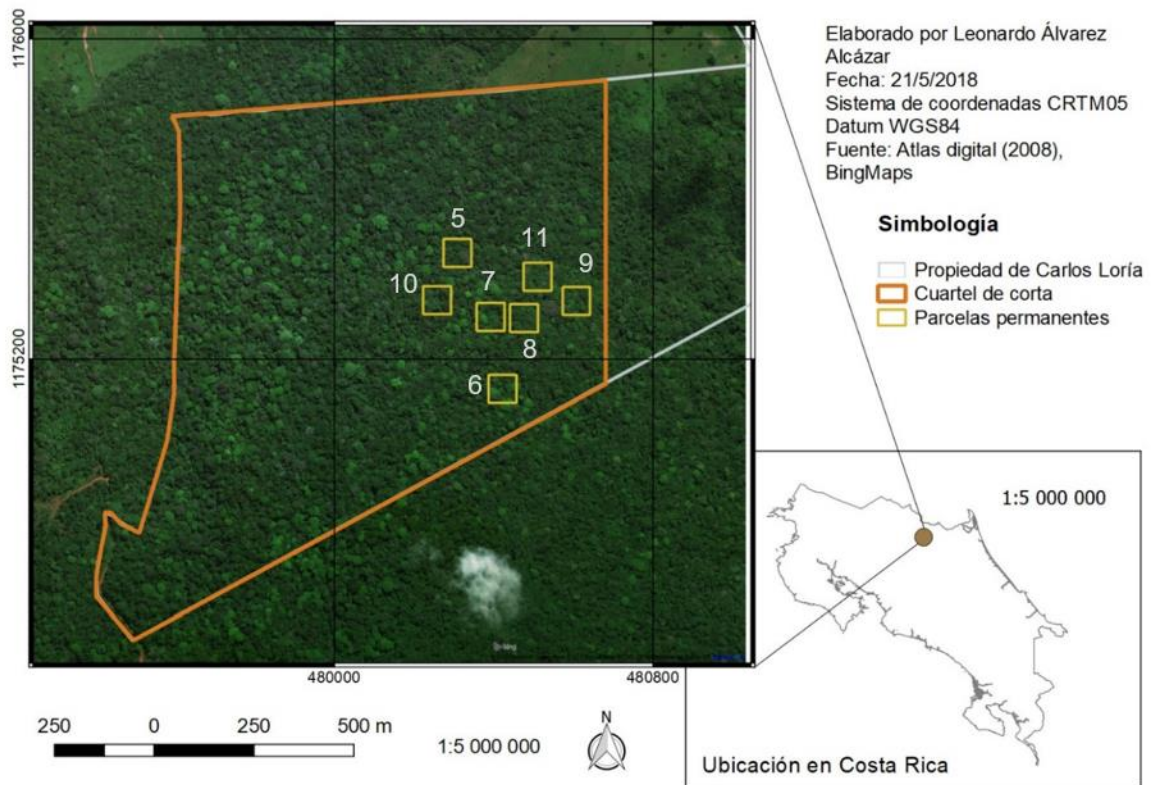
Ho: no hay diferencias significativas en los índices de diversidad en el periodo de estudio.

Ha: hay diferencias significativas en los índices de diversidad en el periodo de estudio.

5. METODOLOGÍA

5.1. Lugar de estudio

El trabajo de investigación se llevó a cabo en la Finca de Carlos Loría Murillo, la cual se encuentra ubicada en el caserío Yucatán, Distrito Pital del cantón de San Carlos en Alajuela, Costa Rica (ver figura 1).



Ubicación de las parcelas

Parcela	Coordenada X	Coordenada Y
5	480 287	1 175 440
6	480 396	1 175 100
7	480 364	1 175 281
8	480 449	1 175 275
9	480 577	1 175 315
10	480 232	1 175 322
11	480 484	1 175 377

Figura 1. Ubicación de la Finca de Carlos Loría Murillo y de las parcelas permanentes analizadas.

Según la clasificación de Holdridge (1967), la zona de vida presente en el inmueble corresponde a bosque muy húmedo tropical, con precipitaciones entre 2500 a 3500 mm anuales, biotemperatura de 24 a 27°C y de 0 a 3 meses secos. El área de bosque objeto de manejo forestal, corresponde a 125 hectáreas y ha sido aprovechada en el año 1995 y luego en el verano 2015 - 2016. Según la clasificación de Sesnie (2006) el bosque predominante es de *Pentaclethra macroloba* con palmas.

5.2. Parcelas permanentes

Se emplearon 7 de las parcelas que fueron establecidas en el estudio de Esquivel & Salas (1994); las cuales miden 70 m x 70 m (4900 m²), están divididas en subparcelas de 10 m x 10 m y fueron ubicadas de forma aleatoria en el área efectiva sometida a plan de manejo forestal (ver figura 1).

5.2.1. Restablecimiento

Las parcelas se reubicaron y georreferenciaron mediante Garmin GPSMAP 64s (± 10 m); para esto anterior, se tomó el punto (0,0) de cada parcela, en la figura 1 se presenta la georreferenciación de cada parcela. Se colocaron balizas en los vértices de cada subparcela. Se tomaron en cuenta todos los individuos mayores a 10 cm de diámetro, los cuales se marcaron con pintura amarilla Caterpillar fast dry 30/30 en el punto de medición del diámetro y el número de árbol; además se puso una placa metálica que indica el número de árbol cuando no estuviera presente.

5.2.2. Variables de medición

5.2.2.1. Identificación taxonómica

Se identificaron todos los nuevos ingresos a través de nombre científico y familia. Se validó y actualizó el nombre científico de individuos previamente muestreados cuando fue necesario. Las especies pertenecientes a grupos taxonómicos complejos (Lauraceae, Myrtaceae, Sapotaceae, entre otros) se consultaron con expertos. Las muestras de compleja taxonomía se dejaron en el herbario del TEC como referencia,

las muestras fértiles se dejaron en el Herbario Nacional y se dejó un duplicado para el herbario del TEC. La información de estas colectas se encuentra en el Anexo 1. Además se cuenta como referencia imágenes de estos individuos en vivo.

5.2.2.2. Diámetro

El diámetro se midió con cinta diamétrica a 1,30 m de altura; tomando en consideración la metodología de Alder & Synnott (1992).

5.2.2.3. Posición de copa

La posición de copa se determinó según la clasificación de Dawkins (1958) de la siguiente forma:

1. Ausencia de luz directa: la copa se encuentra completamente en la sombra de otras copas.
2. Alguna luz lateral: la copa está expuesta solo a nivel lateral, pero tiene competencia vertical.
3. Alguna iluminación superior: la parte superior está parcialmente expuesta a la luz vertical.
4. Plena iluminación superior: la parte superior de la copa está expuesta a luz vertical, pero hay competencia adyacente.
5. Emergente: copa completamente expuesta a luz vertical y lateral.

5.2.2.4. Forma de copa

La forma de copa se determinó según metodología de Dawkins (1958), la cual fija los siguientes criterios:

1. Muy pobre: copa de una o pocas ramas, muy degradada, suprimida o dañada.

2. Pobre: menos de media copa, fuertemente asimétrica.
3. Tolerable: media copa, evidentemente asimétrica
4. Buena: círculo irregular, defectos leves de simetría
5. Perfecta: forma círculo perfecto, son simétricas amplias.

5.2.2.5 Posición del árbol

Se tomó la posición X, Y de los nuevos ingresos siguiendo la metodología propuesta por Esquivel & Salas (1994).

5.3. Cálculo de variables

5.3.1. Índices de diversidad

Se calcularon los siguientes índices de diversidad para los diferentes años de medición:

5.3.1.1. Índice de Margalef (*M*)

Se empleó fórmula (Margalef, 1968):

$$M = \frac{(S - 1)}{\log_e N}$$

Donde *S* es el número total de especies y *N* el número total de individuos.

5.3.1.2. Índice de Simpson

Se empleó el índice de Simpson para poblaciones finitas (*D*) mediante la fórmula siguiente (Simpson, 1949):

$$D = \sum \frac{[n_i(n_i - 1)]}{[N(N - 1)]}$$

Donde n_i es el número de individuos de cada especie y N es el número total de individuos

5.3.1.3. Índice de Shannon-Weaver

Se utilizó la ecuación de Shannon-Weaver modificada (H')

$$H' = \frac{n \log n - \sum (f_i \log f_i)}{n}$$

Donde n es el número de individuos y f_i es la abundancia de cada especie. Este índice se complementó con la riqueza de especies (S), calculada como el número de especies y el equilibrio (E) mediante la siguiente fórmula:

$$E = \frac{e^{H'}}{S}$$

5.3.1.4. Índice Bray-Curtis

Se utilizó el índice de Bray-Curtis (1957) (B) tomando los diferentes años de medición como si fueran bosques diferentes, se empleó la fórmula siguiente:

$$B = \frac{\sum |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum X_{ij} + X_{ik}}$$

Donde X_{ij} es la abundancia de cada especie de una muestra y X_{ik} es la abundancia de cada especie de otra muestra.

5.3.1.5. Índice Jaccard

$$J = \frac{C}{S_1 + S_2 - C}$$

Donde c es el número de especies presentes en las dos muestras, S_1 corresponde al número de especies del sitio 1 y S_2 el número de especies del sitio 2.

5.3.2. Crecimiento

Se calculó el área basal (m^2/ha) de toda la masa muestreada; el área basal se estimó como la suma de todas las áreas basimétricas extrapoladas a hectárea; el área basimétrica se estimó de la forma siguiente:

$$g = \frac{1}{4} d^2 \pi$$

Donde el d es el diámetro del individuo (m) y g es el área basimétrica (m^2)

El ICA (mm/año) individual se calculó como:

$$ICA = \frac{d_2 - d_1}{T}$$

Donde d_2 es el diámetro del momento más actual de medición (mm), d_1 el diámetro en el momento más antiguo de medición (mm) y T el periodo entre las dos mediciones (años).

El ICA del área basal se calculó de la siguiente forma:

$$ICAg = ICAs - M + R$$

Donde $ICAg$ es el incremento neto del área basal ($m^2/año/ha$), $ICAs$ es la suma de incremento de área basal para los individuos sobrevivientes ($m^2/año/ha$), M es el área basal que se pierde durante el periodo por la muerte de árboles (m^2) y R es la ganancia en área basal por el reclutamiento de individuos (m^2).

La tasa de mortalidad anual (r_m) se determinó con la siguiente fórmula:

$$r_m = \left[1 - \left(\frac{N_s}{N_o} \right)^{\frac{1}{t}} \right] * 100$$

Donde N_s es el número sobrevivientes, N_o es el número de individuos inicialmente inventariados, t es el periodo entre los dos muestreos (años).

La tasa de reclutamiento se calculó por medio de la fórmula siguiente:

$$r_r = \left[\left(\frac{N_t}{N_o} \right)^{\frac{1}{t}} - 1 \right] * 100$$

Donde N_t es el número de individuos totales en el periodo de tiempo, N_o es el número de individuos inicialmente inventariados, t es el periodo entre los dos muestreos (años).

5.4. Análisis de datos

Se conformó una base de datos utilizando Microsoft Excel 2016; de esta queda una versión digital para su consulta. La información geográfica se procesó con el programa QGIS 2.18.19. Se analizaron los años de medición 1994, 1997 y 2018.

Se realizaron pruebas estadísticas con el fin de determinar si hubo diferencias significativas entre los índices de diversidad; para esto se empleó el programa Past.3; la elección del tipo de prueba estadística (paramétrica o no paramétrica) se hizo una vez comprobados los siguientes supuestos de pruebas paramétricas:

1. Los datos se distribuyen de forma normal (prueba de Shapiro-Wilk)
2. Homocedasticidad de las varianzas (prueba de Levene)

Cuando los datos cumplieron con estos supuestos, se analizaron mediante prueba de Tukey; cuando no, se analizaron con la prueba Mann-Whitney pairwise

Se generaron modelos para predecir ICA de acuerdo con el diámetro y posición de copa para 5 especies comerciales de importancia para la zona y tomando en cuenta los gremios ecológicos de Finegan (1992); se utilizó como base el trabajo de Valerio, Salas & Castillo (1996) realizado en el mismo bosque y se actualizaron según sus características como porte, reproducción, etc. Estos modelos fueron trabajados con 90% de los datos; el restante 10% se utilizó para la validación de estos.

Se probaron los siguientes modelos:

Cuadrático:

$$ICA = a + bd + cd^2$$

Gompertz:

$$ICA = kd\left(1 - \frac{d}{A}\right)$$

Von Bertalanffy modificado por Del Valle (1986):

$$ICA = db + cd^m$$

Donde a , b , c , k y m son constantes de regresión, A es el máximo diámetro que se puede alcanzar en la función

Los grupos de especies se estratificaron según el diámetro cuando esto aumentara la explicación del modelo.

Para elegir los modelos se utilizaron los siguientes criterios de comparación: error estándar y análisis de residuos según homocedasticidad y normalidad. Cuando ninguno de los modelos a probar cumplió con esto último, se realizaron transformaciones por medio de la prueba Box-Cox.

Los modelos se probaron mediante el programa Minitab; los no lineales se ejecutaron con el algoritmo Gauss-Newton y cuando este no fue exitoso, se empleó Levenberg-Marquardt. Se comprobó que el p-value de falta de ajuste fuera superior a la confianza de 95%.

Por último, se validó el modelo elegido por medio del porcentaje de sesgo (S%), mediante la fórmula siguiente:

$$S\% = \frac{\sum(y_{obs} - y_{est})}{\sum(y_{obs})} * 100$$

Donde y_{obs} son los valores observados, estos datos se obtendrán de una parte de la muestra que no será usada para realizar el modelo, y_{est} son los valores estimados mediante el modelo. Por último, se realizó una prueba Wilcoxon para observaciones apareadas para probar estadísticamente los residuos.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Mortalidad y reclutamiento

Se encontró que la tasa de reclutamiento se mantuvo estadísticamente igual durante los tres periodos de análisis (ver cuadro 1); estas tasas son similares a las encontradas por Quesada et al. (2012) en un bosque intervenido y Quinto, Rengifo & Ramos (2009) en un bosque primario. Sin embargo, al descomponer esta tasa según los gremios ecológicos, se encontró que hubo diferencias significativas, pero solo para las especies heliófitas entre los periodos 1994 – 1997 y 1997 – 2017 (ver figura 2); donde este último presentó las mayores tasas de reclutamiento.

