

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

**COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, ESTRUCTURA DE BOSQUE Y
DIVERSIDAD DE ESPECIES EN BOSQUES SECUNDARIOS
HÚMEDOS TROPICALES DEL PARQUE NACIONAL PALO
VERDE, GUANACASTE, COSTA RICA**

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

PRISCILLA MONSERRAT SOLANO SOLANO

CARTAGO, COSTA RICA

DICIEMBRE, 2020

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

**COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, ESTRUCTURA DE BOSQUE Y
DIVERSIDAD DE ESPECIES EN BOSQUES SECUNDARIOS
HÚMEDOS TROPICALES DEL PARQUE NACIONAL PALO
VERDE, GUANACASTE, COSTA RICA**

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

PRISCILLA MONSERRAT SOLANO SOLANO

CARTAGO, COSTA RICA

DICIEMBRE, 2020

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, ESTRUCTURA DE BOSQUE Y DIVERSIDAD DE ESPECIES EN BOSQUES SECUNDARIOS HÚMEDOS TROPICALES DEL PARQUE NACIONAL PALO VERDE, GUANACASTE, COSTA RICA

Priscilla M. Solano¹

Resumen

Se evaluó la composición florística, estructura horizontal de bosque, diversidad, así como el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento en seis parcelas de 0,1 ha en un bosque húmedo premontano y bosque húmedo tropical transición a seco, con tres estadios de sucesión del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica entre los años 2015 y 2020. Se registró mayor riqueza de especies e individuos en el año 2020. El área basal pasó de 6,55 m²/ha a 7,05 m²/ha. En el índice de valor de importancia para las primeras diez especies, para el 2020 salió la especie *Bonellia nervosa* (C. Presl) B. Ståhl & Källersjö y entra *Semialarium mexicanum* (Miers) Mennega para el estadio sucesional joven, no hubo cambios en la representación de especies en el estadio intermedio, mientras que para el estadio maduro salió *Coccoloba caracasana* Meisn. y entró *Bursera simaruba* (L.) Sarg. como especie más abundante. El índice de diversidad de Simpson da un valor de 0,86 para el 2015 y 0,85 para el 2020, mientras que el índice de diversidad de Shannon fue de 2,5 para ambos años, índice de Chao no alcanza la asíntota para demostrar un buen porcentaje de muestreo de especies. Se obtuvo un valor promedio de 0,25 mm/año de incremento corriente anual; mientras que la mortalidad y el reclutamiento fueron de 4,45 % y 3,78 % respectivamente. Se concluye que el bosque permanece en crecimiento debido al aumento del área basal, la dominancia y reclutamiento de especies heliófitas durables y esciófitas, y por la mortalidad de especies heliófitas efímeras, aunque es importante aumentar la intensidad de muestreo.

Palabras clave: Bosque tropical, bosque secundario, estructura de bosque, diversidad florística.

FLORISTIC COMPOSITION, FOREST'S STRUCTURE AND DIVERSITY IN A SECONDARY TROPICAL HUMID FOREST OF PALO VERDE NATIONAL PARK, GUANACASTE, COSTA RICA

Abstract

The floristic composition, horizontal structure of the forest, diversity as well as growth, mortality, and recruitment were evaluated in six plots of 0.1 ha in a premontane humid forest and tropical humid forest transition to dry, with three succession stages in Palo Verde National Park, Costa Rica between the years 2015 and 2020. There were greater species richness and individuals in the year 2020. The basal area went from 6.55 m²/ha to 7.05 m²/ha. The importance value index for the top ten species, for 2020 the species *Bonellia nervosa* (C. Presl) B. Ståhl & Källersjö came out and *Semialarium mexicanu* (Miers) Mennega enters for the young successional stage, there were no changes in the representation of species in the intermediate stage, while for the mature stage *Coccoloba caracasana* Meisn came out and *Bursera simaruba* (L.) Sarg entered as the most abundant species. The Simpson diversity index gives a value of 0.86 for 2015 and 0.85 for 2020, while the Shannon diversity index was 2.5 for both years, the Chao index does not reach the asymptote to demonstrate a good percentage of species sampling. An average value of 0.25 mm/year for the annual current increase, while the mortality and recruitment were 4.45% and 3.78%, respectively. It is concluded that the forest remains in growth due to the increase in the basal area, the dominance and recruitment of species with tolerance heliófitas durables and esciófitas, and due to the mortality of heliófitas efímeras species. Although, it is important to increase the sampling intensity.

Key words: Tropical forest, secondary forest, forest structure, floristic diversity

¹ P. M. Solano, Composición florística estructura de bosque y diversidad de especies en bosques secundarios húmedos tropicales del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de grado. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, 2020.

ACREDITACIÓN

CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

Trabajo final de graduación defendido públicamente ante el Tribunal Evaluador, integrado por MAP. Luis Guillermo Acosta Vargas, MAE Alejandro Meza Montoya y Ph.D Ruperto Quesada Monge como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal, del Instituto Tecnológico de Costa Rica.

LUIS GUILLERMO ACOSTA VARGAS (FIRMA) Firmado digitalmente por LUIS GUILLERMO ACOSTA VARGAS (FIRMA)
Fecha: 2020.12.30 17:53:56 -06'00'

Luis Guillermo Acosta Vargas MAP
Director de tesis

Ruperto Quesada Monge Ph.D
Lector

Alejandro Meza Montoya MAE
Lector

Dorian Carvajal Vanegas M.Sc
Coordinador de Trabajos Finales de
Graduación



Priscilla Monserrat Solano Solano
Estudiante

DEDICATORIA

Para Andrea, mi hermana.

Culmino esta etapa viviendo la presencia y la ausencia física de ella. Me enseñó mucho su vida y su muerte, esta victoria es para vos Nane.

AGRADECIMIENTOS

Especial agradecimiento a Braulio Vilchez por confiar en mí para realizar mi Trabajo Final de Graduación bajo su guía. Agradezco todo el aprendizaje y retroalimentación profesional y personal brindado desde el día uno hasta la fecha en que culmino este proceso tan importante para mi carrera profesional y mi vida.

A Braulio Vilchez y Ericka Rios por facilitarme sus datos de campo del Parque Nacional Palo Verde para poder realizar el análisis de datos como Trabajo Final de Graduación, ante la situación incierta del COVID-19 por el que no tuve la oportunidad de desarrollar mi tesis original. Este documento y el cierre de esta etapa es gracias a ustedes.

A mis profesores Luis Guillermo Acosta, por todo el apoyo, y por permitirme concluir el proceso bajo su guía, gracias por la confianza y la amistad brindada. A Ruperto Quesada y Alejandro Meza por sus valiosos aportes a este documento.

A mi familia mis papás María Luisa Solano y José Armando Solano, mi hermana Mery y mis perros por ayudarme y apoyarme durante todos estos años para convertirme en una forestal.

A mis amigos, prácticamente hermanos por su apoyo y sobre todo por sus palabras de motivación en los días felices y los no tan felices: Alejandra Solano, Luis Gómez, Juan Diego Sequeira, Jair Granados, Alejandra Ramírez, Carolina Guzmán, Marileth Rojas, Jhonny Marín, Estephanie Robles, Juan Carlos Hernández y Leonardo Álvarez.

Gracias a todos los que mencioné y me faltaron por mencionar, apoyaron de una u otra manera la culminación de este proceso tan importante para mí.

Tabla de contenido

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
ACREDITACIÓN.....	iii
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
ÍNDICE DE CUADROS.....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	viii
ÍNDICE DE APÉNDICES.....	ix
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	3
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	8
4. CONCLUSIONES.....	28
5. RECOMENDACIONES.....	29
6. REFERENCIAS.....	30
8. APÉNDICES.....	39

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Cinco familias más representativas entre los tres estadios de sucesión entre los años 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.	9
Cuadro 2. Riqueza de especies por estadio sucesional en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.....	10
Cuadro 3. Área basal, número de árboles por hectárea y porcentaje de densidad para el periodo de medición por estadio sucesional del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.	12
Cuadro 4. Índice de valor de importancia de diez especies más representativas por estadio sucesional para el período de muestreo en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.	18
Cuadro 5. Promedio de los índices de diversidad por estadio sucesional para los años 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.	21

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Clasificación por zonas de vida de Holdridge del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.....	4
Figura 2. Distribución diamétrica del número de árboles por hectárea por estadio sucesional del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Donde (A) es la distribución para el año 2015 y (B) es la distribución para el año 2020	13
Figura 3. Distribución diamétrica del área basal por hectárea por estadio sucesional del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.....	16
Figura 4. Representación de las especies según su tolerancia a la luz por estadio sucesional, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.....	19
Figura 5. Curva de rarefacción de especies mediante el índice de Chao por estadio sucesional para los años 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica, al 95 % de confianza. Donde (A) es la curva para el año 2015 y (B) es la curva para el año 2020.	23
Figura 6. Incremento medio anual e intervalos de confianza por estadio sucesional en el período de 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica	26
Figura 7. Tasas de mortalidad, reclutamiento e intervalos de confianza por estadio sucesional en el período de 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.....	26

ÍNDICE DE APÉNDICES

Apéndice 1. Salidas del análisis estadístico en R para la prueba de normalidad Shapiro-Wilk de cada variable en estudio agrupados según la variable categórica de estadio sucesional y año de estudio del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.....	39
Apéndice 2. Salida del análisis estadístico en R para la prueba de Kruskal-Wallis de la diversidad de Shannon según la variable categórica de estadio sucesional y año de estudio del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.	39
Apéndice 3. Salidas del análisis estadístico en R para la prueba de homocedasticidad Levene de cada variable en estudio según la variable categórica de estadio sucesional y año de estudio del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica	40

1. INTRODUCCIÓN

El bosque húmedo tropical (bh-T) es una zona de vida que se presta para confusión entre las personas que no dominan el sistema de clasificación ecológica de las zonas de vida de Holdridge, Holdridge [1]. Bolaños y Watson [14] afirmaron que es común la idea que cualquier área cálida y con mucha precipitación es un bosque húmedo tropical. En Costa Rica, con esta misma tendencia errónea se habla del bosque húmedo tropical del Pacífico Seco y contrariamente a lo esperado, la mayoría de su territorio se localiza en la Provincia de Humedad húmeda, como sucede en la mayor parte de la Península de Nicoya [1]. La confusión se da porque estas zonas poseen un extenso período seco, además fueron deforestadas para dar paso a la ganadería y se han recuperado por regeneración natural con especies características del bosque seco que poseen una alta capacidad de resiliencia [16]. Además, la precipitación anual se concentra en unos pocos meses del año, condiciones que resultan en un bioclima muy restrictivo para muchas actividades del uso de la tierra y donde durante la época sin lluvias muchas de las especies de árboles son caducifolias [13].