Cuadro 1. Tasas de mortalidad, reclutamiento y recambio para tres diferentes periodos de análisis en un bosque tropical intervenido, en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Parcela	m94-97	m94-18	m97-18	r94-97	r94-18	r97-18	tr94-97	tr94-18	tr97-18
5	4,74	2,92	2,57	1,67	2,05	2,35	-3,07	-0,87	-0,22
6	7,03	3,11	2,54	1,32	1,58	1,87	-5,71	-1,53	-0,67
7	5,37	2,87	2,52	1,46	1,48	1,70	-3,92	-1,38	-0,81
8	3,41	3,03	2,94	0,91	1,13	1,25	-2,49	-1,90	-1,69
9	5,95	2,78	2,31	1,17	1,47	1,75	-4,79	-1,30	-0,56
10	6,74	3,24	2,82	1,71	1,90	2,23	-5,02	-1,34	-0,58
11	3,62	2,27	2,06	1,72	1,70	1,83	-1,90	-0,58	-0,22
Prom	5,27 ^a	2,89 ^b	2,54 ^b	1,42 ^a	1,61 ^a	1,86 ^a	-3,84 ^a	-1,27 ^b	-0,68 ^b
Desv	1,43	0,31	0,30	0,31	0,30	0,36	1,41	0,43	0,50
CV	27,07	10,79	11,68	21,57	18,81	19,53	-36,69	-34,10	-72,99

Nota: m corresponde a las tasas de mortalidad, r a las tasas de reclutamiento, tr a las de recambio; 94-97 representa el periodo de 1994 a 1997, 94-18 el periodo de 1994 al 2018 y 97-18 el periodo de 1997 a 2018; CV% corresponde al porcentaje de variación. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre periodos con nivel de confianza al 95% mediante prueba Mann-Whitney pairwise (rm) y Tukey (rr).

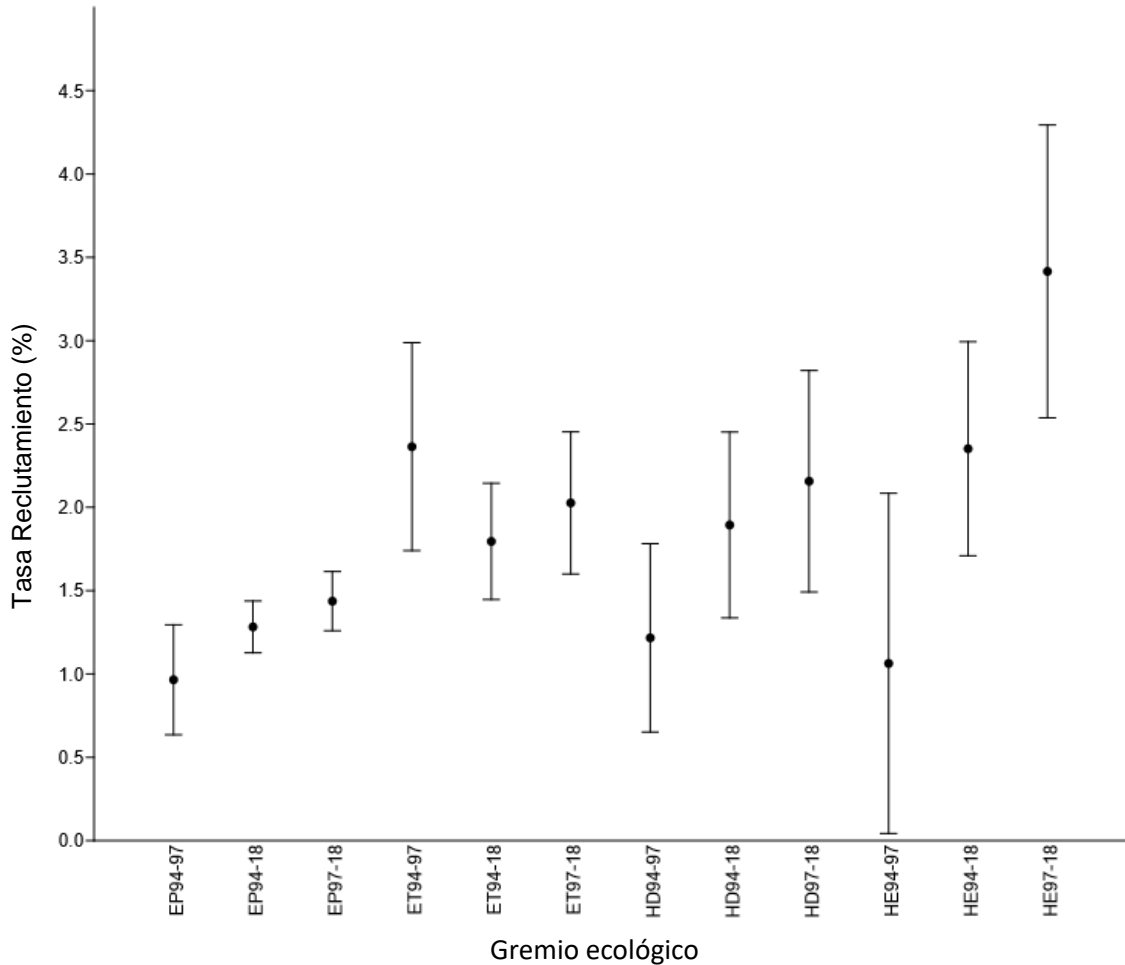
Este fenómeno en las tasas de reclutamiento puede explicarse debido a que las especies heliófitas requieren niveles altos de luz durante su desarrollo, por lo que se

ven favorecidas por la formación de claros (Louman, 2006) y el periodo 1994 - 2018 toma en cuenta procesos formadores de claros como dos aprovechamientos forestales y el huracán Otto; además, es probable que como el primer periodo es corto y cercano a la primera cosecha, todavía no fuera posible la aparición de individuos lo suficientemente grandes para ser tomados en cuenta durante ese muestreo.

A manera general, la tasa de mortalidad presentó diferencias significativas entre el periodo 1994-1997 y los demás; esto sucedió debido que este periodo es el que toma en cuenta de mayor forma los efectos del aprovechamiento, donde en este caso, es posible ver mayor mortalidad de individuos, mientras que, en los otros periodos, al ser más largos, este efecto se hace menos significativo.

Además, la tasa de mortalidad se mantuvo estadísticamente superior que la tasa de reclutamiento para los tres periodos de análisis. Esta tasa parece ser mayor que lo reportado en bosques primarios (por ejemplo: Quito, Rengifo & Ramos, 2009) e inclusive mayor que otros casos de bosques intervenidos como el reportado por Quesada et al. (2012); sin embargo, el bosque estudiado por estos autores ha tenido un periodo sin intervención cercano a 19 años por lo que es lógico que esta tasa sea menor a la encontrada en este estudio. Centeno (2010) encontró un comportamiento bastante similar al del presente estudio, donde las tasas de mortalidad en los primeros años llegan a un promedio de 5,8% y decrecen a valores cercanos al 3% con el tiempo, superiores a las tasas de reclutamiento. Esto asimismo está relacionado con lo encontrado en las tasas de recambio, donde en el periodo 1994 a 1997 se encontraron los menores valores.

Al analizar las tasas de mortalidad según gremio ecológico (figura 3), se encontró que hay diferencias significativas entre los grupos de especies esciófitas entre el primer periodo (1994 – 1997) y los demás, pero no así para los grupos de heliófitas. De esto anterior, se podría decir que las especies esciófitas son las más sensibles al impacto del aprovechamiento, de causas directas como la corta y arrastre de árboles o más indirectas muerte por la gran entrada de luz por la apertura de claros (Oliver & Larson (1990).

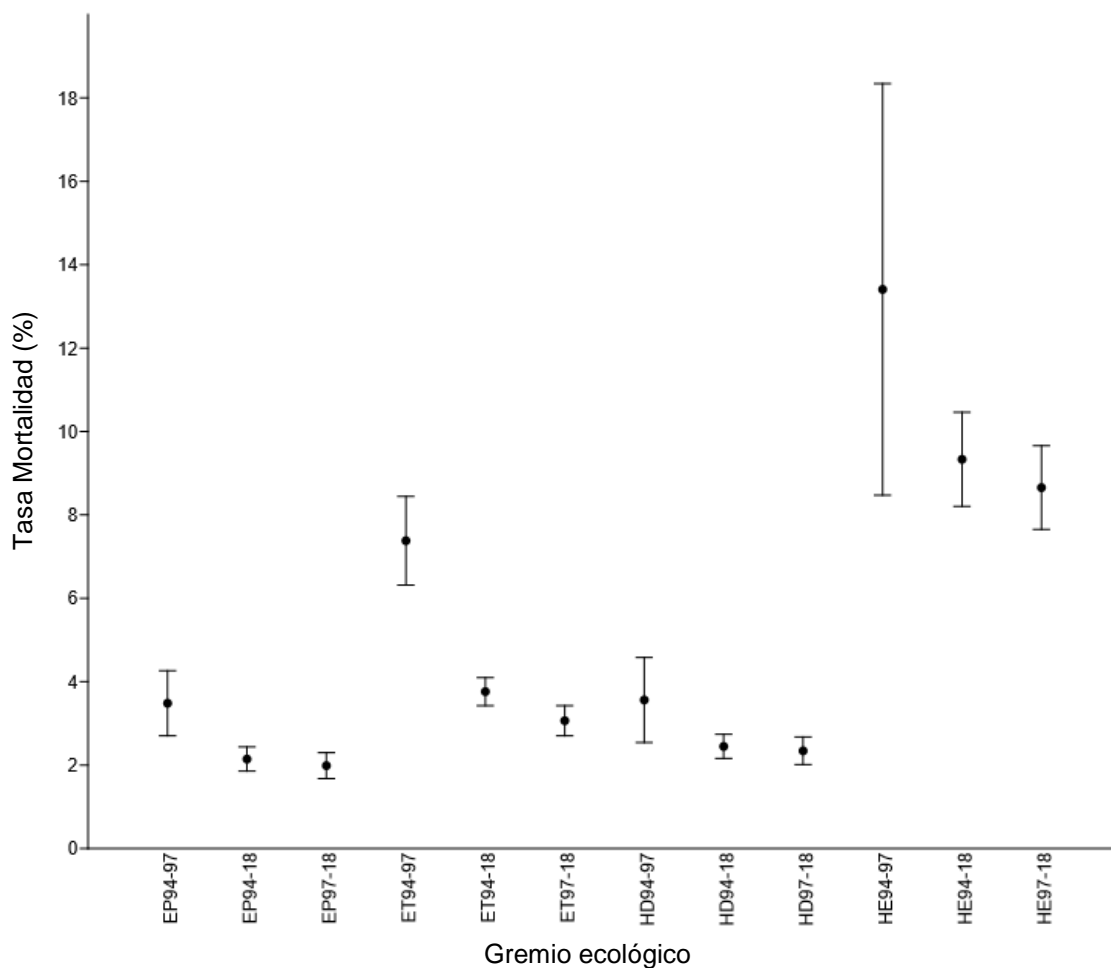


Nota: Las barras son el error estándar al 95% de confianza. EP corresponde a Esciófitas parciales, ET a Esciófitas totales, HD a Heliófitas durables y HE heliófitas efímeras; 94 – 97 corresponde al periodo del 1994 al 1997, 94- 2018 corresponde al periodo 1994 al 2018 y 1997 – 2018 corresponde al periodo de 1997 al 2018.

Figura 2. Tasas de reclutamiento según el gremio ecológico para un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.

Las especies que pertenecen al gremio Heliófitas efímeras son las que presentaron significativamente las mayores tasas de mortalidad, esto anterior puede explicarse

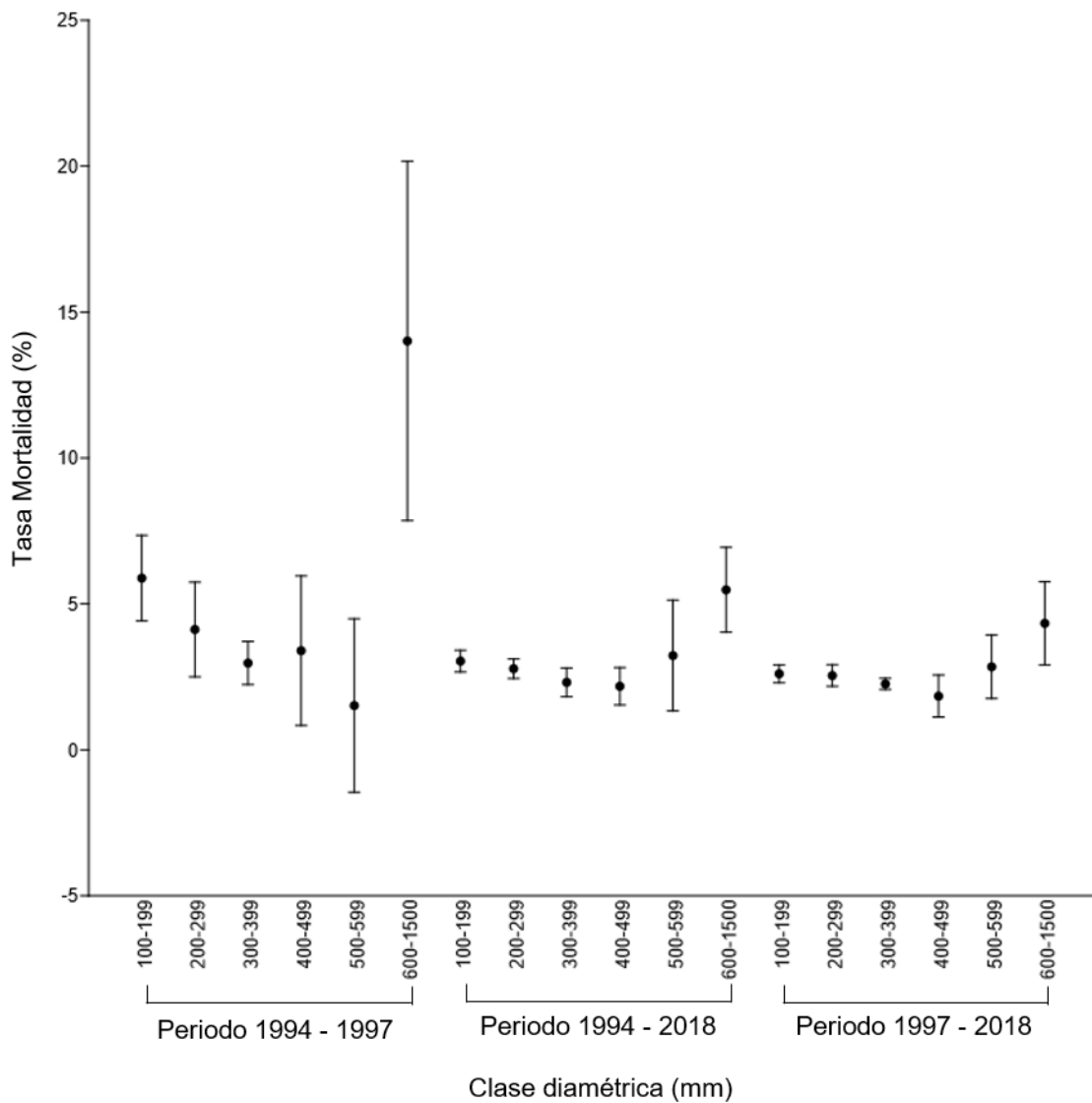
debido a que son de corta vida (Finegan, 1992); se espera que colonicen áreas de claro con mucha disponibilidad y que cuando otros individuos le causen competencia y sombra, esta muera.



Nota: Las barras son el error estándar al 95% de confianza. EP corresponde a Esciófitas parciales, ET a Esciófitas totales, HD a Heliófitas durables y HE heliófitas efímeras; 94 – 97 corresponde al periodo del 1994 al 1997, 94- 2018 corresponde al periodo 1994 al 2018 y 1997 – 2018 corresponde al periodo de 1997 al 2018.

Figura 3. Tasas de mortalidad según el gremio ecológico para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Se encontró que las clases diamétricas 100 a 199 mm y de 600 mm en adelante, presentaron diferencias significativas en las tasas de mortalidad entre el periodo 1994 – 1997 y los demás (ver figura 4); en el primer caso se trata árboles que mueren por causas indirectas al aprovechamiento, como apertura de caminos, apertura de claros y en el segundo caso corresponde al diámetro mínimo de corta para la mayoría de las especies por lo que esta mortalidad está fuertemente influenciada por la corta selectiva de individuos.



Nota: Las barras corresponden al error estándar con 95% de confianza.

Figura 4. Tasas de mortalidad según la clase diamétrica para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

6.2 Tasas de Crecimiento

6.2.1 Área basal

Se encontró que el área basal fue estadísticamente igual en los tres periodos de análisis (ver cuadro 2); es probable que no se encontraron diferencias significativas debido a que cada parcela recibió un nivel diferente de intervención; por ejemplo, en la parcela 9 el área basal se vio reducida en 20%, mientras que en la parcela 5 solo un 5%, haciendo que la variación sea alta y que no sean perceptibles las diferencias desde el punto de vista estadístico.

Tampoco se encontraron diferencias significativas al analizar el área basal con respecto al gremio ecológico; este resultado difiere del encontrado por Garro (2011), que encontró que aunque el área basal llega a recuperarse para un periodo de 19 años, el aporte correspondiente a las especies esciófitas no llegaba a recuperar sus valores, si no que era compensado por el efecto del crecimiento de las especies heliófitas; es probable que para este caso la especie *Pentaclethra macroloba* tenga gran efecto en ya que es considerada como una especie esciófita y es la de mayor abundancia y a lo largo de estos periodos no ha cambiado de gran forma su área basal (ver cuadros 17, 18 y 19)

Debido a que para el 2018 se cuenta con efectos de dos aprovechamientos y del huracán Otto, no es posible saber con certeza si el área basal se ha recuperado por parcela o acercado al valor de 1994 en algún momento, sin embargo, se podría asumir que si presentó recuperación, ya que sus valores difícilmente son menores a los del año 1997. Es posible inferir además que los efectos del huracán Otto no fueron tan significativos, ya que en otros bosques muy cercanos como el de Araya (2017) sufrieron afectaciones cercanas al 30% del área basal, dejando valores cercanos a los 20,8 m², lo que no ocurrió para los bosques analizados en el presente estudio.

Cuadro 2. Área basal y su incremento corriente anual en tres diferentes periodos de análisis para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Parcela	G 1994 (m ² /ha)	G 1997 (m ² /ha)	G 2018 (m ² /ha)	ICA 94-97 (m ² /ha/año)	ICA 94-18 (m ² /ha/año)	ICA 97-18 (m ² /ha/año)
5	28,71	27,21	27,70	-0,50	-0,04	0,02
6	31,48	25,99	26,37	-1,83	-0,21	0,02
7	33,00	27,10	26,20	-1,97	-0,28	-0,04
8	29,39	26,47	26,75	-0,98	-0,11	0,01
9	26,43	21,05	22,36	-1,79	-0,17	0,06
10	25,78	20,43	20,20	-1,78	-0,23	-0,01
11	30,36	28,40	31,40	-0,65	0,04	0,14
Promedio	29,31 ^a	25,23 ^a	25,85 ^a	-1,36 ^b	-0,14 ^c	0,03 ^d
Desviación	2,60	3,16	3,64	0,62	0,11	0,06
CV%	8,86	12,54	14,08	-45,97	-79,84	201,79

Nota: G representa el área basal, ICA es el incremento corriente anual, 94 – 97 corresponde al periodo del 1994 al 1997, 94- 2018 corresponde al periodo 1994 al 2018 y 1997 – 2018 corresponde al periodo de 1997 al 2018; las letras diferentes significan diferencias significativas con confianza del 95% mediante prueba Tukey (G) y prueba Mann-Whitney pairwise (ICA)

Las tasas de crecimiento basimétrico presentan diferencias significativas para los tres periodos de análisis; como es de esperarse, en el periodo 1994 – 1997 es donde presenta el mayor decrecimiento como efecto de la extracción de individuos de gran tamaño, para el periodo 1994 – 2018 estas tasas se mantienen negativas, pero con menor magnitud debido a que toma en cuenta el periodo de recuperación entre el primer y segundo aprovechamiento pero también la pérdida por efecto del paso del huracán Otto, presenta incremento.

6.2.2 Crecimiento diamétrico

Se encontró que el incremento corriente anual es significativamente mayor durante el periodo 1994 – 1997 que en los demás. Al igual que en casos anteriores, esta diferencia puede ser explicada por la formación de claros provocados por el aprovechamiento, estos al permitir mayor entrada de luz y disminuir competencia puede aumentar el crecimiento de los árboles (Louman, 2006), mientras que en los demás al ser periodos más largos, este efecto se ve disminuido y la tasa de crecimiento

es menor. Figueira et al. (2008) encontraron de igual forma, la cosecha aumenta significativamente el crecimiento de la masa arbórea.

Cuadro 3. Incremento corriente anual (ICA) en tres diferentes periodos de análisis para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Parcela	ICA (mm/año)		
	94-97	94-18	97-18
5	2,84	3,29	3,31
6	4,27	3,59	3,46
7	4,00	3,35	3,29
8	3,90	3,38	3,32
9	4,15	3,68	3,62
10	3,78	3,55	2,71
11	4,32	3,21	3,81
Promedio	3,89 ^a	3,44 ^b	3,36 ^b
Desviación	0,50	0,17	0,34
CV%	12,90	4,99	10,25

Nota: Las letras diferentes denotan diferencias significativas con confianza del 95% mediante la prueba Mann-Whitney pairwise

Para el análisis de las tasas de crecimiento por gremio ecológico se decidió omitir la especie *Pentaclethra maculosa*; aunque está reportada como esciófita (SIREFOR, 2010), su comportamiento en crecimiento es significativamente diferente al de este gremio, pero igual al del grupo heliófitas durables. Tomando en consideración lo anterior, se determinó que los grupos esciófitas totales, esciófitas parciales y heliófitas durables poseen tasas de crecimiento significativamente diferente (cuadro 4); el crecimiento de las heliófitas efímeras se presentó tan variable que no se encontraron diferencias significativas entre este grupo y los demás. Las esciófitas totales son las que presentaron las menores tasas de crecimiento, seguidas por las esciófitas parciales y las heliófitas durables. Las tasas de crecimiento que se acercan más a lo que establece la normativa para el aprovechamiento de bosques de 5 mm anuales (Leyes y Decretos, 2008) son las del grupo de heliófitas durables; por lo que la premisa de Schöngart (2008) de que las especies de lento crecimiento pueden ser

sobreexplotadas al usar esta metodología, podría ser especialmente cierta para los grupos de especies esciófitas.

Cuadro 4. Incremento corriente anual (ICA) según el gremio ecológico para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Parcela	ICA (mm/año)			
	*EP	ET	HD	HE
5	3,30	1,12	3,25	4,69
6	2,75	1,48	6,36	2,92
7	2,82	1,05	4,05	3,17
8	2,59	0,40	4,15	2,04
9	2,30	1,60	2,82	-
10	3,15	1,46	6,86	0,63
11	2,74	0,51	4,59	-
Promedio	2,81 ^a	1,09 ^b	4,58 ^c	2,69 ^{abc}
Desviación	0,31	0,44	1,40	1,34
CV%	11,09	40,42	30,57	49,84

Nota: EP: esciófitas parciales, ET: esciófitas totales, HD, heliófitas durables, HE, heliófitas efímeras. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con 95% de confianza mediante la prueba Mann-Whitney pairwise. *Para efectos de este análisis, se omitió el *Pentaclethra macroloba* ya que su crecimiento es estadísticamente diferente a las demás Esciófitas.

En el cuadro 5 se presenta el promedio de la tasa de crecimiento para las especies comerciales encontradas en las parcelas permanentes del presente estudio, estas tasas varían de 0,2 mm anuales como *Hymenolobium mesoamericanum*, *Pentaclethra macroloba* con 4,18 mm anuales, hasta 14 mm anuales como en el caso de *Vochysia ferruginea*.

Cuadro 5. Tasas de crecimiento diamétrico promedio (mm/año) para las especies comerciales de un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Especie	ICA (mm/año)
<i>Abarema adenophora</i>	2,19
<i>Apeiba membranacea</i>	6,11
<i>Brosimum guianense</i>	1,25
<i>Brosimum lactescens</i>	1,66
<i>Byrsonima arthropoda</i>	4,63
<i>Calophyllum brasiliense</i>	6,21
<i>Carapa guianensis</i>	4,07
<i>Cespedesia spathulatha</i>	4,81
<i>Cordia bicolor</i>	3,17
<i>Dendropanax arboreus</i>	3,93
<i>Dialium guianense</i>	4,97
<i>Dipteryx panamensis</i>	6,56
<i>Drypetes standleyi</i>	2,04
<i>Dussia macrophyllata</i>	1,18
<i>Elaeoluma glabrescens</i>	3,69
<i>Guarea gentryi</i>	1,04
<i>Hernandia didymantha</i>	4,96
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	4,96
<i>Hymenolobium mesoamericanum</i>	0,17
<i>Inga alba</i>	9,42
<i>Inga leiocalycina</i>	6,13
<i>Lacmellea panamensis</i>	1,42
<i>Laetia procera</i>	6,26
<i>Lecythis ampla</i>	2,17
<i>Maranthes panamensis</i>	3,04
<i>Ocotea insularis</i>	4,71
<i>Otoba novogranatensis</i>	3,56
<i>Pachira aquatica</i>	3,12
<i>Pentaclethra macroloba</i>	4,18
* <i>Pouteria</i> spp.	2,49
<i>Pterocarpus hayesii</i>	1,88
<i>Sacoglottis trichogyna</i>	2,23
<i>Sterculia recordiana</i>	1,48
<i>Tapirira guianensis</i>	7,23
<i>Terminalia amazonia</i>	5,42
<i>Terminalia bucidoides</i>	2,25
<i>Tetragastris panamensis</i>	2,75

Continuación de cuadro 5

<i>Vatairea erythrocarpa</i>	1,96
<i>Viola koschnyi</i>	3,75
<i>Viola sebifera</i>	1,46
<i>Vochysia allenii</i>	9,35
<i>Vochysia ferruginea</i>	14,96
<i>Xylopia sericophylla</i>	5,75

*Este grupo de especies está compuesto por *P. bulliformis*, *P. reticulata*, *P. calistophylla*, *P. silvestris* y *P. durlandii*

6.3 Modelos de crecimiento

Se presentan 10 modelos de regresión del Incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro, los cuales corresponden con grupos ecológicos y especies comerciales de interés. En el Anexo 2 se presentan todos los modelos generados

6.3.1 Grupo Heliófitas

Para este análisis no se contempló el grupo de heliófitas efímeras, ya que en el periodo de 24 años, la mayoría de los individuos había muerto. Para el modelo de heliófitas durables se trató de estratificar la muestra según el diámetro para tratar de lograr mejor explicación, sin embargo, no hubo mejoría. Las especies empleadas en este modelo se encuentran en el anexo 3.

Se comprobó que el modelo ocupaba una transformación de variables, ya que no se cumplía con el supuesto de normalidad; mediante la prueba Box-Cox, se determinó que con una transformación logarítmica en la variable dependiente sería posible evitar este tipo de error.

Los criterios de elección del cuadro 6 muestran que el modelo cuadrático es el que cumple con las condiciones más favorables; sin embargo, un problema que se presenta es que después de 1200 mm de diámetro estima valores negativos, lo que puede ser problemático para especies que pueden llegar a mayores tamaños como *Hieronyma alchorneoides* (Flores-Vindas & Obando-Vargas, 2014).

Cuadro 6. Criterios de decisión para el modelo de las especies Heliófitas durables para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	H R	N R
Cuadrático	0,629	+	+/-
Gompertz	0,844	-	+
VonBertalanffy	0,733	+/-	+/-

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y N R la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

Del modelo de la figura 5 se puede inferir que la mayoría de las especies heliófitas durables posee su mayor crecimiento entre los 600 a 800 mm de diámetro, con tasas cercanas a 10 mm anuales; Quesada y Castillo (2010) encontraron tasas máximas similares (8 mm anuales) para especies heliófitas en bosques de Península de Osa, sin embargo, difiere en los diámetros que se encuentra este punto de inflexión (entre 450 a 500 mm).

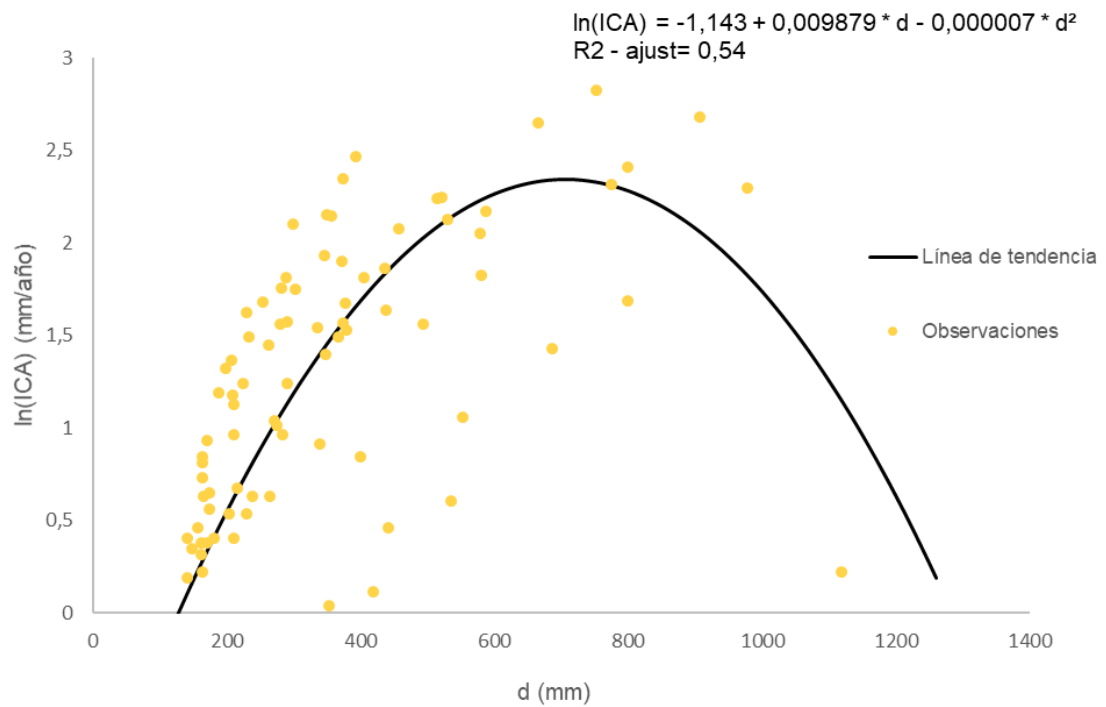


Figura 5. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con base en el diámetro (d) de las especies heliófitas durables para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Con los datos de validación se obtuvo un porcentaje de sesgo del 18,1% para el modelo escogido; la prueba Wilcoxon para muestras apareadas indica un *p-value* de 0,25; por lo que se acepta la hipótesis nula de que la mediana de los datos calculados y de los observados son estadísticamente iguales.