En Costa Rica, las áreas de bosque seco tropical son mayormente transicionales al bosque húmedo, con valores mínimos de precipitación estimado en 800 mm como promedio anual y su valor máximo es de 2100 mm. Esta zona de vida está representada en la provincia de Guanacaste, específicamente en el Valle del río Tempisque. La principal característica en esta zona de vida es la disminución marcada de las precipitaciones que se da entre los meses de noviembre a mayo (conocido como estación seca o erróneamente verano); el período seco tiene una duración aproximada de 6,5 meses [60].

El Parque Nacional Verde (PNPV) fue creado en 1978 y protege un área representativa de bosque seco tropical, con promedios de precipitación anual de 1380,5 mm/año y de temperatura media anual que oscila entre los 24 a 27,5 °C [11]-[4] y [13]. Según Namkoong et al. [30], el uso anterior del suelo para ganadería intensiva, tala selectiva, las quemadas y alta intensidad de incendios durante períodos muy extensos degradan

las condiciones para la regeneración del bosque, el PNPV no es una excepción. La cobertura vegetal es un mosaico de estadios sucesionales, dentro de los cuales se localizan áreas de bosque secundarios de hasta 40 años y con muchas especies caducifolias. Algunas de las zonas se mantienen con follaje durante todo el año por su cercanía a fuentes de agua de los ríos Tempisque y Bebedero.

El objetivo de este estudio fue evaluar la composición florística, la estructura horizontal y la dinámica de un bosque húmedo tropical en un período de cinco años sometido a prolongadas e intensas estaciones secas en la provincia de Guanacaste, Costa Rica – América Central.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El Parque Nacional Palo Verde (PNPV) se ubica en el cantón de Bagaces, en la provincia de Guanacaste, (10° 21´ N, 85° 21´ W) (Figura 1), y pertenece al Área de Conservación Arenal Tempisque (ACAT). Posee una extensión de 19800 hectáreas; de las cuales 10000 albergan bosque húmedo tropical en diferentes estadios de sucesión [3] y [12].

La altitud promedio es de 120 msnm, la precipitación anual es de 1380,5 mm concentrada principalmente durante la estación lluviosa, que se da entre mayo y noviembre, con un período seco corto en julio. Mientras que la estación seca del PNPV es entre diciembre y abril. La temperatura media anual es de 27,5° C [11]-[4] y [13]. Según la clasificación de zonas de vida Holdridge [5], en el Parque Nacional Palo Verde se encuentran las clasificaciones de bosque húmedo premontano transición a basal y bosque húmedo tropical transición a seco [14] y [51].

La hidrología del sitio limita naturalmente con el Río Tempisque y el Río Bebedero. Por efecto de fenómenos climáticos, la estación lluviosa y topografía, se forman los humedales en los bosques cercanos y gran parte de la planicie que se encuentra en el PNPV [12]. De acuerdo con Mata et al. [15] y SINAC [12], los suelos pertenecen a las órdenes de vertisoles, entisoles e inceptisoles.

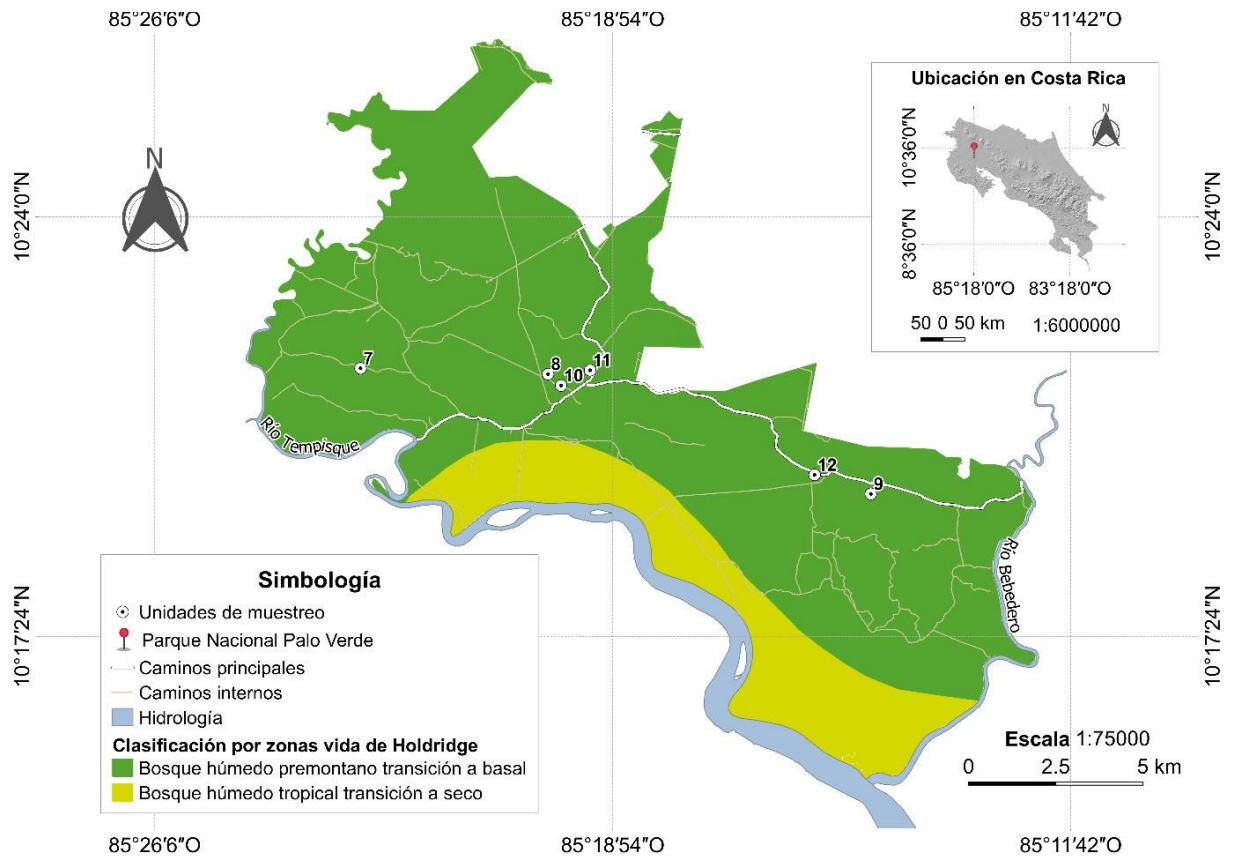


Figura 1. Clasificación por zonas de vida de Holdridge del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

Diseño de muestreo

Braulio Vilchez Alvarado y Ericka Rios Zamora establecieron 6 parcelas (Figura 1) de 1000 m² (20 m x 50 m) divididas en 5 subparcelas de 10 m x 20 m, las cuales se dispusieron en dirección sur-norte y se georreferenció su localización en el Datum WGS 84. Las parcelas se ubicaron en parches de bosques con diferentes estadios sucesionales con las siguientes cronosecuencias: bosque secundario joven de menos de 15 años (parcelas ocho y once), intermedio de 15 a 30 años (parcelas diez y doce); y mayores a 30 años o bosques maduros (parcelas siete y nueve). El periodo de monitoreo se realizó entre los meses de enero 2015 y enero 2020, logrando tener 2 mediciones en el periodo.

Dentro de cada parcela se midieron e identificaron a nivel de especie todos los individuos mayores o iguales a 5 cm de diámetro a la altura de pecho (1,30 m de altura). El diámetro fue medido con cinta diamétrica de 5 m de fibra de vidrio.

Cada árbol identificado se marcó con pintura en el punto de medición del diámetro para asegurar que las mediciones diamétricas posteriores fueran tomadas en el mismo sitio. Además, se le colocó una placa metálica con un número compuesto por seis dígitos que correspondían al número de la parcela, subparcela y un número consecutivo de árbol.

Composición florística

Composición florística: Se determinó la familia, el género y la especie de todos los individuos en cada uno de los tres estadios de sucesión mayores a 5 cm de diámetro. Las cinco familias más importantes se obtuvieron mediante la abundancia acumulada del total de individuos en cada una.

Estructura del Bosque

Estructura horizontal: Se evaluó el número de individuos y el área basal en las dos subparcelas de cada tratamiento y se extrapoló a hectárea. Se construyeron gráficos del número de individuos (N/ha) por clase diamétrica y el área basal (G/ha) por estadios de sucesión por clase diamétrica.

Índice de Valor de Importancia

Se determina el Índice de Valor de Importancia (IVI) de las seis unidades de muestreo, tomando en cuenta los factores de Abundancia, Frecuencia y Dominancia relativa, para esto se utilizará el programa Excel 2013, según las fórmulas sugeridas por Lamprecht [7].

Diversidad florística

El análisis de diversidad es usado para determinar la variabilidad de las comunidades biológicas considerando la riqueza y la equitatividad de la abundancia de individuos entre especies.