6.3.2 Grupo especies esciófitas

Para el caso de las esciófitas se separó la especie *Pentaclethra macroloba* que presentaba una tendencia de crecimiento bastante diferente a las demás especies (ver cuadro 4; esta especie se analiza aparte en la sección 6.3.7); además para este grupo fue necesario estratificar el análisis según el porte o tamaño máximo de la especie; donde a modo general fue posible reconocer árboles de porte pequeño (10 a 30 cm), de porte mediano (30 a 70 cm) y de porte grande (70 cm en adelante). Para esta clasificación se consultó literatura como Flores-Vindas & Obando Vargas (2014), Zamora, Jiménez & Poveda (2017) y observaciones de campo; una clasificación parecida fue usada en el estudio de Mora, Ramírez & Torres (2009). Las especies que se contaron para cada categoría se encuentran en el Anexo 3.

A través de la prueba Box-Cox, se determinó que los residuos no se comportaban de forma normal en los tres modelos propuestos para esciófitas, y por lo tanto no se cumplía este supuesto de regresión, por lo tanto fue necesario hacer una transformación a través de raíz cuadrada para resolver este problema.

Cuadro 7. Criterios de decisión para el modelo de esciófitas de porte grande para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	HR	NR
Cuadrático	0,484	+/-	+
Gompertz	0,478	+/-	+
Von Bertalanffy	0,477	+/-	+

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y NR la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

Como se puede ver en el cuadro 7, los modelos que más se ajusta al ICA de este grupo de especies fueron el de Von Bertalanffy y el de Gompertz, se elige usar el de Von Bertalanffy debido a que posee un error estándar ligeramente menor. De forma similar a las especies heliófitas durables, los valores máximos de crecimiento según el

modelo se dan en diámetros de 600 a 700 mm (ver figura 6) donde llegan a valores de 4 mm anuales.

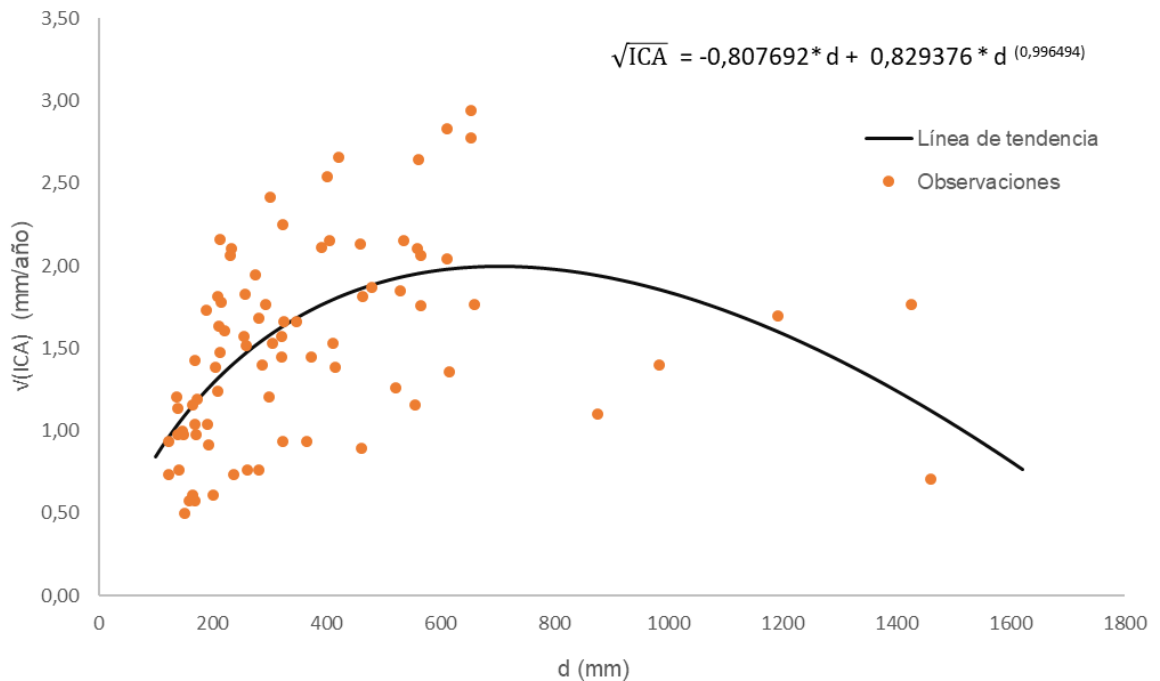


Figura 6. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro para las especies esciófitas de porte grande para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

A través de los datos de validación se determinó un porcentaje de sesgo del -8,47%, la prueba Wilcoxon para observaciones pareadas indica que la mediana de los datos observados no es diferente estadísticamente de la de los datos calculados (p -value=0,49).

El modelo que mejor se ajusta para el grupo de esciófitas de porte mediano fue el cuadrático (cuadro 8) ya que posee los parámetros más favorables y representa de mejor forma el diámetro máximo propuesto para este grupo.

Cuadro 8. Criterios de decisión del modelo de esciófitas de porte mediano para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	H R	N R
Cuadrático	0,418	+/-	+/-
Gompertz	0,421	+/-	+/-
Von Bertalanffy	0,430	+/-	+/-

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y N R la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

Para este caso, los valores máximos cercanos a 4mm anuales en la tasa de crecimiento que son alcanzados entre 300 y 400 mm de diámetro.

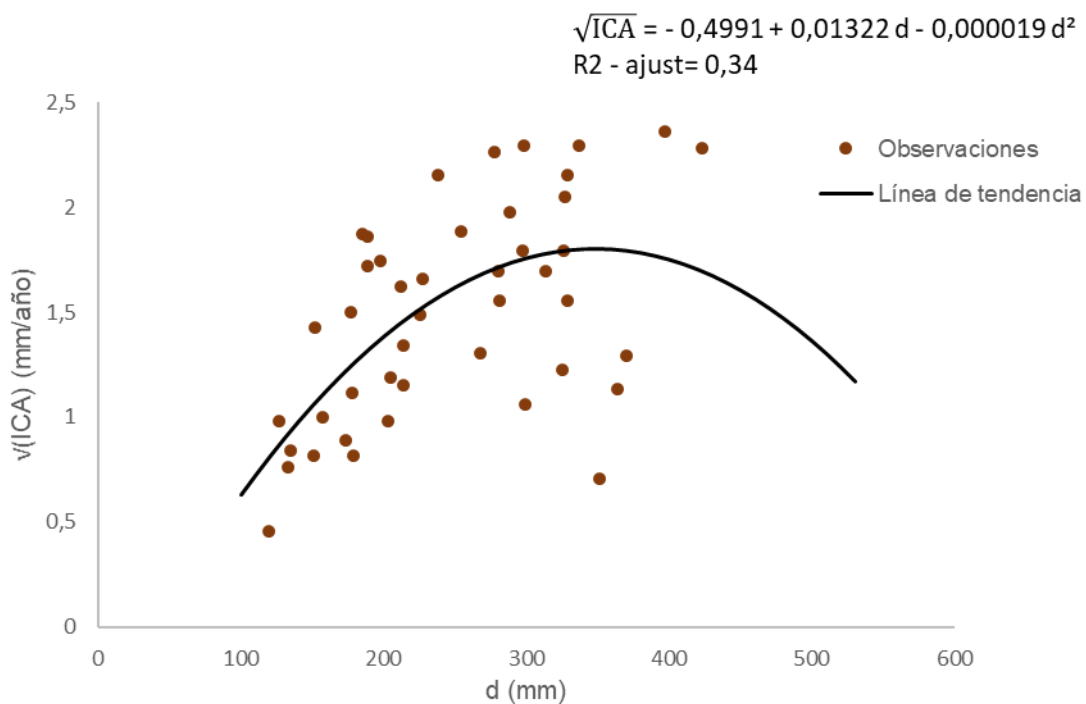


Figura 7. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de las especies esciófitas de porte mediano para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Se calculó un porcentaje de sesgo del 27,7% con los datos de validación; la prueba Wilcoxon para muestras apareadas indica que la mediana de los datos observados es estadísticamente igual a la mediana de los datos calculados ($p\text{-value} = 0,18$).

Los tres modelos propuestos para las esciófitas de porte pequeño tienen comportamiento similar ante los criterios de decisión (ver cuadro 9); se elige el modelo cuadrático debido a que su error estándar posee menores valores que los otros dos modelos.

Cuadro 9. Criterios de decisión para el modelo de esciófitas de porte pequeño para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	H R	N R
Cuadrático	0,278	+/-	+
Gompertz	0,284	+/-	+
Von Bertalanffy	0,292	+/-	+

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y N R la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

La figura 8 muestra la línea de tendencia para el modelo seleccionado anteriormente, los máximos valores parecen ser alcanzados cerca de 175 mm de diámetro; para analizar de mejor forma este grupo de especies sería mejor incluir individuos de 50 mm de diámetro. De los grupos analizados, este es el que presentó las menores tasas donde la línea de tendencia llega como máximo a 1,1 mm anuales.

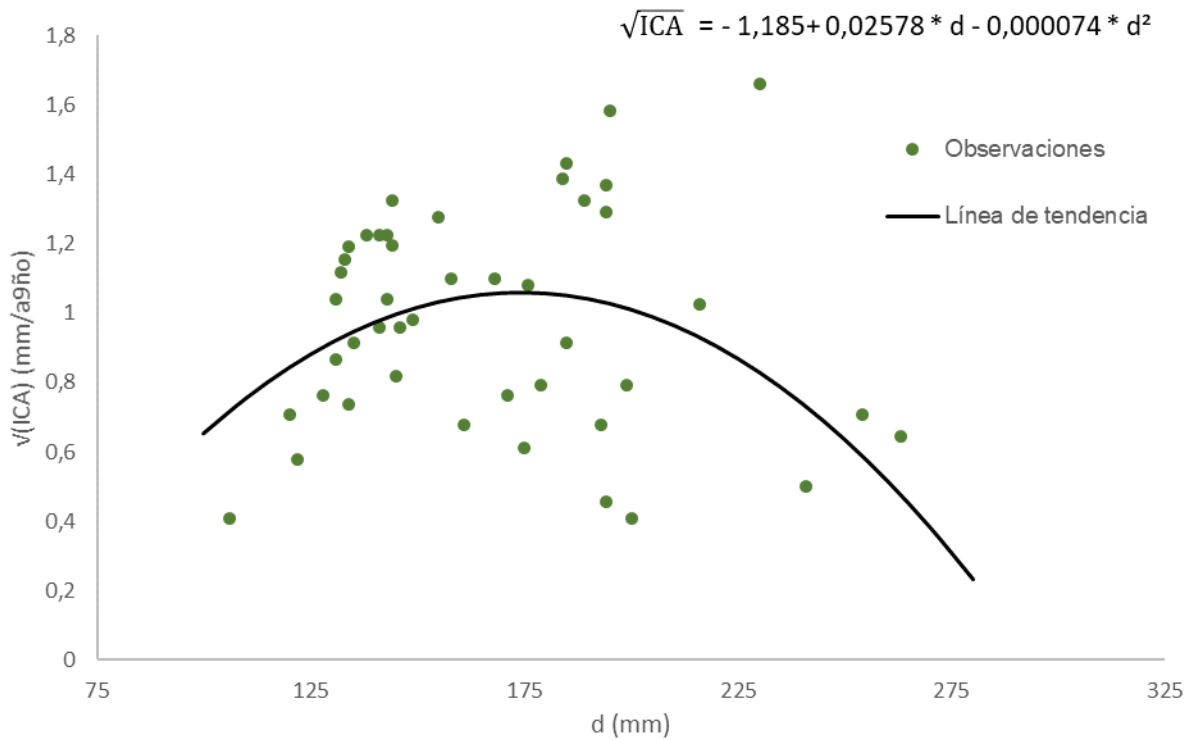


Figura 8. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) para las especies esciófitas de porte pequeño para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Se encontró un porcentaje de sesgo del 12,76% con los datos de validación. Se rechaza la hipótesis nula de que las medianas de los datos observados y estimados son diferentes a través de la prueba de Wilcoxon para observaciones pareadas (p -value = 0,50).

6.3.3 Grupo *Vochysia* spp. Aubl.

Para este grupo se analizaron las dos especies del género: *Vochysia ferruginea* y *Vochysia allenii*. Fue necesario aplicar una transformación de raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianza.

El modelo que explicó mejor el crecimiento de estas especies fue el cuadrático ya que posee el menor error estándar. Además, diámetro máximo que puede ser alcanzado por este modelo es consistente con lo reportado por Flores-Vindas & Obando-Vargas (2014).

Cuadro 10. Criterios de decisión para el modelo de *Vochysia allenii* Standl. & L.O. Williams y de *Vochysia ferruginea* Mart. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	HR	NR
Cuadrático	0,450	+/-	+
Gompertz	0,451	+/-	+
Von Bertalanffy	0,481	-	+

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y NR la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

De las especies analizadas en este apartado, *Vochysia* spp. fueron las que alcanzaron las mayores tasas de crecimiento con valores máximos de 15 mm anuales en la línea de tendencia. El punto de máximo crecimiento se da entre 700 y 800 mm según la figura 9. Un resultado parecido fue encontrado por Quesada y Castillo (2010), pero difiere el diámetro donde se encuentra este punto de inflexión que según estos autores, se encuentra entre 500 y 600 mm.