Por lo tanto, para cada uno de los años evaluados, se realizó el análisis de los índices de diversidad de Shannon-Weaver [5]-[42], y el de diversidad de Simpson [26], utilizando el paquete vegan [71] para el software R versión 4.0.2 en RStudio versión 1.3.959. Además, se calculó con el mismo software, una curva de rarefacción de riqueza [69]. La curva de rarefacción se basó en riqueza de especies raras a través del índice de Chao1 [27]-[28] y [29].

Tasas de crecimiento, reclutamiento y mortalidad

Crecimiento: El crecimiento de la masa arbórea se calculó mediante el Incremento Corriente Anual diamétrico (ICA mm/año) entre los períodos de 2015-2020 para todos los individuos muestreados. Se analizaron los valores de ICA general por estadios de sucesión. Se usa la fórmula 1 propuesta por Valerio [17] y Castro Marín [9],

$$ICA = \frac{d_{20} - d_{15}}{T} \quad (1)$$

Donde ICA es el Incremento Corriente Anual (mm/año), d_{20} es el diámetro a la altura del pecho del 2020 en mm, el d_{15} es el diámetro a la altura del pecho del 2015 en mm y T es el período de tiempo.

Reclutamiento y mortalidad: Las tasas de reclutamiento (r_r) y mortalidad (r_m) fueron calculadas con las fórmulas 2 y 3 [8] y [53].

$$r_m = \left[1 - \left(\frac{N_s}{N_{15}} \right)^t \right] \times 100 \quad (2)$$

$$r_r = \left[\left(\frac{N_s}{N_{15}} \right)^{\frac{1}{t}} - 1 \right] \times 100 \quad (3)$$

Donde r_m es la tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje y r_r es la tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje, N_{15} es el número de individuos presentes en el 2015. N_s es el número de individuos sobrevivientes en el 2020. Este valor se calcula como $N_s = N_{15} - \text{número de individuos muertos en ese período}$, N_{20} es la sumatoria entre N_s y el número de individuos reclutados en T , que corresponde al período de tiempo.

Depuración de la base de datos

Para realizar el análisis de datos y evitar la sobreestimación de los resultados, se omitió el uso de registros cuya diferencia de diámetros era negativa y no se le pudo dar seguimiento con los datos de campo. Además, se omitió el uso de individuos que alcanzaban las categorías diamétricas de 70-80 ya que es probable que sean árboles remanentes del sitio.

Análisis estadístico

Para las variables de número de árboles, área basal, diversidad, crecimiento y mortalidad, se probaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos usando las pruebas de Shapiro Wilk y Levene respectivamente. Se aplicó la prueba no paramétrica Kruskal Wallis para los datos no normales. Las pruebas se realizaron con el software R versión 4.0.2 en RStudio versión 1.3.959.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición florística: Este componente hace referencia al análisis de los distintos grupos de árboles mayores o iguales a 5 cm de diámetro presentes en las unidades de muestreo en los diferentes estadios de sucesión del bosque. Se identificaron en los cinco años de medición un total de 26 familias para todos los sitios de estudio, 40 géneros, 47 especies y un total de 303 y 307 individuos para el 2015 y 2020 respectivamente. La composición y número de especies varió de acuerdo con el estado sucesional.

Según la abundancia del número de individuos por familia (Cuadro 1) las cinco familias más representativas por estadio de sucesión fueron Meliaceae Rubiaceae, Fabaceae, Capparaceae, Malvaceae (en el 2015) y Boraginaceae (en el 2020) para el estadio joven. Rubiaceae, Malvaceae, Polygonaceae, Apocynaceae, Fabaceae (en el 2015) y Capparaceae (en el 2020) para el estadio intermedio; y Fabaceae, Malvaceae, Capparaceae, Apocynaceae y Moraceae en el estadio maduro. En caso de los estadios sucesionales joven e intermedio, para la familia Fabaceae un 32,3 % de los individuos se murieron y un 17,7 % de los muertos de esa familia se encontraban en ambos estadios. Las familias Boraginaceae y Capparaceae se incluyeron entre las cinco familias más abundantes de los estadios sucesionales joven e intermedio, con una representación de un 21,2 % de los individuos ingresados para el 2020. Finalmente, en el estadio sucesional maduro, hubo mayor cantidad de familias (veintiún familias) y la representación de estas entre las primeras diez más abundantes, fue la misma en el período de medición. Para el 2020 se incluyó la familia Verbenaceae (representada por *Rehdera trinervis* (S.F. Blake) Moldenke) en el total de familias para el estadio sucesional maduro.

Cuadro 1. Cinco familias más representativas entre los tres estadios de sucesión entre los años 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

	Joven	Intermedio	Maduro
2015	Meliaceae	Rubiaceae	Fabaceae
	Rubiaceae	Malvaceae	Malvaceae
	Fabaceae	Polygonaceae	Capparaceae
	Malvaceae	Fabaceae	Apocynaceae
	Capparaceae	Apocynaceae	Moraceae
2020	Meliaceae	Rubiaceae	Malvaceae
	Rubiaceae	Polygonaceae	Fabaceae
	Fabaceae	Malvaceae	Apocynaceae
	Capparaceae	Capparaceae	Capparaceae
	Boraginaceae	Apocynaceae	Moraceae

Entre las cinco familias más representadas para el 2015 estuvo Fabaceae, mientras que para 2020 fue la Capparaceae. Otros autores, Granados-Victorino et al. [20], Olascuaga-Vargas et al. [19] y Gentry [18] habían reportado que Fabaceae y Capparaceae son familias que se presentan de manera repetitiva en diferentes sitios de estudio en bosques secos tropicales.

Varios autores han señalado que la riqueza de familias es mucho menor en los bosques tropicales secos en comparación con los bosques húmedos tropicales y que el número de especies aumenta conforme avanzan los estadios de sucesión [21] y [18]. Esta tendencia se mantuvo en el caso del PNPV como se puede evidenciar en el Cuadro 2, donde el número de especies aumentó conforme avanzó la madurez del bosque.

Cuadro 2. Riqueza de especies por estadio sucesional en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica

Estadio sucesional	Número de especies	
	2015	2020
Joven	21	21
Intermedio	20	22
Maduro	28	30

Vargas-Fonseca [22] en estudios hechos en la Península de Osa, Costa Rica, encontró que la influencia de la cronosecuencia es un factor importante en los cambios de los bosques neotropicales, pues se dan aumentos en composición de especies, diversidad, estructura horizontal y vertical según avanza la sucesión. Además, la misma autora señaló que los bosques secundarios al incrementar su edad tienden a semejar la diversidad y composición de los bosques primarios. Ocurre en el caso de PNPV donde se observa la tendencia al aumento en la riqueza y diversidad de las especies conforme aumenta la madurez del bosque.

Por otra parte, Calvo-Alvarado et al. [23] en trabajos sobre la intercepción de precipitación determinada por medio de la precipitación bruta (PB), precipitación de copas (PC) y flujo caulinar (FC) en tres estadios de sucesión de un Bosque húmedo Tropical, Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica, probaron que la intercepción de precipitación aumentó conforme avanza la madurez del estado de sucesión del bosque, lo que explica que los bosques de edad más avanzada pueden conservar más la humedad dentro del sotobosque. Aguilar-Arias et al. [31] cuantificaron la biomasa seca acumulada en la capa de mantillo sobre el suelo y en la madera muerta, así como el contenido de carbono orgánico en el suelo (COS), en cuatro estadios de sucesión de bosque: 5 a 15 años, 15 a 30 años, mayores de 30 años y bosque primario. Encontraron tendencias que mostraban un aumento en la cantidad de biomasa acumulada en la capa de mantillo conforme aumenta el estadio sucesional. La biomasa de madera muerta no mostró diferencias estadísticas respecto a la edad del bosque

($\alpha = 0,05$); y el carbono orgánico en el suelo (COS) mostró diferencias estadísticas ($\alpha = 0,05$) en bosques secundarios de 5-15 años respecto a bosques mayores de 30 años. Según las observaciones de campo y los reportes de los autores citados en los bosques que permanecen con hojas; el aumento de la humedad, de la biomasa acumulada en el mantillo y el carbono orgánico pueden ser factores que están influyendo y colaborando para el aumento en la cantidad de familias y especies según aumenta la edad de los bosques secundarios que se presentan en regiones que tienen estaciones secas entre cuatro y hasta seis meses sin lluvias.

Soto-Sandoval et al. [24] en estudios hechos sobre la influencia del efecto de los estadios sucesionales del bosque tropical seco sobre el microhábitat usado por dos especies de ranas *Agalychnis dacnicolor* (Anura: Phyllomedusidae) y *Smilisca fodiens* (Anura: Hylidae) en la reserva de la biosfera Chamela Cuixmala y sitios aledaños localizados en la costa de Jalisco, México; encontraron que las variables ambientales y estructurales del hábitat que influyeron en la presencia de ambas especies dentro de los diferentes estadios sucesionales (ES) fueron la temperatura del sustrato, altura del árbol o arbusto donde se encontraba perchando el individuo y los porcentajes de cobertura de hojarasca, herbáceas, arbustos, árboles y suelo desnudo. La temperatura corporal de ambas especies varió entre ES y temporada climática. Esto podría explicar el aumento de los avistamientos de los anfibios en bosques de mayor edad, debido a su preferencia por ambientes restaurados específicamente en ambientes maduros [52].

Estos señalamientos que indican que el avance de la sucesión secundaria aumenta la composición y estructura de los bosques secundarios, la biomasa acumulada en el mantillo, el carbono orgánico en el suelo, la humedad, la herpetofauna, muestran una tendencia hacia la recuperación de los bosques y son prueba que el avance de la sucesión propicia las condiciones de su restauración. Sin embargo, hay que considerar que conforme aumenta la sucesión de los bosques secos puede aumentar su vulnerabilidad porque Rojas-Chaves et al. [25] encontraron que la cantidad de

combustibles tiende a ser mayor en los sitios más viejos y aumenta el riesgo de la extensión de los incendios que con frecuencia se presentan en la región.