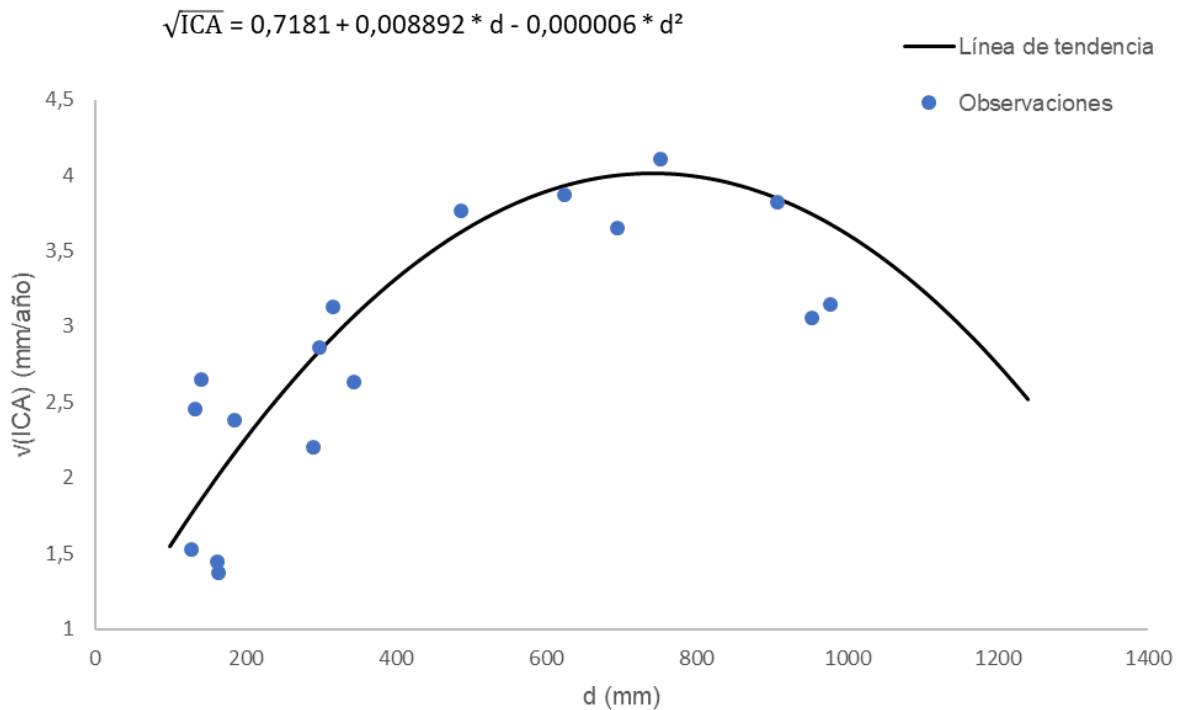


Figura 9. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) para las especies *Vochysia allenii* Standl. & L.O. Williams y de *Vochysia ferruginea* Mart. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

A través de los datos de validación se determinó un porcentaje de sesgo del -5,91%; la prueba Wilcoxon para muestras pareadas indica que la mediana de los datos observados es estadísticamente igual a la media de los datos estimados ($p\text{-value}=0,89$).

6.3.4 *Carapa guianensis* Aubl.

Para esta serie de datos fue necesaria la transformación de la variable independiente para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianza; esto anterior se logró aplicando la raíz cuadrada.

Según el cuadro 11, el modelo que presentó mejor ajuste fue el de Gompertz, ya que el error estándar es menor y los diámetros máximos son consistentes con lo reportado por Flores-Vindas & Obando-Vargas (2014); el de Gompertz aunque tiene un error estándar ligeramente menor, tiene peor comportamiento de residuos en cuando a normalidad.

Cuadro 11. Criterios de decisión para el modelo de *Carapa guianensis* Aubl. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	HR	NR
Cuadrático	0,423	+	+
Gompertz	0,400	+	+
Von Bertalanffy	0,425	+	+

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y N R la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

Según el modelo propuesto para esta especie (figura 10), el máximo crecimiento puede observarse entre los diámetros 600 y 700. Un problema que puede tener este modelo es entre los diámetros 500 mm y 1300 mm, ya que existe un vacío de información y la trayectoria de la curva hacia el final depende de un único punto.

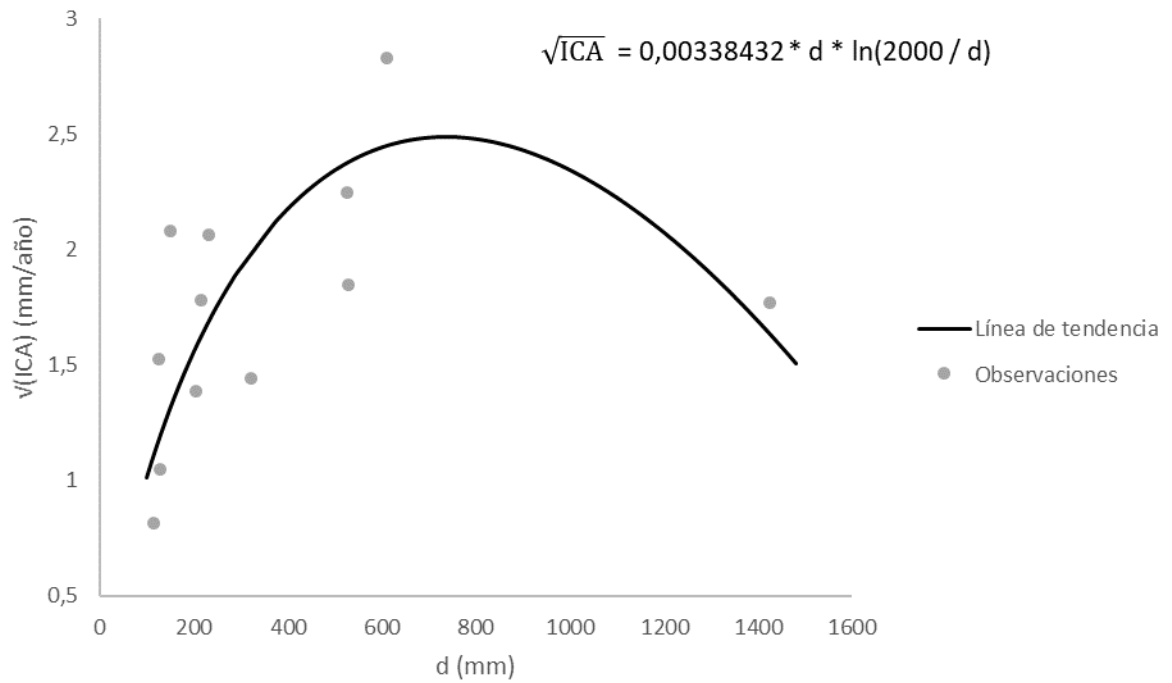


Figura 10. Modelo incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de *Carapa guianensis Aubl.* para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Se obtuvo un porcentaje de sesgo del -11,5% a través de los datos de validación; además la prueba Wilcoxon para medias pareadas indica que la mediana de los datos observados no estadísticamente diferente de la de los estimados ($p\text{-value} = 0,28$).

6.3.5 *Hernandia didymantha* Donn. Sm.

Para cumplir los supuestos de normalidad en este caso, fue necesario realizar una transformación de la variable de respuesta a través de logaritmo natural, esto fue determinado gracias a la prueba Box-Cox.

El modelo que explicó de mejor forma el crecimiento de *H. didymantha* fue el cuadrático ya que para este caso presentó criterios de decisión más favorables (cuadro 12).

Cuadro 12. Criterios de decisión para el modelo de *Hernandia didymantha* Donn. Sm. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	HR	NR
Cuadrático	0,567	+	+
Gompertz	1,010	+/-	-
Von Bertalanffy	0,656	+/-	+/-

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y NR la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

Según el modelo elegido (figura 11), los valores máximos de ICA son conseguidos entre los 600 a 700 mm de diámetro. Un problema con este modelo es que para valores menores a 100 mm se consiguen tasas de crecimiento negativas, lo cual es falso; para solucionar esto, se podrían incluir datos de individuos entre 50 a 100 mm. Se intentó resolver situación usando una intersección igual a 0, sin embargo, se pierde poder explicativo; por lo tanto, este modelo debe ser usado exclusivamente para individuos mayores a 10 cm de diámetro.

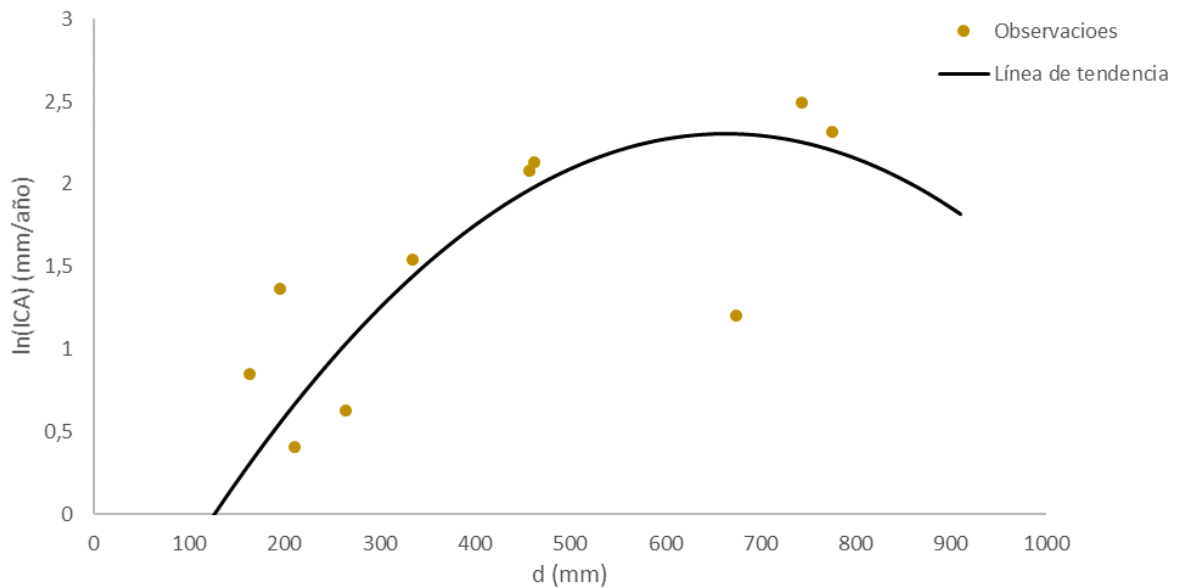


Figura 11. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de *Hernandia didymantha* Donn. Sm. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Se estimó un porcentaje de sesgo del -23,26% con base en los datos de validación; mediante la prueba Wilcoxon para datos apareados no se encontraron diferencias significativas entre las medianas de los datos observados y los datos estimados (p -value = 0,1).

6.3.6 *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith

Para el caso de *D. guianense*, fue necesario hacer una transformación a través de raíz cuadrada de la variable dependiente para lograr cumplir con los supuestos de regresión; el modelo de mayor explicación fue el de Gompertz, ya que tuvo el mejor comportamiento de residuos en cuanto error estándar (cuadro 13). Aunque con el modelo cuadrático presentó mejor normalidad de residuos, se elige el de Gompertz ya que representa diámetros de mayor tamaño (hasta 1175 mm), la literatura reporta que esta especie puede llegar a diámetros cercanos a 1500 mm (Flores-Vindas & Obando-Vargas, 2014);

Cuadro 13. Criterios de decisión para el modelo de *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	HR	NR
Cuadrático	0,543	+/-	+
Gompertz	0,541	+/-	+/-
Von Bertalanffy	0,564	+/-	+/-

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y NR la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y - un comportamiento indeseado.

Según el modelo elegido (figura 12), las mayores tasas de crecimiento son alcanzadas entre 400 a 500 mm de diámetro y poseen valores cercanos a 5,3 mm anuales.

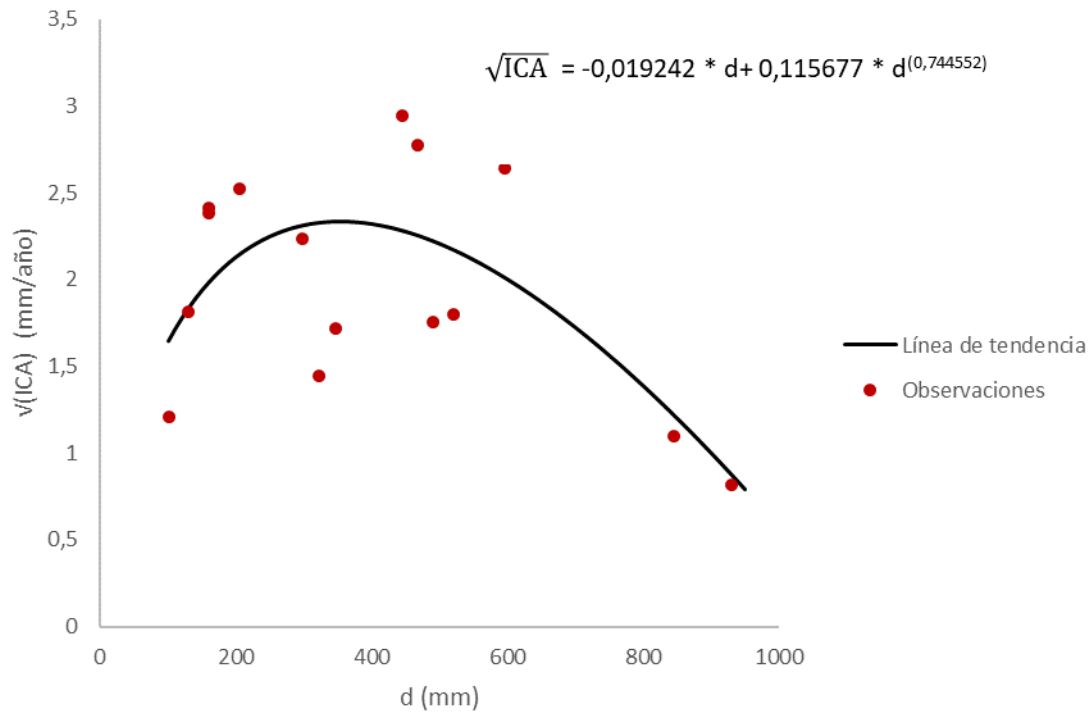


Figura 12. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

A través de los datos de validación se obtuvo un porcentaje de sesgo del -11,43%; sin embargo, la prueba Wilcoxon para medianas apareadas refleja que no hay diferencias significativas entre los datos observados y los calculados ($p\text{-value} = 0,11$).

6.3.7 *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze

Para esta especie fue necesaria la transformación de la variable dependiente para cumplir con el supuesto de homocedasticidad de la varianza. Ningún modelo logró modelar satisfactoriamente el crecimiento diamétrico de esta especie ya que para los tres casos hubo falta significativa de ajuste ($p\text{-value} > 0,05$) y presentan altos errores estándar y mal comportamiento de residuos.

6.3.7 Myristicaceae R. Br.

Para este modelo se tomaron en cuenta las siguientes especies: *Virola sebifera* Aubl., *Virola koschnyi* Warb. y *Otoba novogranatensis* Moldenke. Para seguir los supuestos de normalidad y homocedasticidad fue necesario transformar la variable dependiente a través de raíz cuadrada.

El modelo de mejor ajuste resultó ser el de Gompertz, ya que su error estándar es menor (ver cuadro 14). Los demás criterios de decisión se mantuvieron igual para los otros modelos.

Cuadro 14. Criterios de decisión para el modelo de Myristicaceae R. Br. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

Modelo	S	HR	NR
Cuadrático	0,542	+	+
Gompertz	0,526	+	+
Von Bertalanffy	0,546	+/-	+/-

Nota: s corresponde al error estándar de la regresión, HR la homocedasticidad de los residuos y NR la normalidad de los residuos. + denota un comportamiento ideal, +/- un comportamiento regular y – un comportamiento indeseado.

De la figura 14 puede inferirse que los incrementos de mayor magnitud se dan entre las clases diamétricas 600 a 800 mm y según la línea de tendencia llegan hasta 5,7 mm anuales. Aunque se carecen observaciones para individuos mayores a 500 mm, se puede asumir que la línea de tendencia es consistente ya que considera los diámetros máximos reportados para las especies del modelo (*V.sebifera* = 900 mm; *O.*

novogranatensis = <1000 mm y *V. koschnyi* = 1500 mm; Flores-Vindas & Obando-Vargas, 2014).

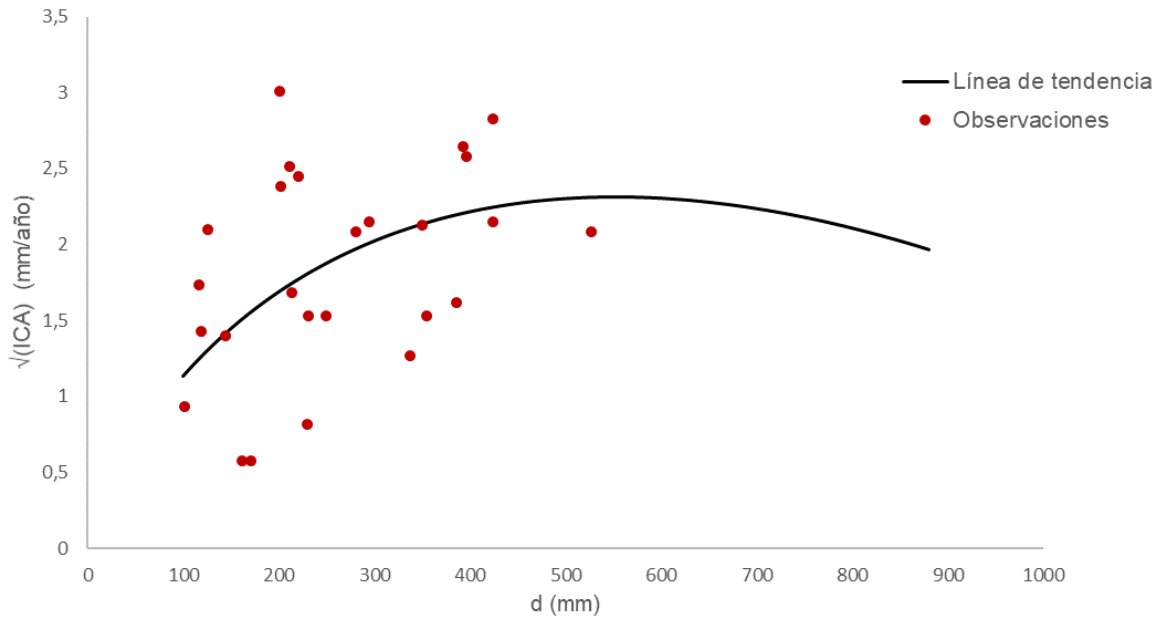


Figura 13. Modelo del incremento corriente anual (ICA) con respecto al diámetro (d) de la familia Myristicaceae R. Br. para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

De acuerdo con los datos de validación, el presente modelo presenta un porcentaje de sesgo del 15,01%, la prueba Wilcoxon para observaciones pareadas indica que la mediana de los datos observados no es estadísticamente diferente de la mediana de los datos estimados ($p\text{-value} = 0,7$)

6.4 índices de diversidad e importancia ecológica

El cuadro 15 muestra que no hubo diferencias significativas entre los índices de alfa diversidad del bosque en condición de primario (1994), después de la primera intervención (1997) ni después de la segunda intervención (2018). Para este caso no se presentan bajas en la diversidad que indiquen degradación del sistema como indica Gadow, Sánchez & Álvarez (2007); así como tampoco incremento en la diversidad ante disturbios intermedios como lo explica Asquith (2002). Resultados parecidos fueron encontrados por Carreño-Rocabado et al. (2012) y Lozada et al. (2016), en donde la corta selectiva parece no haber afectado los valores de alfa diversidad. Sin embargo, si hay otros autores que reportan disminuciones significativas de la diversidad Adekunle, Olagoke, & Ogundare (2013), probablemente en estos casos se trate de bosques con mayor grado de intervención. Ninguno de los dos componentes del índice de Shannon (Riqueza y Equidad) presentó diferencias significativas.

Cuadro 15. Índices de alfa diversidad en tres periodos para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

índice	1994	1997	2018
D	0,09 ($\pm 0,02$)	0,09 ($\pm 0,02$)	0,08 ($\pm 0,01$)
H'	3,39 ($\pm 0,15$)	3,35 ($\pm 0,17$)	3,42 ($\pm 0,15$)
M	12,97 ($\pm 1,11$)	12,36 ($\pm 1,31$)	12,41 ($\pm 1,01$)
S	71,29 ($\pm 6,34$)	66,57 ($\pm 7,46$)	67,43 ($\pm 6,59$)
E	0,42 ($\pm 0,03$)	0,43 ($\pm 0,04$)	0,46 ($\pm 0,04$)

Nota: D es el índice de Simpson, H' es el índice de Shannon, M es el índice de Margalef, S es la riqueza específica, E es la equidad de la comunidad. No se encontraron diferencias significativas al 95% de confianza.

Los índices de betadiversidad por otro lado, demuestran que con el tiempo la composición florística fue diferente (ver cuadro 16), este fenómeno se ha presentado probablemente por la llegada de nuevas especies heliófitas al sitio, por ejemplo en el 2018 se registra por primera vez *Jacaranda copaia*, *Ceiba pentandra*, *Trichospermum galeotii*, *Croton smithianus* y también hay efecto de la desaparición de ciertas especies poco abundantes, en su mayoría de familias como Rubiaceae, Lauraceae, Meliaceae

y Sapotaceae. Al analizar la abundancia y número de especies por gremio ecológico no se encontraron diferencias significativas entre los tres periodos, por lo que estos cambios en betadiversidad no se deben a reemplazo de individuos y especies esciófitas por heliófitas, si no que se debe a casos particulares. Esto anterior puede ser especialmente cierto para el índice Jaccard que depende solamente de las especies compartidas en ambos sitios (Moreno, 2001); para el índice Bray-Curtis que toma en cuenta además la abundancia también hay efecto de especies en las que se ha aumentado su abundancia después del aprovechamiento (ver cuadro 17, 18 y 19).

Cuadro 16. índices de betadiversidad en tres periodos para un bosque tropical intervenido en Yucatán de San Carlos, Costa Rica.

índice	Periodo comparación		
	94-97	97-18	94-18
B	0,081 ($\pm 0,015$) ^a	0,238 ($\pm 0,033$) ^b	0,263 ($\pm 0,037$) ^b
J	0,87 ($\pm 0,03$) ^a	0,60 ($\pm 0,04$) ^b	0,55 ($\pm 0,03$) ^c

Nota: B es el índice de Bray-Curtis, J es el índice de Jaccard. Las letras diferentes denotan diferencias significativas al 95% entre los periodos de análisis con la prueba de Tukey.

Se puede inferir que este cambio en betadiversidad no sucedió por efectos directos del primer aprovechamiento, si no que ha sido algo que se ha dado a largo plazo, donde el periodo del 1994 al 2018 muestra las mayores diferencias. Un efecto que añade error a estas estimaciones es que varios individuos de especies desconocidas murieron y es imposible saber si su especie corresponde a la misma de algunos de los nuevos ingresos para el 2018, sin embargo, al omitir estos casos del análisis, las diferencias significativas continuaron presentes.

La razón por la cual es posible observar cambios en la betadiversidad y no en la alfa diversidad es que en esta última no es perceptible el cambio de especies, sino que solamente se basa en la riqueza específica, equidad o una combinación de estas (Moreno, 2001), mientras que la betadiversidad es una medida del reemplazo de especies y sus proporciones (Whittaker, 1972 & Magurran, 1988).

Del análisis IVI (cuadros 17, 18 y 19) se puede observar que la especie *Pentaclethra macroloba* es la que se mantiene con mayor importancia a través de los 3 periodos de análisis, la cual es dada por que posee los mayores valores de sus tres componentes; esta no ha sido afectada de gran forma por el aprovechamiento.

Cuadro 17. Análisis IVI del bosque primario sin intervención en el 1994

Especie	Abundancia		Dominancia		Frecuencia		IVI
	abs	%	abs	%	abs	%	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	409	25,85	36,77	36,59	247	18,39	80,84
<i>Welfia georgii</i>	107	6,76	2,33	2,32	92	6,85	15,93
<i>Carapa guianensis</i>	21	1,33	7,02	6,98	20	1,49	9,80
<i>Vochysia allenii</i>	31	1,96	4,83	4,81	28	2,08	8,85
<i>Euterpe precatoria</i>	68	4,30	0,71	0,70	50	3,72	8,72
<i>Dialium guianense</i>	23	1,45	4,71	4,68	21	1,56	7,70
<i>Ardisia fimbriifera</i>	47	2,97	0,96	0,96	41	3,05	6,98
<i>Iriartea deltoidea</i>	46	2,91	0,90	0,90	38	2,83	6,63
<i>Pourouma bicolor</i>	37	2,34	1,82	1,81	32	2,38	6,53
Subtotal 9 especies	789	49,87	60,03	59,74	569	42,37	151,98
Subtotal 182 especies	793	50,13	40,45	40,26	774	57,63	148,02
Total 191 especies	1582	100	100,49	100	1343	100	300

Una especie que si ha reducido su importancia es *Carapa guianensis*, ya que pasó de posición 3 a 11 y 12 en los años 1997 y 2018 respectivamente; el efecto se da por la reducción de la dominancia de la especie, lo que indica que son consecuencias directas de la extracción de individuos de gran tamaño; un caso similar se presentó en *Dialium guianense*, pero en esta especie se evidenció hasta el 2018, ya que en el 1995 no se cosechó. En bosques primarios cercanos a los de este proyecto, se encontró de igual forma que *P. macroloba* alcanza los mayores valores de IVI; sin embargo, ninguno presentó un valor tan alto (Araya, 2017; Centeno, 2010).

Cuadro 18. Análisis IVI del bosque primario después de la primera intervención en el 1997.

Especie	Abundancia		Dominancia		Frecuencia		IVI
	abs	%	abs	%	abs	%	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	378	26,77	35,42	40,96	234	19,4	87,1
<i>Welfia georgii</i>	84	5,95	1,82	2,10	73	6,1	14,1
<i>Dialium guianense</i>	23	1,63	4,99	5,77	21	1,7	9,1
<i>Euterpe precatória</i>	57	4,04	0,59	0,68	41	3,4	8,1
<i>Vochysia allenii</i>	26	1,84	3,23	3,74	24	2,0	7,6
<i>Pourouma bicolor</i>	36	2,55	1,91	2,20	31	2,6	7,3
<i>Iriartea deltoidea</i>	42	2,97	0,81	0,94	36	3,0	6,9
<i>Ardisia fimbriifera</i>	40	2,83	0,77	0,89	36	3,0	6,7
<i>Hernandia didymantha</i>	22	1,56	1,70	1,97	22	1,8	5,4
Subtotal 9 especies	708	50,14	51,24	59,24	518	43,0	152,4
Subtotal 170 especies	704	49,86	35,25	40,76	687	57,0	147,6
Total 179 especies	1412	100	86,49	100	1205	100	300

Por otro lado, especies de porte pequeño como *E. precatória*, *A. fimbriifera* parecen haber sido favorecidas por las cosechas, debido a que para el 2018 han aumentado sus valores de abundancia y frecuencia y con esto su importancia ecológica.

Cuadro 19. Análisis IVI del bosque primario después de la segunda intervención en el 2018.

Especie	Abundancia		Dominancia		Frecuencia		IVI
	abs	%	abs	%	abs	%	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	338	22,72	36,25	40,92	213	16,80	80,44
<i>Euterpe precatória</i>	114	7,66	1,25	1,41	74	5,84	14,91
<i>Welfia georgii</i>	86	5,78	1,86	2,10	73	5,76	13,64
<i>Ardisia fimbriifera</i>	61	4,10	1,07	1,21	50	3,94	9,26
<i>Vochysia allenii</i>	28	1,88	4,30	4,86	25	1,97	8,71
<i>Pourouma bicolor</i>	40	2,69	1,88	2,12	36	2,84	7,65
<i>Dialium guianense</i>	19	1,28	3,63	4,10	18	1,42	6,80
<i>Hernandia didymantha</i>	22	1,48	2,55	2,88	22	1,74	6,09
<i>Brosimum lactescens</i>	29	1,95	1,64	1,86	29	2,29	6,09
Subtotal 9 especies	737	49,53	54,44	61,47	540	42,59	153,58
Subtotal 170 especies	751	50,47	34,13	38,53	728	57,41	146,42
Total 168 especies	1488	100	88,57	100	1268	100	300

7. CONCLUSIONES

La tasa de reclutamiento general se mantuvo estadísticamente igual para el periodo de análisis; sin embargo, las heliófitas presentaron tasas significativamente mayores para periodos cercanos al aprovechamiento. Las tasas de mortalidad fueron significativamente mayores para periodos cercanos a la cosecha, esto fue especialmente cierto para especies esciófitas, que parecen haber sido afectadas en mayor forma por esta actividad.

La corta selectiva aumentó significativamente las tasas de crecimiento a corto plazo para la masa arbórea en general; los gremios ecológicos heliófitas durables, esciófitas totales y parciales presentaron tasas y tendencias de crecimiento significativamente diferente. La tasa de crecimiento general para todo el periodo de análisis corresponde a 3,44 mm anuales, el área basal decreció a una tasa de 0,14 m²/ha anuales durante todo el periodo, donde el Huracán Otto parece no haber causado mucho efecto.