Estructura horizontal

Se realizó el análisis de la estructura horizontal por medio del número de individuos y área basal por categoría diamétrica (Figura 2 y 3), en los tres estadios sucesionales para las seis unidades de muestreo del Parque Nacional Palo Verde.

Número de árboles por hectárea: la densidad de árboles por hectárea y la distribución diamétrica del número de árboles por hectárea para las seis parcelas de medición presenta una estructura discetánea en forma típica de Jota invertida en varias clases de diámetro [32]-[33] para todos los estadios sucesionales del bosque (Cuadro 3 y Figura 2). Los diámetros máximos alcanzados apenas superan los 40 cm. La prueba Kruskal-Wallis no determinó diferencias significativas entre el número de árboles por estadios sucesionales ($p= 0,75$; ver apéndices 1, 2 y 3).

Cuadro 3. Área basal, número de árboles por hectárea y porcentaje de densidad para el periodo de medición por estadio sucesional del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

	N/ha 2015	Densidad 2015 (%)	Área basal 2015 (m ² /ha)	N/ha 2020	Densidad 2020 (%)	Área basal 2020 (m ² /ha)
Joven	550	35.6	4,37 ± 0,11	580	35.5	4,77 ± 0,13
Intermedio	540	36.3	8,22 ± 0,20	545	37.8	8,68 ± 0,21
Maduro	425	28.1	7,05 ± 0,25	410	26.7	7,70 ± 0,28
Promedio	505	100.0	6,55 ± 0,19	512	100.0	7,05 ± 0,21

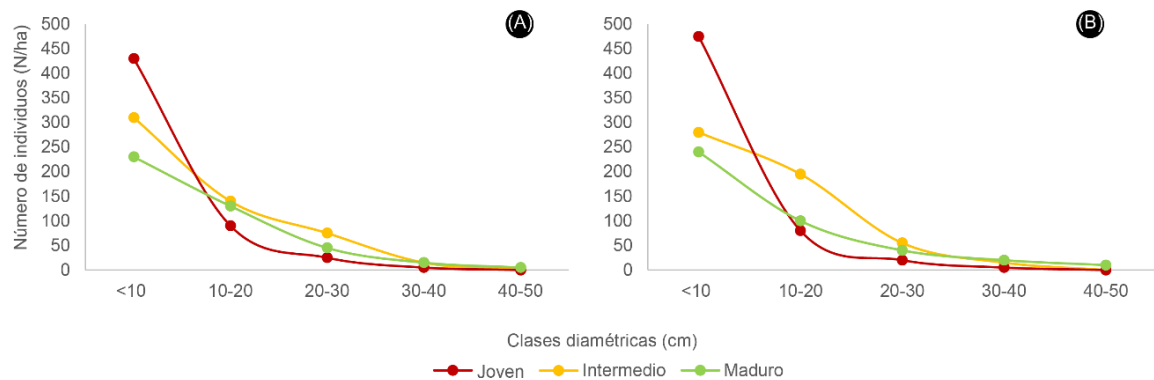


Figura 2. Distribución diamétrica del número de árboles por hectárea por estadio sucesional del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Donde (A) es la distribución para el año 2015 y (B) es la distribución para el año 2020

Se observó (Figura 2), que la mayor cantidad de individuos se concentró en la clase diamétrica de 0-10 cm, con un promedio del 80,0 % de los individuos en el estadio joven, 54,4 % de los individuos en el intermedio y 56,3 % de los individuos en el estadio maduro. Tiene concordancia con el comportamiento de Jota invertida donde se explica que las categorías menores tienen el mayor número de individuos. La segunda clase diamétrica con mayor concentración de los individuos para los períodos de mediciones fue la de 10-20 cm de diámetro con 24,5 % de los individuos, seguido por la clase de 20-30 con 9,8 %, 30-40 con 4,9 % y finalmente 1,8 % de los individuos representaron la clase diamétrica de 40-50 cm. Entre los factores que explican esta distribución, está la competencia intra e interespecífica, causada por la densidad de siembra, las condiciones de micrositios, la capacidad de sitio, la variedad en tamaños y edades de las especies que componen el bosque, y que a su vez permite la diferencia de exigencias lumínicas de las mismas [34]-[39]-[35] y [70].

La competencia hace que muchos de los individuos antes de ingresar a categorías diamétricas superiores mueran, pocos alcanzan los mayores tamaños. Durante el

establecimiento; no todas las especies tienen el potencial por sus características genéticas, fisiológicas y morfológicas para tener diámetros superiores [35]. Este comportamiento se conoce como el modelo de sucesión de relevo [38]-[36]-[37], el cual, trata de explicar el cambio en la composición florística de un sitio a través de un cambio autogénico (causado por las mismas plantas). Los autores también hacen referencia a que la tolerancia a diferentes condiciones lumínicas de los individuos y la composición florística inicial del sitio son otros factores que influyen en el desarrollo de la sucesión secundaria. Este, el modelo, está fundamentado por el supuesto de que las especies de una determinada etapa son menos tolerantes a la sombra que las especies de la siguiente etapa, y así sucesivamente, lo que permite el establecimiento de individuos con distintas tolerancias en cada estadio sucesional, de manera que van aumentando gradualmente las especies de mayor tolerancia a la sombra.

En la dinámica de bosques, los individuos ubicados en las clases diamétricas inferiores pueden reemplazar a los más grandes y sustituirlos al morir. La existencia de especies que sean más o menos tolerantes a la sombra, provoca que los árboles que llegaron a niveles superiores de altura y diámetro no regeneren bajo su propia sombra, o bien que las especies que solían establecerse en el sitio inicialmente no puedan regenerar porque, necesitan claros abiertos con disponibilidad absoluta de luz para poder crecer [47]. En ese momento sucesional aparecen especies que sí toleran la sombra y llegaron al sitio más tardíamente, producto de factores biológicos de dispersión provocada por fauna, viento, entre otros, desde bosques cercanos, y algunas de estas especies que logran colonizar bosques secundarios pueden tener características de bosques más antiguos o primarios.

Área basal: Louman, Quirós y Nilsson [45] afirmaron que el área basal por hectárea es la medida más importante para la silvicultura, sirve como indicador del grado de desarrollo del bosque y como indicador de competencia. Mientras que el área basal por clase diamétrica sirve para calcular el potencial de un bosque para recuperarse de intervenciones, principalmente cuando no se cuenta con información de regeneración, mortalidad y crecimiento. Finegan [47] reporta para bosques secundarios de la Zona

Norte de Costa Rica (diámetro ≥ 10 cm) un área basal entre 17 – 27 m²/ha en bosques de 12 años, entre 8,5 – 26,8 m²/ha a los 15 años, entre 20,9 – 27,4 m²/ha a los 20 años y entre 17,4 – 25 m²/ha a los 25 años. Mientras que Camacho et al. [48] reporta 30,8 m²/ha en un bosque primario en La Tirimbina (diámetro ≥ 10 cm). Es importante señalar que la población contenía representación de individuos remanentes del sitio. Redondo et al. [49] reportó para bosques secundarios en Sarapiquí (diámetro ≥ 5 cm) un área basal de 18,17 m²/ha en bosques de 12 años, 18,83 m²/ha a los 15 años, 24,73 m²/ha a los 20 años y 29,64 m²/ha a los 25 años.

Por otra parte, Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado [10] reportaron para un bosque seco tropical y bosque húmedo tropical con diámetro ≥ 10 cm, un área basal de 0,6 m²/0,1ha para un estadio sucesional temprano, 2,5 m²/0,1ha para intermedio y 2,7 m²/0,1ha para maduro. Mientras que, Pierre et al. [50] reporta valores de área basal para bosques secundarios entre 20-40 años clasificados como bosque húmedo premontano y bosque húmedo tropical transición seco de 19,45 m²/ha.

En el PNPV se obtuvieron valores de área basal de 6,55 m²/ha para el 2015 y 7,05 m²/ha para el 2020, la prueba Kruskal-Wallis no determinó diferencias significativas entre el área basal por estadios sucesionales ($p= 0,35$; ver apéndices 1, 2 y 3). La diferencia entre los valores de área basal de este estudio con los reportados por Redondo et al. [49] y Pierre et al. [50] entre 18,17 m²/ha y 29,64 m²/ha, puede deberse al tipo de suelo del sitio, ya que las parcelas (excepto la 7) se ubican en suelos de orden vertisol, los cuales Alvarado y Raigosa [56] y Henríquez [57] mencionan que ese tipo de suelos no son adecuados para cultivos forestales, principalmente porque en estación seca se agrietan, son prácticamente impermeables y suelen anegarse fácilmente durante la estación lluviosa. También puede influir que hay un período de escases hídrico muy prolongado en el sitio de 6 meses aproximadamente [60].

Analizando el área basal por estadio sucesional según la distribución diamétrica se observa que se comporta diferente según la madurez del bosque (Figura 3), en el estadio joven el área basal crece conforme aumenta el diámetro, y en la primera

categoría (<10) se concentra el área basal con un 23,27 % para ambos años de medición, se observa una diferencia entre el 2015 y 2020 debida a la mortalidad, en las categorías diamétricas de 0-20 y de 20-30. Para los estadios intermedio y maduro el comportamiento es diferente; la mayor concentración de área basal es en la categoría diamétrica de 20-30 cm (25,8 %), para el estadio sucesional intermedio. La diferencia entre ambos años se debió a la mortalidad que fue de un 6,45 % del total de individuos muertos en el período. En las categorías diamétricas anteriores y en la última, el área basal aumenta entre los años de medición.