Los modelos que presentaron la mejor explicación del crecimiento fueron el de Gompertz y el cuadrático. El diámetro y la genética (en medida de grupos de especies similares o especies) fueron variables significativas para explicar el incremento corriente anual (ICA). Fue necesario aplicar transformaciones a las variables dependientes de todos los modelos mediante logaritmos o raíces cuadradas. Para el caso de esciófitas. En la mayoría de los casos, el crecimiento máximo se presentó entre los 500 a 700 mm de diámetro. La especie *Pentaclethra macroloba* no se logró modelar ya que presentó falta de ajuste significativa.

El aprovechamiento forestal no afectó los valores de alfa diversidad a corto ni a largo plazo; sin embargo, a través de los valores de beta diversidad fue posible observar cambios en de la composición florística y la abundancia de especies; así mismo se produjeron cambios en el índice de importancia ecológica de las especies más importantes que se atribuyen al aprovechamiento, *Pentaclethra macroloba* se mantiene como la especie más importante.

8. RECOMENDACIONES

Se recomienda estudiar el crecimiento diamétrico en otras partes del país para así fomentar un mejor conocimiento y manejo de los bosques naturales.

Se puede realizar un análisis similar contemplando índices de competencia para determinar si estos aumentan significativamente el poder explicativo de los modelos de crecimiento.

Realizar regresiones con mayor cantidad de observaciones, con el fin de tener mejor representación de los diámetros mayores.

Para futuras mediciones de estas parcelas permanentes, se recomienda ubicar los vértices de las parcelas a través de los árboles inicialmente marcados en el 1994, ya que esto asegura un menor error.

9. REFERENCIAS

- Adekunle, V., Olagoke, A., & Ogundare, L. (2013). Logging impacts in tropical lowland humid forest on tree species diversity and environmental conservation. *Applied ecology and environmental research*, 11(13), 491-511.
- Aguirre-Calderón, O. (2015). Manejo Forestal en el Siglo XXI. *Madera y Bosques*, 21, 17-28. Recuperado a partir de <http://www.scielo.org.mx/pdf/mb/v21nspe/v21nspea2.pdf>
- Alder, D. (1995). *Growth modeling for mixed tropical forests*. Oxfordshire, England: Oxford Forest Institute, p. 134.
- Alder, D., & Synnott, T. J. (1992). *Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest* (pp. 1-88). Oxford: Univ. of Oxford.
- Araya, J. (2017). *Efectos del huracán Otto sobre la estructura y composición florística de un bosque primario en Boca Tapada de Pital, San Carlos, Costa Rica*. (Tesis de Licenciatura). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Asquith, N. (2002). La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In: M. Guariguata and G. Kattan, ed., *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales* (pp.377-406). Cartago, Costa Rica: LUR.
- Bazzaz, F. A. (1984). Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In E. Medina, H. A. Mooney & C. Vázquez-Yánes (Eds.), *Physiological ecology of plants of the wet tropics: Proceedings of an international symposium held in oxatepec and los tuxtlas, mexico, june 29 to july 6, 1983* (pp. 233-243). Dordrecht: Springer Netherlands.10.1007/978-94-009-7299-5_17 Retrieved from https://doi.org/10.1007/978-94-009-7299-5_17
- Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly review of biology*, 32, 217 – 231.

- Boucher, D. (1999). *Tropical forests. Environmental geology* (pp. 610-612). Dordrecht: Springer Netherlands.10.1007/1-4020-4494-1_331 Retrieved from https://doi.org/10.1007/1-4020-4494-1_331
- Bowman, D., Brienen, R., Gloor, E., Phillips, O. & Prior, L. (2013). *Detecting trends in tree growth: Not so simple* 2878/10.1016/j.tplants.2012.08.005 Retrieved from <http://ezproxy.itcr.ac.cr:2079/science/article/pii/S1360138512001756>
- Bray, J. R. & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest assemblages of southern Wisconsin. *Ecological Monograph* 27, 325–349.
- Buzas, M. & Hayek, L. (1998). SHE Analysis for Biofacies Identification. *Journal of Foraminiferal Research*, 28(3), 233 – 239.
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J., & Poorter, L. (2012). Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal Of Ecology*, 100(6), 1453-1463. doi:10.1111/j.1365-2745.2012.02015.x
- Centeno, F. (2010). *Evaluación de la Aplicación de Tratamientos Silviculturales en Bosques Naturales de la Región Huetar Norte de Costa Rica* (Tesis de Licenciatura). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Chavarría, M. (2010). *Costa Rica: algunas cifras forestales al 2010* (pp. 1-12). San José, Costa Rica: SIREFOR.
- Corrales, E., & Rodríguez, Y. (1995). *Índice de vigor para árboles individuales después del aprovechamiento forestal en el bosque húmedo tropical* (Tesis de Bachillerato). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Dawkins, H.C. (1958). *The management of natural tropical high forest with special reference of Uganda*. Oxford: University of Oxford (pp. 44, 45).

- Del Valle, J. (1986). La ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy en la determinación de la edad y el crecimiento de árboles tropicales. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 39(1), 61 – 74.
- Dirzo, R. (2001). Tropical forests. In F. S. Chapin, O. E. Sala & E. Huber-Sannwald (Eds.), *Global biodiversity in a changing environment: Scenarios for the 21st century* (pp. 251-276). New York, NY: Springer New York.10.1007/978-1-4613-0157-8_12 Retrieved from https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0157-8_12
- Esquivel, E., & Salas, C. (1994). *Índice de competencia individual en árboles del bosque húmedo tropical*. (Tesis de Bachillerato). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- FAO. (2016). *El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra* (p. 10). Roma. Recuperado a partir de <http://www.fao.org/3/a-i5588s.pdf>
- Finegan, B. (1992). *Bases Ecológicas para la Silvicultura. Tema 1. V Curso Internacional sobre Silvicultura y Manejo de Bosques Tropicales*. Turrialba, Costa Rica: CATIE.
- Figueira, A., S. Miller., C. de Sousa., M. Menton., A. Maia., H. da Rocha., and M. Goulden. (2008). Effects of selective logging on tropical forest tree growth. *J. Geophys. Res.*, 113, G00B05, doi:10.1029/2007JG000577.
- Flores-Vindas, E. & Obando-Vargas. G. (2014). *Árboles del trópico húmedo: importancia socioeconómica*. (2da. Ed). Editorial Tecnológica de Costa Rica.
- Gadow, K., Sofía, S., & Álvarez, J. (2007). *Estructura y Crecimiento del Bosque* (pp. 142 - 219). Santiago de Compostela: Universidad de Santiago de Compostela.
- García, H. (1996). *Índice de vigor para árboles individuales después de aprovechamiento forestal. En la finca Chirripocito*. (Tesis de Bachillerato). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

- Garro, M. (2011). *Recuperación del bosque húmedo tropical 19 años después de la cosecha bajo cuatro sistemas de manejo forestal, en la Península de Osa, costa rica* (Tesis de Licenciatura). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Hartshorn, G. (1978). Treefalls and tropical forest dynamics. In: P. Tomlinson and M. Zimmerman, ed., *Tropical trees as living systems* (pp. 617-638). UK: Cambridge University Press.
- Hartshorn, G. S. (1995). Ecological basis for sustainable development in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26(1), 155-175. 10.1146/annurev.es.26.110195.001103 Retrieved from <https://doi.org/10.1146/annurev.es.26.110195.001103>
- Hernández, L., & Castellanos, H. (2006). Crecimiento diamétrico arbóreo en bosques de Sierra de Lema, Guayana Venezolana: Primeras Evaluaciones. *Interciencia*, 31(11), 779 - 786. doi:0378-1844/06/11/779-08
- Herrera, A. (2000). *La clasificación numérica y su aplicación en la ecología*. Universidad INTEC/Programa EcoMar, Inc. Editorial Sanmenycar, Santo Domingo, 121 pp
- Holdridge, L. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Lamprecht, H. (1990). *Silvicultura en los trópicos*. (pp. 20 - 69). Eschborn: gtz.
- Leyes y decretos. (1969). Asamblea Legislativa. *Ley Forestal No. 4465*. Costa Rica.
- Leyes y decretos. (1994). Resolución No. 108-94 DGF-MIRENEM. *Manual de procedimientos técnico-administrativos para el manejo y aprovechamiento forestal en Costa Rica*. Costa Rica.
- Leyes y decretos. (1996). Asamblea Legislativa. *Ley Forestal No. 7575*. Costa Rica.

- Leyes y decretos. (1997). Decreto No. 25721. *Reglamento a la Ley Forestal*. Costa Rica.
- Leyes y decretos. (2008). Decreto No. 34559. *Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Principios, Criterios e Indicadores, Código de Prácticas y Manual de Procedimientos*. Costa Rica.
- Leyes y decretos. (2009). R-SINAC-021-2009. *Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Código de Prácticas*. Costa Rica.
- Louman, B. (2006). Impacto ambiental del aprovechamiento. En L, Orozco., C, Brumér. & D, Quirós (Ed.), *Aprovechamiento de impacto reducido en bosques latifoliados húmedos tropicales* (1st ed., pp. 374-381). Turrialba, Cartago: CATIE.
- Lozada, J., Arends, E., Sánchez, D., Villarreal, A., Guevara, J., Soriano, P., & Costa, M. (2016). Recovery after 25 years of the tree and palms species diversity on a selectively logged forest in a Venezuelan lowland ecosystem. *Forest Systems*, 25(3), 1-11. Recuperado de <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2016253-08178>
- Lüttge, U. (1997). Tropical forests. In U. Lüttge (Ed.), *Physiological ecology of tropical plants* (p. 5). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.10.1007/978-3-662-03340-1_3 Recuperado de https://doi.org/10.1007/978-3-662-03340-1_3
- Lüttge, U. (2008). Tropical forests. II. ecophysiological responses to light. (2008). In U. Lüttge (Ed.), *Physiological ecology of tropical plants* (pp. 103-148). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.10.1007/978-3-540-71793-5_4 Retrieved from https://doi.org/10.1007/978-3-540-71793-5_4
- McGill, B., Dornelas, M., Gotelli, N. & Magurran, A. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends In Ecology & Evolution*, 30(2),104 – 113.
- Magurran, A. E. (1988). Choosing and interpreting diversity measures. In A. E. Magurran (Ed.), *Ecological diversity and its measurement* (pp. 61-80). Dordrecht: Springer Netherlands.10.1007/978-94-015-7358-0_4 Retrieved from https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0_4

- Margalef, R. (1968). *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA (p. 55).
- Meza, A., Carrera, F. & Lourman, B. (2006). Sistemas de aprovechamiento forestal. En L, Orozco., C, Brumér. & D, Quirós (Ed.), *Aprovechamiento de impacto reducido en bosques latifoliados húmedos tropicales* (1st ed., p. 380). Turrialba, Cartago: CATIE
- Montagnini, F. & Jordan, C. (2005). *Tropical forest ecology: The basis for conservation and management* (pp. 131-161). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. 10.1007/3-540-27244-5_5 Retrieved from https://doi.org/10.1007/3-540-27244-5_5
- Mora, E., Ramírez, H., & Torres, A. (2009). Análisis de las tasas de crecimiento diametral por grupos funcionales de especies arbóreas en un bosque tropical semi-decídúo de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 53(1), 23-31.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, 84 pp.
- Muscolo, A., Bagnato, S., Sidari, M., & Mercurio, R. (2014). A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 25(4), 725-736. 10.1007/s11676-014-0521-7 Recuperado de <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0521-7>
- OET. (2008). *El Abastecimiento Sostenible de Madera en Costa Rica* (p. 50). San José. Recuperado a partir de http://onfcr.org/media/uploads/cyclope_old/adjuntos/AbastecimientoSostenibleMadera_CRnu34231.pdf
- Oliver, C. D., & Larson, B. C. (1990). *Forest stand dynamics*. New York u.a: McGraw-Hill.
- ONF. (2009). *Consumo de madera 1998-2008 (m3-r). Madera en rollo con corteza que llega a la industria*. San José, Costa Rica.

- ONF. (2013). *Usos y aportes de la madera en Costa Rica*. Estadísticas 2012 (p. 9). San José, Costa Rica.
- ONF. (2014). *Usos y aportes de la madera en Costa Rica*. Estadísticas 2013 (p. 9). San José, Costa Rica.
- ONF. (2015). *Usos y aportes de la madera en Costa Rica*. Estadísticas 2014 (p. 9). San José, Costa Rica.
- ONF. (2016). *Usos y aportes de la madera en Costa Rica*. Estadísticas 2015 (p. 10). San José, Costa Rica.
- ONF. (2017 a). *Precios de la madera en Costa Rica para el primer semestre del 2017 y tendencias de las principales especies comercializadas* (pp. 1-2). San José Costa Rica.
- ONF. (2017 b). *Usos y aportes de la madera en Costa Rica*. Estadísticas 2016 (p. 10). San José, Costa Rica.
- Ortiz, E. (2016). *Crecimiento y Rendimiento Forestal* (pp. 16-26). San José: Instituto Tecnológico de Costa Rica
- Peet, R. (1974). The Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 285-307. Retrieved from <http://ezproxy.itcr.ac.cr:2142/stable/2096890>
- PEN. (2016). *Vigesimosegundo Informe Estado de la Nación en Desarrollo Humano Sostenible* (p. 64). San José, Costa Rica. Recuperado a partir de https://www.estadonacion.or.cr/files/biblioteca_virtual/022/PEN-22-2016-BOOK-BAJA.pdf
- Pielou, E. C. (1977). *Mathematical ecology* (2. ed.). New York u.a: Wiley.
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31 (8), 583-590.