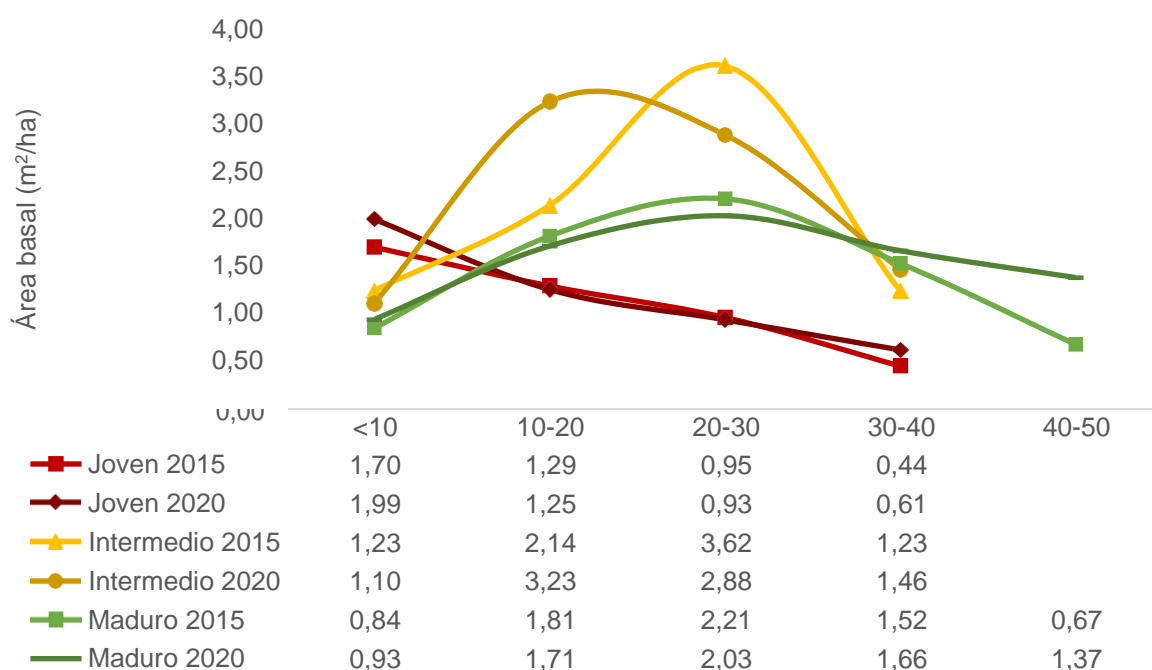


Figura 3. Distribución diamétrica del área basal por hectárea por estadio sucesional del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica

Finalmente, la tendencia de que el área basal aumente con forme aumenta la madurez del bosque ha sido reportada por Morales-Salazar et al, [54]; se observa el mismo comportamiento del estadio joven al intermedio, sin embargo, eso no ocurre entre el intermedio y el maduro, esa diferencia puede deberse a la cantidad de individuos y la mortalidad entre ambos estadios sucesionales.

Índice de Valor de Importancia (IVI)

Se reportan los datos del IVI de las diez especies más representativas del PNPV por estadio de sucesión para observar cuáles poseían el mayor peso ecológico dentro de cada estadio sucesional (Cuadro 4). *Calycophyllum candidissimum* (Vahl) DC. fue la especie con mayor valor de importancia para los estadios sucesionales joven e intermedio durante el período de estudio; se debe resaltar que las primeras dos posiciones de las especies de mayor IVI se mantienen en las mediciones del 2015 y 2020 en el estadio sucesional joven. Sin embargo, para el año 2020 en el estadio sucesional joven *Bonellia nervosa* (C. Presl) B. Ståhl & Källersjö y *Coccoloba caracasana* Meisn salieron de las primeras diez especies más importantes; mientras que *Semialarium mexicanum* (Miers) Mennega y *Quadrella odoratissima* (Jacq.) Hutch. ingresaron. En el estadio intermedio las especies *Trichilia trifolia* L., *Coccoloba caracasana*, *Spondias purpurea* L. fueron reemplazadas por *Maclura tinctoria*, *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos y *Luehea candida* Moç & Sessé ex DC.) Mart. Por otra parte, en el estadio sucesional maduro, *Coccoloba caracasana*, *Randia monantha* Benth. y *Cordia collococca* L. debido a la mortalidad de sus individuos en ese estadio sucesional fue reemplazada por *Bursera simaruba* (L.) Sarg.

Según lo reportado por Brenes-Chaves et al. [32] en un bosque secundario en Guanacaste, las especies más dominantes del bosque fueron *Pachira quinata* W.S. Alverson y *Calycophyllum candidissimum*; mientras que Moraes-Ferreira [46] reportó a *Calycophyllum candidissimum* como la especie que domina principalmente los estadios sucesionales de joven e intermedio. Sin embargo, en este estudio, se pudo observar que cuando se hace un análisis general de las especies en el inventario sin considerar los tres estadios sucesionales, *Trichilia trifolia* L., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Pithecellobium lanceolatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth. y *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. son especies que también dominan entre las primeras diez especies de mayor IVI.

Cuadro 4. Índice de valor de importancia de diez especies más representativas por estadio sucesional para el período de muestreo en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

Estadio sucesional	Joven		Intermedio		Maduro	
	Especie	IVI	Especie	IVI	Especie	IVI
2015	<i>Trichilia trifolia</i>	63.20	<i>Ruprechtia costaricensis</i>	49.12	<i>Coccoloba caracasana</i>	30.12
	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	42.51	<i>Trichilia trifolia</i>	41.61	<i>Randia monantha</i>	24.20
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	23.86	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	40.48	<i>Cordia collococca</i>	18.63
	<i>Gliricidia sepium</i>	20.91	<i>Guazuma ulmifolia</i>	27.43	<i>Guazuma ulmifolia</i>	16.31
	<i>Maclura tinctoria</i>	20.90	<i>Coccoloba venosa</i>	19.31	<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	15.77
	<i>Cordia dentata</i>	15.94	<i>Tabernaemontana glabra</i>	12.57	<i>Bursera simaruba</i>	14.93
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	14.63	<i>Bonellia nervosa</i>	11.43	<i>Crateva palmeri</i>	14.02
	<i>Vachellia collinsii</i>	11.44	<i>Cordia collococca</i>	10.95	<i>Tabernaemontana glabra</i>	13.66
	<i>Coccoloba caracasana</i>	10.11	<i>Myrospermum frutescens</i>	10.65	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	12.01
	<i>Bonellia nervosa</i>	9.92	<i>Spondias purpurea</i>	10.03	<i>Lonchocarpus felipei</i>	11.06
2020	<i>Trichilia trifolia</i>	71.92	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	87.43	<i>Guazuma ulmifolia</i>	33.62
	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	46.53	<i>Guazuma ulmifolia</i>	41.46	<i>Maclura tinctoria</i>	32.25
	<i>Maclura tinctoria</i>	25.65	<i>Coccoloba venosa</i>	22.94	<i>Tabernaemontana glabra</i>	25.17
	<i>Gliricidia sepium</i>	18.94	<i>Tabernaemontana glabra</i>	15.71	<i>Lonchocarpus felipei</i>	18.74
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	17.15	<i>Quadrella odoratissima</i>	13.76	<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	15.19
	<i>Vachellia collinsii</i>	15.56	<i>Spondias mombin</i>	12.54	<i>Crateva palmeri</i>	14.24
	<i>Cordia dentata</i>	14.87	<i>Bursera simaruba</i>	11.10	<i>Handroanthus ochraceus</i>	13.47
	<i>Quadrella odoratissima</i>	14.27	<i>Bonellia nervosa</i>	10.78	<i>Zanthoxylum setulosum</i>	12.64
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	13.21	<i>Ruprechtia costaricensis</i>	9.01	<i>Luehea candida</i>	11.58
	<i>Semialarium mexicanum</i>	6.05	<i>Myrospermum frutescens</i>	7.69	<i>Bursera simaruba</i>	8.96

Se observó que la mayoría de las especies representadas en el cuadro 4 del IVI, como *Trichilia trifolia*, *Calycophyllum candidissimum*, *Gliricidia sepium*, *Tabernaemontana glabra*, *Coccoloba caracasana*, *Cordia collococca*, *Bursera simaruba*, entre otras, son heliófitas durables, seguido por las heliófitas efímeras y esciófitas que se distribuyen en la misma proporción de especies del IVI por estadio sucesional. Finegan [2]-[47] y Guariguata y Ostertag [55] mencionaron que la composición de los primeros estadios sucesionales es principalmente por especies heliófitas; las cuales se dividen en efímeras y durables. Las heliófitas efímeras, son las que aparecen al inicio de la sucesión; se caracterizan por ser de corta duración, logran permanecer hasta antes del tercer año del abandono del sitio, y las semillas son de larga viabilidad en el suelo. En el proceso de sucesión, las heliófitas efímeras son reemplazadas por las heliófitas durables, que se caracterizan por ser intolerantes a la sombra, pueden reclutarse desde las primeras etapas de sucesión, logran alcanzar diámetros y alturas mayores, densidad de la madera es mayor, son de vida relativamente larga, sus semillas tienen menor viabilidad, casi no regeneran bajo su propia sombra y algunas de ellas son de valor comercial maderable.

En el caso del PNPV, para el año 2020, la composición de especies más abundante fue para las heliófitas durables como se puede observar en la Figura 4

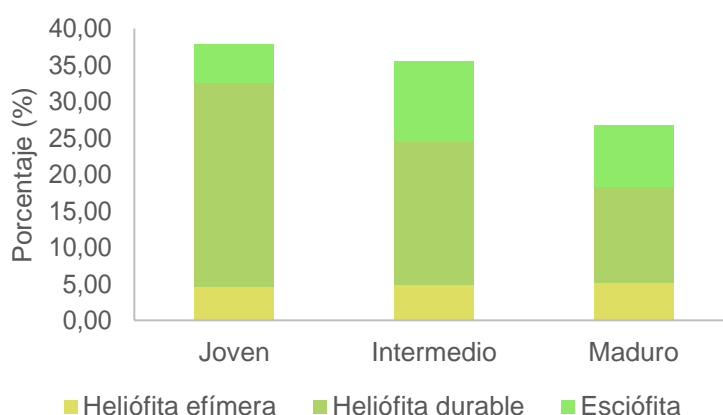


Figura 4. Representación de las especies según su tolerancia a la luz por estadio sucesional, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

Tuvieron un orden decreciente por estadio sucesional, con una representación del 28 % en el estadio joven, 19 % en el intermedio y 13 % en el maduro. Las especies tolerantes a la sombra o esciófitas, tienen un crecimiento más lento que las heliófitas y entre sus características más importantes es que producen estructuras para favorecer la vida larga de los individuos, alcanzaron un 5 % en el estadio joven, un 9,8 % en el intermedio y 7,8 % en el maduro. Las esciófitas se concentraron en los estadios intermedio y maduro con una leve disminución cuando se pasa del estadio intermedio al maduro, lo que significa que algunas especies desaparecieron porque el número de individuos que sobreviven hacia el estadio maduro bajó de un 35 % del intermedio a un 26,7% del maduro.

Los estadios joven e intermedio fueron los que tuvieron mayor número de individuos con valores del 37,8 y 35,5 % respectivamente y 26,7 % en el maduro en el año 2020. Los resultados del número de árboles por hectárea y IVI por estadio sucesional nos indicaron que, en el estadio joven es donde se encontraron más individuos y menos esciófitas, en el intermedio hubo más esciófitas y fue el segundo en abundancia después del joven. El estadio maduro tuvo más esciófitas que el joven, menos que el intermedio y es menor en el número de individuos que los dos estadios sucesionales joven e intermedio en el orden respectivo. Estos resultados sugieren que en el estadio intermedio es un avance de la sucesión de alta competencia donde se produce una acumulación de individuos que contienen especies heliófitas y esciófitas sin embargo cuando pasan al estadio maduro se da una mortalidad de individuos que conlleva a la desaparición de especies con tendencia a la intolerancia a la sombra.

Diversidad

Se realizó un análisis de la diversidad (Cuadro 5 y Figura 5) para las seis parcelas de medición. Magurran [40] mencionó que medir la diversidad es un indicador del buen estado de los sistemas ecológicos, y se puede estimar a través del uso de índices.

El índice de diversidad de Simpson [26] y Smith y Leo [41], mide la uniformidad de una comunidad, la probabilidad de que dos individuos de una muestra seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie, tomando valores de 0-1 donde el valor aumenta cuando existe mayor diversidad. Mientras que el índice de diversidad de Shannon y Weaver [42] y Magurran [40] es una medida de la diversidad que considera el número de especies y su abundancia, toma valores de 0 hasta el logaritmo del número de especies, entre más alto sea su valor más diverso es el sitio en estudio.

Para bosques tropicales y bosques secos se han reportado valores de diversidad de Simpson entre 0,84 y 0,93, y diversidad de Shannon entre 2,02 hasta 3,31 para Shannon [54]-[32]-[58] y [62]. Los valores encontrados en nuestros sitios de muestreo se encuentran entre los valores reportados por estos autores (Cuadro 5). En Palo Verde la diversidad aumenta conforme avanza el estadio sucesional, donde la diversidad aumenta con la madurez del bosque [64]. La prueba Kruskal-Wallis no determinó diferencias significativas entre la diversidad por estadios sucesionales ($p=0,12$ para Simpson y $p=0,24$ Shannon, ver apéndices 1, 2 y 3).

Cuadro 5. Promedio de los índices de diversidad por estadio sucesional para los años 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

	Diversidad	1-D	H'
2015	Joven	0,75	1,87
	Intermedio	0,82	2,05
	Maduro	0,89	2,42
2020	Joven	0,71	1,81
	Intermedio	0,80	2,03
	Maduro	0,90	2,53

Janzen [63] y Leiva [64] mencionaron que los bosques secos tropicales son menos diversos en comparación a bosques húmedos. Se relaciona la baja diversidad con la historia natural del sitio, y las condiciones medioambientales y ecológicas de las especies que permiten o no su regeneración, crecimiento y establecimiento. En el caso de PNPV, se apega muy bien a lo descrito por Namkoong et al. [30], quien mencionó que fueron tierras en las cuales se eliminó su cobertura para ser usadas para ganadería, posteriormente se abandonó, y se estableció el crecimiento secundario del bosque.

Escalante-Espinosa [68] indicó que se puede analizar la diversidad del bosque evaluándola por su relación con la abundancia de especies raras, a través del índice de Chao1, el cual estima la riqueza total que puede tener un muestreo basándose en la abundancia de especies raras. En la figura 5, se puede observar por año y estadio sucesional la curva de rarefacción basado en el estimador Chao1. El cual, muestra la riqueza de especies acumulada conforme se aumenta el muestreo, mediante el método interpolado el cual usa el tamaño de la muestra de referencia y el extrapolado el cual lo estima con el doble del tamaño de la muestra de referencia. Escalante-Espinosa [68] mencionó que una vez alcanzada la asíntota se ha llegado al número máximo de especies que se pueden muestrear en un sitio.

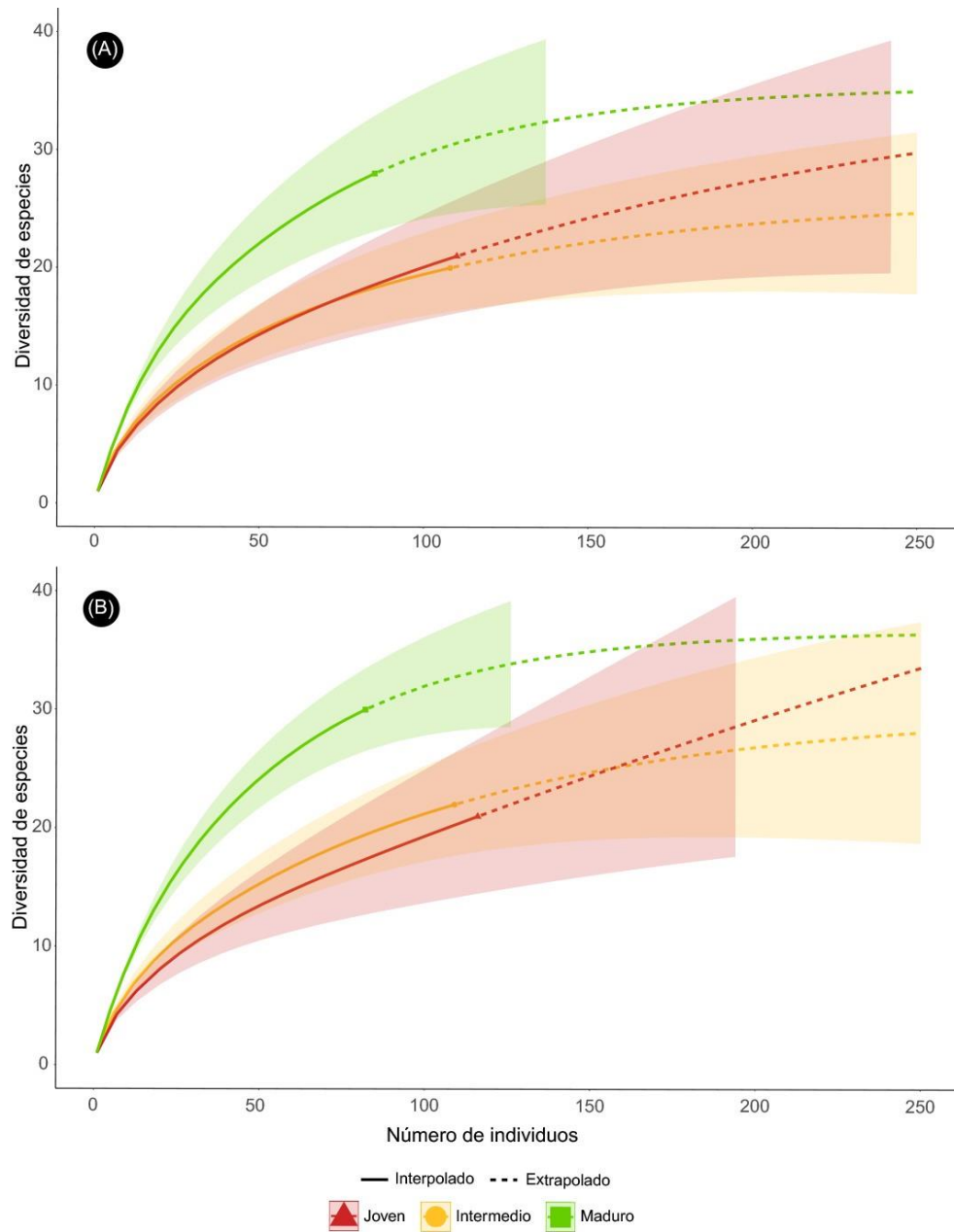


Figura 5. Curva de rarefacción de especies mediante el índice de Chao por estadio sucesional para los años 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica, al 95 % de confianza. Donde (A) es la curva para el año 2015 y (B) es la curva para el año 2020.

Se estimó un promedio del porcentaje de muestreo del 56,0 % para los estadios sucesionales joven e intermedio, y de un 77,3 % para la sucesión madura mediante el índice de Chao. Con el muestreo realizado no se alcanzó la asíntota (Figura 5), lo cual indica que no se captó la mayor cantidad de riqueza de especies en el sitio de muestreo, el mismo estimador calculó para los estadios intermedio y maduro la totalidad de la riqueza se alcanza entre 200-250 individuos muestreados. Powers et al. [67] estimaron una curva de acumulación de especies en 19 parcelas del Parque Nacional Palo Verde, tampoco lograron muestrear la mayor cantidad de especies; sin embargo, pudieron demostrar que la diversidad de PNPV es menor que en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), a pesar de que el PNSR tiene la misma historia de cambio de uso de la tierra que el PNPV.