- Pretzsch, H. (2009). From primary production to growth and harvestable yield and vice versa. In H. Pretzsch (Ed.), *Forest dynamics, growth and yield: From measurement to model* (pp. 41-99). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.10.1007/978-3-540-88307-4_2 Retrieved from https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4_2
- Quesada, R., Acosta, L., Garro, M. & Castillo, M. (2012). Dinámica del crecimiento del bosque húmedo tropical, 19 años después de la cosecha bajo cuatro sistemas de aprovechamiento forestal en la Península de Osa, Costa Rica. *Tecnología en Marcha*, 25 (5), 56-66.
- Quesada, R. & Castillo, M. (2010). *Demografía de especies maderables de la Península de Osa, código 5402-1401-8401* (p. 39). Cartago, Costa Rica. Recuperado a partir de <https://repositoriotec.tec.ac.cr/bitstream/handle/2238/6296/demograf%C3%ADa-especies-maderables.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Quinto, H., Rengifo, & Ramos, Y. (2009). Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chocó (Colombia). *Rev.Fac.Nal.Agr.Medellín* 62(1): 4855-4868. Recuperado de <http://www.scielo.org.co/pdf/rfnam/v62n1/a13v62n1.pdf>
- Quirós, K. (2002). *Composición florística y estructural para el bosque primario del hotel La Launa del Lagarto Lodge, Boca Tapada de Pital, San Carlos, Alajuela, Costa Rica* (Tesis de Bachillerato). Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Rose, S. (2000). *Seeds, seedlings and gaps – size matters. A study in the tropical rain forest of Guyana* (p. 153). Georgetown, Guyana.
- Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L. & Uhl, C. (1988). Long-term chronosequence of forest succession in the upper rio negro of colombia and

- venezuela. *Journal of Ecology*, 76(4), 938-958. 10.2307/2260625 Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/2260625>
- Schöngart, J. (2008). Growth-Oriented Logging (GOL): a new concept towards sustainable forest management in Central Amazonia várzea floodplains. *For. Ecol. Manage.* 256, 46–58.
- Sesnie, S. (2006). *A geospatial data integration framework for mapping and monitoring tropical landscape diversity in costa rica's San Juan – La Selva biological corridor* (Tesis de Doctorado). University of Idaho, CATIE.
- Shannon, C. & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication* (p. 14). Baltimore: University of Illinois Press. Retrieved from <http://www.magmamater.cl/MatheComm.pdf>
- Sheil, D. (1995). A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo forest, Uganda. *Forest ecology and management*, 77, 11-34.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/163688a0>
- SINAC. (1999). *Breve descripción del Estado de los Recursos Forestales de Costa Rica* (p. 14). San José, Costa Rica.
- SINAC. (2013). *Informe Anual Estadísticas SEMEC 2012: SINAC en Números*. (p. 8) San José, Costa Rica.
- SINAC. (2014 a). *Informe Anual Estadísticas SEMEC 2013: SINAC en Números*. (p. 7) San José, Costa Rica.
- SINAC. (2014 b). *Informe Anual Estadísticas SEMEC 2014: SINAC en Números*. (p. 7) San José, Costa Rica.
- SINAC. (2016). *Informe Anual Estadísticas SEMEC 2015: SINAC en Números*. (p. 7) San José, Costa Rica.
- SIREFOR. (2010). *Lista estandarizada de especies* (pp. 1 – 20). San José, Costa Rica.

- Spiess, A. & Neumeier, N. (2010). An evaluation of R^2 as an inadequate measure for nonlinear models in pharmacological and biochemical research: a Monte Carlo approach. *BMC Pharmacology*, 10(6), 1 – 11.
- Tenorio, C., Solano, J., & Castillo, M. (2008). Metodología para la valoración comercial de un bosque en San Carlos, Alajuela, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 5(13), 1–9. Recuperado a partir de <http://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/oai>
- Thomas S, & Baltzer J. (2002). *Tropical forests* 10.1038/npg.els.0003179 Retrieved from <https://doi.org/10.1038/npg.els.0003179>
- Valerio, J., & Salas, C. (1998). *Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales* (2nd ed., pp. 11-22). Santa Cruz, Bolivia: BOLFOR.
- Valerio, J., Esquivel, E., & Salas, C. (1997). *Proyecto Manejo Integrado de Bosque: Sistema de parcelas permanentes y análisis de la dinámica del bosque natural (1401 - 2601 ITCR)* (pp. 1-44). Cartago, Costa Rica.
- Van Dyke, F. (2008). Biodiversity: Concept, measurement, and challenge. In F. Van Dyke (Ed.), *Conservation biology: Foundations, concepts, applications* (pp. 83-119). Dordrecht: Springer Netherlands. 10.1007/978-1-4020-6891-1_4 Recuperado de https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6891-1_4
- Vanclay, J. (1994). *Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests* (pp. 1-13, 156-162). Willingford, UK: CAB International.
- Vanclay, J. (1995). Growth models for tropical forests: a synthesis of models and methods. *Forest Science*, 41(1), 7-42.
- Weiskittel, A. R., Hann, D. W., Kershaw, J. A. and Vanclay, J. K. (2011). Tree-Level Models. In A. R. Weiskittel, D. W. Hann, J. A. Kershaw and J. K. Vanclay (Ed) *Forest Growth and Yield Modeling*. 10.1002/9781119998518.ch5 Recuperado de <https://doi.org/10.1002/9781119998518.ch5>

- Whittaker, R. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251. doi:10.2307/1218190
- Yamamoto, S. (1992). The gap theory in forest dynamics. *The Botanical Magazine = Shokubutsu-Gaku-Zasshi*, 105(2), 375-383. 10.1007/BF02489426 Retrieved from <https://doi.org/10.1007/BF02489426>
- Yamamoto, S. (2000). Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5(4), 223-229. 10.1007/BF02767114 Retrieved from <https://doi.org/10.1007/BF02767114>
- Zamora, N. (2010). Fabaceae. En B. Hammel., M, Grayum., C, Herrera & N. Zamora (Ed). *Manual de Plantas de Costa Rica: Volumen V: Dicotiledóneas (Clusiaceae – Gunneraceae)*. Missouri Botanical Garden Press. pp. 613.
- Zamora, N., Jiménez, Q., Poveda, L (2017). *Árboles de Costa Rica: Volumen 4*. Editorial Tecnológica de Costa Rica.
- Zúñiga-Méndez, C. (2016). *Determinación de especies comerciales y clasificación de la madera según su dureza para los bosques bajo manejo forestal sostenible en el Área de Conservación Arenal-Huetar Norte, Costa Rica* (pp. 1-35). San José, Costa Rica.

10. ANEXOS

Anexo 1. Colecta realizada en las parcelas permanentes de la finca de Carlos Loría en Yucatán, Pital, San Carlos, Costa Rica

Familia	Nombre científico	Herbario TEC	Herbario Nacional
Burseraceae	<i>Protium cf. confusum</i>	Si	
Burseraceae	<i>Protium pittierii</i>	Si	Si
Burseraceae	<i>Protium ravenii</i>	Si	
Capparaceae	<i>Preslianthus pittierii</i>	Si	Si
Cordiaceae	<i>Cordia collococa</i>	Si	
Dichapetalaceae	<i>Tapura guianensis</i>	Si	Si
Ehretiaceae	<i>Bourreria costaricensis</i>	Si	
Fabaceae	<i>Lonchocarpus</i> sp. B	Si	
Fabaceae	<i>Macrolobium costaricense</i>	Si	Si
Fabaceae	<i>Macrolobium hartshornii</i>	Si	Si
Fabaceae	<i>Macrolobium herrerae</i>	Si	
Lacistemaceae	<i>Lozania pittieri</i>	Si	
Lauraceae	<i>Aniba venezuelana</i>	Si	
Lauraceae	<i>Licaria</i> aff. <i>excelsa</i>	Si	Si
Lauraceae	<i>Ocotea</i> cf. <i>morae</i>	Si	
Lauraceae	<i>Ocotea laetevirens</i>	Si	
Lauraceae	<i>Ocotea macropoda</i>	Si	
Lauraceae	<i>Ocotea pentagona</i>	Si	Si
Lauraceae	<i>Pleurothyrium</i> sp.	Si	Si
Lecythidaceae	<i>Eschweilera costaricensis</i>	Si	Si
Malvaceae	<i>Quararibea bracteolosa</i>	Si	
Malvaceae	<i>Quararibea ochrocalyx</i>	Si	Si
Meliaceae	<i>Guarea bulliformis</i>	Si	
Meliaceae	<i>Guarea gentryi</i>	Si	
Meliaceae	<i>Guarea hoffmanniana</i>	Si	Si
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i>	Si	
Myrtaceae	<i>Eugenia sarapiquensis</i>	Si	
Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	Si	
Primulaceae	<i>Ardisia standleyana</i>	Si	
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea elliptica</i>	Si	Si
Rubiaceae	<i>Alibertia atlantica</i>	Si	
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i>	Si	
Rubiaceae	<i>Palicourea beachiana</i>	Si	Si
Rubiaceae	<i>Posoqueria robusta</i>	Si	Si
Salicaceae	<i>Laetia povedae</i>	Si	
Sapindaceae	<i>Cupania scrobiculata</i>	Si	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum argenteum</i>	Si	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum brenesii</i>	Si	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum colombianum</i>	Si	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i>	Si	Si
Sapotaceae	<i>Pouteria durlandii</i>	Si	
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> aff. <i>reticulata</i>	Si	
Sapotaceae	<i>Sarcaulus brasiliensis</i>	Si	
Violaceae	<i>Rinorea dasyadena</i>	Si	Si

Anexo 2. Especies empleadas para el modelo de crecimiento de heliófitas durables a partir de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.

<i>Apeiba membranacea</i>	<i>Inga allenii</i>
<i>Ardisia fimbriifera</i>	<i>Inga leiocalycina</i>
<i>Byrsonima arthropoda</i>	<i>Laetia povedae</i>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Laetia procera</i>
<i>Casearia arborea</i>	<i>Lecointea amazonica</i>
<i>Clethra mexicana</i>	<i>Licaria aff. excelsa</i>
<i>Conceveiba pleiostemona</i>	<i>Lonchocarpus sp.B*</i>
<i>Cordia bicolor</i>	<i>Ormosia intermedia</i>
<i>Cordia collococa</i>	<i>Pachira aquatica</i>
<i>Cordia dwyeri</i>	<i>Pterocarpus hayesii</i>
<i>Coutarea hexandra</i>	<i>Simarouba amara</i>
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Tapirira guianensis</i>
<i>Dipteryx panamensis</i>	<i>Terminalia amazonia</i>
<i>Dussia macrophyllata</i>	<i>Terminalia bucidoides</i>
<i>Hernandia didymantha</i>	<i>Vitex cooperi</i>
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	<i>Vochysia allenii</i>
<i>Hymenolobium mesoamericanum</i>	<i>Vochysia ferruginea</i>
<i>Inga alba</i>	<i>Xylopia sericophylla</i>

*Nota: esta especie se encuentra identificada según lo descrito por Zamora (2010) y es una especie que todavía no se ha publicado.

Anexo 3. Lista de especies para el análisis de los modelos de esciófitas según el diámetro máximo esperado para un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.

Porte grande	Porte mediano	Porte pequeño
<i>Abarema adenophora</i>	<i>Ampelocera macrocarpa</i>	<i>Alibertia panamensis</i>
<i>Brosimum guianense</i>	<i>Bourreria costaricensis</i>	<i>Ardisia standleyana</i>
<i>Brosimum lactescens</i>	<i>Cespedesia spathulatha</i>	<i>Chrysophyllum brenesii</i>
<i>Carapa guianensis</i>	<i>Cupania scrobiculata</i>	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i>
<i>Dialium guianense</i>	<i>Drypetes standleyi</i>	<i>Eschweilera costaricensis</i>
<i>Guarea gentryi</i>	<i>Eschweilera collinsii</i>	<i>Garcinia madruno</i>
<i>Lecythis ampla</i>	<i>Guarea bullata</i>	<i>Licania belloi</i>
<i>Otoba novogranatensis</i>	<i>Guarea pterorhachis</i>	<i>Licaria sarapiquiensis</i>
<i>Pouteria bulliformis</i>	<i>Lacmellea panamensis</i>	<i>Lozania pittieri</i>
<i>Pouteria calistophylla</i>	<i>Meliosma occidentalis</i>	<i>Macrolobium hartshornii</i>
<i>Pouteria durlandii</i>	<i>Ocotea cf. morae</i>	<i>Marila pluricostata</i>
<i>Pouteria reticulata</i>	<i>Ocotea insularis</i>	<i>Myrcia sp.</i>
<i>Pouteria silvestris</i>	<i>Ocotea macropoda</i>	<i>Naucleopsis naga</i>
<i>Sacoglottis trichogyna</i>	<i>Parathesis trichogyne</i>	<i>Ocotea atirrensis</i>
<i>Sterculia recordiana</i>	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	<i>Pausandra trianae</i>
<i>Tetragastris panamensis</i>	<i>Pleurothyrium sp.</i>	<i>Posoqueria robusta</i>
<i>Vatairea erythrocarpa</i>	<i>Pourouma bicolor</i>	<i>Preslianthus pittieri</i>
<i>Virola koschnyi</i>	<i>Pourouma minor</i>	<i>Quararibea ochrocalyx</i>
<i>Virola sebifera</i>	<i>Protium cf. confusum</i>	<i>Rinorea squamata</i>
	<i>Protium confusum</i>	<i>Sarcaulus brasiliensis</i>
	<i>Protium pittieri</i>	<i>Tapura guianensis</i>
	<i>Protium ravenii</i>	<i>Unonopsis hammelii</i>
	<i>Quararibea bracteolosa</i>	<i>Unonopsis pittieri</i>
	<i>Sapium glandulosum</i>	
	<i>Stephanopodium costaricense</i>	

Anexo 4. Modelos de crecimiento generados a partir de un bosque tropical intervenido en Yucatán de Pital, San Carlos, Costa Rica.

Especie o grupo	Modelo	Ecuación
Heliófitas durables	Cuadrático	$\ln(ICA) = -1,143 + 0,009879 * d - 0,000007 * d^2$
	Gompertz	$\ln(ICA) = 0,00275066 * d * \ln(1300 / d)$
	Von Bertalanffy	$\ln(ICA) = -1,02826 * d + 1,03732 * d^{0,999069}$
Esciófitas de porte grande	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = 0,5701 + 0,003947 * d - 0,000003 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00309155 * d * \ln(1700 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = -0,807692 * d + 0,829376 * d^{0,996494}$
Esciófitas de porte mediano	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = -0,4991 + 0,01322 * d - 0,000019 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00542259 * d * \ln(800 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = -0,204858 * d + 0,227769 * d^{0,986171}$
Esciófitas de porte pequeño	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = -1,185 + 0,02578 * d - 0,000074 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00901533 * d * \ln(320 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = 0,55194 * d + 0,593292 * d^{0,987965}$
<i>Vochysia</i> spp.	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = 0,7181 + 0,008892 * d - 0,000006 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00519247 * d * \ln(1900 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = -0,607185 * d + 0,646286 * d^{0,991775}$
<i>Carapa guianensis</i>	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = 0,9021 + 0,003763 * d - 0,000002 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00338432 * d * \ln(2000 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = -0,00847218 * d + 0,069454 * d^{0,729406}$
<i>Hernandia didymantha</i>	Cuadrático	$\ln(ICA) = -1,216 + 0,01061 * d - 0,000008 * d^2$
	Gompertz	$\ln(ICA) = 0,00379848 * d * \ln(1000 / d)$
	Von Bertalanffy	$\ln(ICA) = -0,405529 * d + 0,411108 * d^{0,999073}$
<i>Dialium guianense</i>	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = 0,7667 + 0,006555 * d - 0,000007 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00533403 * d * \ln(1175 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = -0,595243 * d + 0,633873 * d^{0,991109}$
Myristicaceae	Cuadrático	$\sqrt{ICA} = -0,1034 + 0,009488 * d - 0,000009 * d^2$
	Gompertz	$\sqrt{ICA} = 0,00326988 * d * \ln(2000 / d)$
	Von Bertalanffy	$\sqrt{ICA} = -0,435325 * d + 0,45845 * d^{0,993376}$

Nota: *d* es el diámetro del árbol en milímetros; *ICA* es el incremento corriente anual.