Crecimiento, mortalidad y reclutamiento

Se evaluó el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento, factores que por influencia van a determinar el desarrollo de un bosque Alder y Synnott [44]. Las variables de mortalidad y reclutamiento son importantes para mantener la densidad de árboles en los bosques [53]. El crecimiento se define como el incremento en las dimensiones de uno o más individuos en el bosque, en un periodo determinado [61]. Alder [43], define la mortalidad como la tasa en la cual los árboles mueren, está expresada en porcentaje y pueden variar entre 1 % y 5 %. El autor además mencionó que las mayores tasas de mortalidad se dan en bosques que han sido alterados previamente (de 2,5 % o más). Mientras que el reclutamiento el mismo autor lo define como el número de árboles que alcanzan el tamaño mínimo de medición.

Para un bosque muy húmedo tropical Quesada-Monge et al. [8] reportaron incrementos corrientes anuales entre 2,47 mm/año y 3,56 mm/año. Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado [10] reportaron para el Parque Nacional Santa Rosa una mortalidad entre 1,3 % y 2,6 %, un reclutamiento entre 2 % y 8,8 %. Quesada-Monge et al. [8] reportaron mortalidades del 1,3 % y 1,8 % para un bosque intervenido. Mientras que Torres et al. [65] reportó para un bosque seco tropical una tasa de mortalidad y reclutamiento para diámetros mayores a 5 cm del 4,8 % y 6,0 %.

En el PNPV se obtuvo en promedio un incremento corriente anual de 0,25 mm/año (Figura 6) una mortalidad del 4,6 % y un reclutamiento del 3,8 % (Figura 7). Si se analiza por la madurez del bosque, el mayor crecimiento y la mayor mortalidad se registraron en el estadio maduro y el mayor reclutamiento se registró para el estadio joven. Hubo mayor mortalidad de individuos heliófitos efímeros con un 51,6 % y mayor reclutamiento de individuos heliófitos durables con un 57,6 %. La prueba Kruskal-Wallis no determinó diferencias significativas entre las variables de crecimiento, mortalidad y reclutamiento por estadios sucesionales ($p= 0,18$ para ICA, $p= 0,28$ para mortalidad y $p= 0,87$ para reclutamiento, ver apéndices 1, 2 y 3)

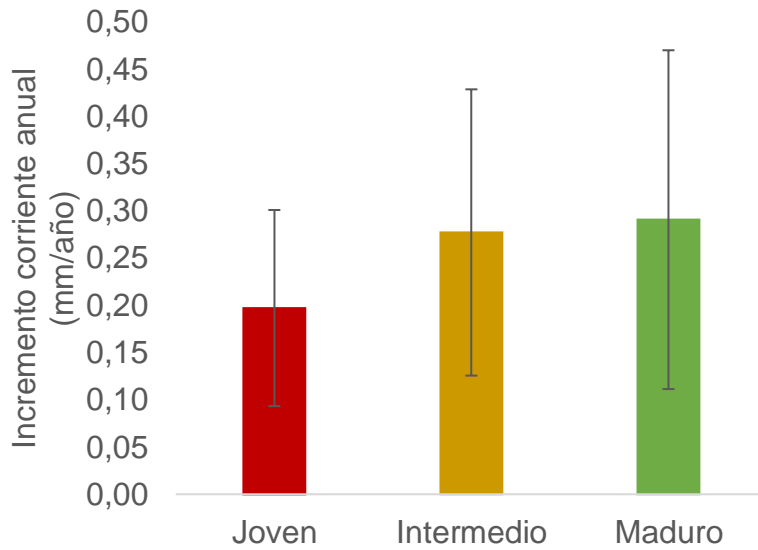


Figura 6. Incremento medio anual e intervalos de confianza por estadio sucesional en el período de 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica

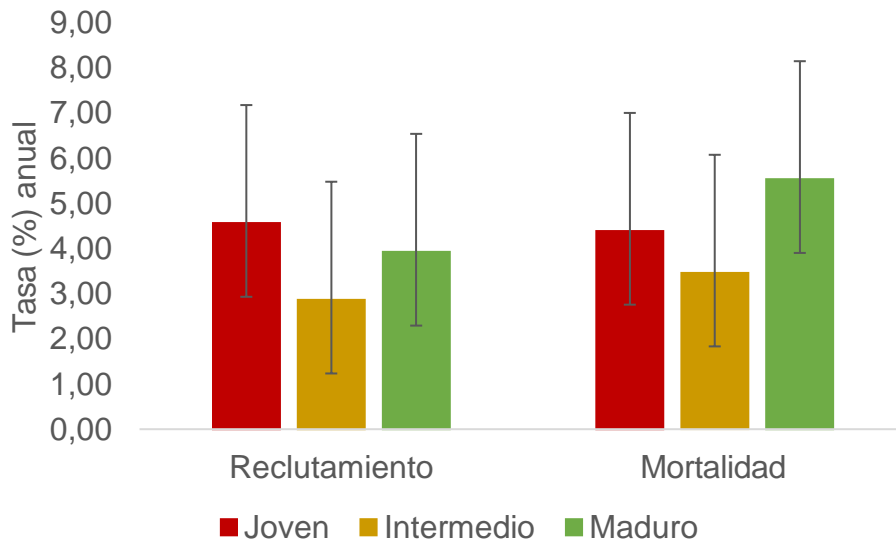


Figura 7. Tasas de mortalidad, reclutamiento e intervalos de confianza por estadio sucesional en el período de 2015 y 2020, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica

Cochlospermum vitifolium (Willd.) Spreng., *Spondias mombin* L., *Alvaradoa amorphoides* Liebm. y *Maclura tinctoria* representaron el 21,3 % del crecimiento del bosque; es de esperarse que especies heliófitas efímeras presenten altas tasas de crecimiento, puesto que su ecología está adaptada hacia crecimientos rápidos [2]; mientras que *S. mombin* (heliófita durable) y *M. tinctoria* (esciófita), especies con diferente tolerancia logran mantener su crecimiento alto entre las primeras cuatro especies dentro del bosque, posiblemente porque las condiciones medioambientales han permitido su establecimiento y posterior crecimiento.

Las especies *Guazuma ulmifolia*, *Pithecellobium lanceolatum*, *Trichilia trifolia* y *Vachellia collinsii* (Saff.) Seigler & Ebinger representaron un 53,2 % del total de especies que presentaron mortalidad (23 especies). Todas excepto *T. trifolia* son heliófitas efímeras, especies que probablemente ya no tienen buena luz solar para continuar su crecimiento, la mayoría se murieron entre la categoría diamétrica de 0-10 o 10-20. Mientras que las especies *Trichilia trifolia* (heliófita durable), *Calycophyllum candidissimum* (heliófita durable), *Quadrella odoratissima* (esciófita) y *Vachellia collinsii* (heliófita efímera) representaron el 53,0 % del total de especies reclutadas (21).

Leiva [64] y Harper et al. [66] mencionaron que el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento de nuevas especies está condicionado por las condiciones medioambientales del sitio, la cercanía del material, los dispersores asociados, la viabilidad de las semillas, y el grado de alteración de los ecosistemas originales. Powers et al. [67] encontró diferencias estadísticas entre la composición de las especies según el tipo suelo, el espacio y el estadio sucesional, en su estudio en el PNPV. Sugiere que el sitio tiene condiciones restrictivas que no permite el correcto desarrollo del bosque.

4. CONCLUSIONES

La composición florística del PNPV estuvo representada por las familias Fabaceae y Capparaceae en ambos años de medición. La tercera parte de los individuos muertos para el 2020, pertenecían a la familia Fabaceae. Mientras que la riqueza de especies aumenta conforme avanza el estadio sucesional lo que demuestra la recuperación del sitio a nivel de composición florística.

La estructura horizontal tuvo un comportamiento típico de bosques en estado dinámico, donde la mayor cantidad de individuos se encuentra en las primeras categorías diamétricas. El área basal del bosque indica que el mismo está en etapas tempranas de desarrollo, sin embargo, el aumento con respecto a los años demuestra que, aunque lento el bosque de PNPV está en crecimiento.

Calycophyllum candidissimum, *Trichilia trifolia*, *Pithecellobium lanceolatum* y *Maclura tinctoria* son especies de tolerancias heliófita durables o esciófitas que se posicionaron entre las primeras diez con mayor importancia dentro del bosque. Es un indicador de avance en la sucesión del bosque, donde ya no dominan principalmente especies heliófitas efímeras.

El bosque secundario del PNPV es medianamente diverso. Se presentó leve crecimiento, y mayor mortalidad que reclutamiento en el sitio de estudio. Hubo mayor mortalidad de especies heliófitas efímeras entre las categorías diamétrica de 0-10 y 10-20 y se reclutaron mayor cantidad de especies heliófitas durables o esciófitas.

5. RECOMENDACIONES

Aumentar el número y el tamaño de las unidades de muestreo para mejorar la calidad de los análisis y aumentar la representatividad de la información obtenida.

Integrar análisis sobre la dispersión de las especies forestales y los dispersores para evaluar el estado del reclutamiento de nuevas especies características de sucesiones secundarias avanzadas.

Considerar intervenciones para mejorar la dinámica, y fortalecer el crecimiento de los individuos, así como de la recuperación de los estadios sucesionales de los bosques secundarios del PNPV.

6. REFERENCIAS

- [1] L. R. Holdridge, Ecología basada en zonas de vida, San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1978.
- [2] B. Finegan, Bases Ecológicas de la Silvicultura. In: VI Curso Intensivo Internacional de Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropicales. CATIE, Turrialba, C.R. 229 p. 1993.
- [3] Organization for Tropical Studies (OET), “Palo Verde Research Station”, [2014]. Disponible en <https://tropicalstudies.org/portfolio/palo-verde-research-station/>
- [4] C. D. Jiménez-Rodríguez, C. Esquivel-Vargas, M. Coenders-Gerrits and M. Sasa-Marín, “Quantification of the evaporation rates from six types of wetland cover in Palo Verde National Park, Costa Rica”, *Water*, vol. 11, pp. 674, 2019.
- [5] C. Shannon & W. Weaver, The mathematical theory of communication. Baltimore: University of Illinois Press, 1949. Disponible en <http://www.math.harvard.edu/~ctm/home/text/others/shannon/entropy/entropy.pdf>
- [6] RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. Recuperado de <http://www.rstudio.com/>.
- [7] H. Lamprecht, Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas, posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. Rossdorf: TZ-Verl.-Ges., 1990.
- [8] R. Quesada-Monge, L. Acosta-Vargas, M. Garro-Chavarría y M. Castillo-Ugalde, 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*, vol. 25, no. 5, pp. 56-66, 2012.

- [9] G. Castro Marín, R. Nygard, B. Gonzalez Rivas, P. Christer Oden, Stand dynamics and basal area change in tropical dry forest reserve in Nicaragua, *Forest Ecology and Management*, vol. 208, pp. 63-75, 2005.
- [10] D. Carvajal-Vanegas y J. C. Calvo-Alvarado, Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 10, no. 25, pp. 1-12, 2013.
- [11] Centro Científico Tropical (CCT), Mapa ecológico de Costa Rica según el sistema de clasificación de Vida del Mundo de L. R. Holdridge, 1993.
- [12] Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC), Plan General de Manejo del Parque Nacional Palo Verde, Volumen II (Plan). Área de Conservación Arenal Tempisque (ACAT). Guanacaste-Costa Rica. 111 p., 2013.
- [13] I. J. Rojas Zeledón, Erosión hídrica bajo tres estadios de sucesión de bosque dentro del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica, Tesis de grado, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, 2017.
- [14] R. A. Bolaños y V. Watson. Mapa Ecológico de Costa Rica. Centro Científico Tropical. Escala 1:200.000. San José, Costa Rica, 1993.
- [15] R. Mata, A. Rosales, A. Vásquez y A. Sandoval. Mapa Digital de suelos, órdenes y subórdenes, escala 1:200 000. San José, Costa Rica, 2013.
- [16] V. Granda Moser, B. Finegan, Z. S. Ramos Bendaña, G. Detlefsen y A. Molina, Potencial de manejo de bosques restaurados por sucesión natural secundaria en Guanacaste, Costa Rica: Composición, diversidad y especies maderables, Turrialba: CATIE, 2015.
- [17] J. Valerio, Informe de Consultoría Crecimiento y Rendimiento. Documento técnico 51. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia, 1997.

- [18] A. Gentry, Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146–194. En: Bullock, S., Mooney, H. y Medina, E. (eds). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- [19] D. Olascuaga-Vargas, J. Mercado-Gómez y L. R. Sanchez-Montaña, Análisis de la vegetación sucesional en un fragmento de bosque seco tropical en Toluviéjo-Sucre (Colombia), Colombia Forestal, vol. 19, no. 1, pp. 23-40, 2015.
- [20] R. L. Granados-Victorino, A. Sánchez-González, D. Martínez-Cabrera y P. Octavio-Aguilar, Estructura y composición arbórea de tres estadios sucesionales de selva mediana subperennifolia del municipio de Huautla, Hidalgo, México, Revista Mexicana de Biodiversidad, 2017, <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.024>.
- [21] P. G. Murphy and A. E. Lugo, Ecology of tropical dry forest, Annual Review of Ecology and Systematics, vol. 17, no. 67, pp. 88, 1986.
- [22] L. Vargas-Fonseca, Análisis de una cronosecuencia de bosques tropicales del corredor biológico Osa, Costa Rica. Tesis de grado, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, 2012.
- [23] J. Calvo-Alvarado, C. Jiménez-Rodríguez y M. de Saá-Quintana, Intercepción de precipitación en tres estadios de sucesión de un Bosque húmedo Tropical, Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica, Revista Forestal Mesoamericana Kurú, vol. 9, no. 22, pp. 1-9, 2012.
- [24] Y. Soto-Sandoval; I. Suazo-Ortuño; N. Urbina-Cardona; J. Marroquín-Páramo y J. Alvarado-Díaz, Efecto de los estadios sucesionales del tropical seco sobre el microhábitat usado por *Agalychis dacnicolor* (Anura: Phyllomedusidae) y *Smilisca fodiens* (Anura: Hylidae), Revista de Biología Tropical, vol. 65, no. 2, pp. 777-798, 2017.

- [25] P. A. Rojas-Chaves; B. Vílchez-Alvarado; R. Moya-Roque y M. Sasa-Marín, Combustibles forestales superficiales y riesgo de incendio en dos estadios de sucesión secundaria y bosques primarios en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica, *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 12, no. 29, pp. 29-45, 2015.
- [26] E. H. Simpson, Measurement of diversity, *Nature*, vol. 163, no. 4148, pp. 688, 1949.
- [27] A. Chao, N. J. Gotelli, T. C. Hsieh, E. L. Sander, K. H. Ma, R. K Colwell and A. M. Ellison, Rerefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies, *Ecological Monographs*, vol 84, no. 1, pp.45-67, 2014.
- [28] A. Chao, Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability, *Biometrics*, vol. 43, pp. 783-791, 1987.
- [29] A. Chao, Nonparametric estimation of the number of classes in a population, *Scandinavian Journal of Statistics*, vol, 11, no. 4, pp. 265-270, 1984.
- [30] G. Namkoong, T. Boyle; H. Gregorius; H. Joly; O. Savolainen; W. Ratnam y A. Young, Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators, Indonesia: CIFOR, 1996.
- [31] H. Aguilar-Arias; E. Ortiz-Malavassi; B. Vílchez-Alvarado y R. L. Chazdon, Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques en la Península de Osa, Costa Rica, *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 9, no. 22, pp. 1-9, 2012.
- [32] L. Brenes-Chaves, A. L. Méndez-Carín, H. Sánchez-Toruño, W. Montero-Flores, A. I. Barquero-Elizondo y L. G. Hernández-Sánchez, Análisis de la composición y estructura del bosque secundario en el Refugio Nacional Vida Silvestre Ostional, Guanacaste, con miras a su restauración, *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 16, no. 39, pp. 33-42, 2019.

- [33] M. A. Pérez Flores, B. Finegan, D. Delgado y B. Louman, Composición y diversidad de los bosques de la Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua: una base para el manejo sostenible, *Revista Forestal Centroamericana*, vol. 34, pp. 66-72, 2001.
- [34] A. P. Yepes, J. I. del Valle, S. L. Jaramillo y S. A Orrego, Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia), *Revista Biología Tropical*, vol. 58, no. 1, pp. 427-445, 2010.
- [35] J. Valerio y C. Salas, Selección de prácticas silviculturales para bosques tropicales, Manual técnico, Santa Cruz, Bolivia, BOLFOR, 1998.
- [36] M. A. Evans Cabrera, Caracterización de la vegetación natural de sucesión primaria en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas, Guatemala. Tesis de postgrado, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica, 2006
- [37] B. Finegan, Forest succession, *Nature* vol312, no. 5990, pp. 109-114, 1984.
- [38] M. Garro Chavarría, 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 grado, Instituto Tecnológico de Costa Rica, 2011.
- [39] A. P. Yepes y J. A. Villa, Sucesión vegetal luego de un proceso de restauración ecológica en un fragmento de bosque seco tropical (La Pintada, Antioquia), *Revista Lasallista de Investigación*, vol. 7, no. 2, 2010.
- [40] A. Magurran, *Ecological Diversity and its Measurement*, London: Croom Helm Ltd., 1988.
- [41] T. M. Smith y R. Leo Smith. *Ecología*, Madrid: Pearson Education, 2007.
- [42] C. E. Shannon and W. Weaver, *The mathematical theory of communications*, Urbana: University of Illinois Press, 1963.

- [43] D. Alder, Growth modeling for mixed tropical forest. Oxfordshire, England: Oxford Forest Institute, p. 143, 1995.
- [44] D. Alder y T. J. Synnott. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest (pp. 1-88). Oxford: Univ. of Oxford, 1992.
- [45] B. Louman, D. Quirós y M. Nilsson, Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central, Turrialba, Costa Rica: CATIE, 2001.
- [46] C. Moraes-Ferreira, B. Finegan, M. Kanninen, L. D. Delgado y M. Segura, Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua, Revista Forestal Centroamericana, 2002.
- [47] B. Finegan, el potencial de manejo de los Bosques Húmedos Secundarios Neotropicales de las Tierras Bajas, Turrialba, Costa Rica: CATIE, 1992.
- [48] M. Camacho, B. Finegan, L. Orozco, Dinámica de la estructura y del crecimiento de bosques húmedos tropicales manejados del noroeste de Costa Rica: Primera década de investigación. En Taller la dinámica de los bosques en Costa Rica y sus implicaciones en el manejo forestal. San José, Costa Rica, p. 8, 1999.
- [49] A. Redondo, B. Vilchez y R. L. Chazdon, Estudio de la dinámica y composición de cuatro bosques secundarios en la región Huetar Norte, Sarapiquí – Costa Rica. Revista forestal centroamericana, octubre-diciembre, pp. 20-26, 2001.
- [50] J. Pierre-Morales, M. Cifuentes, J. J. Serrano y R. de Camino, Crecimiento de los bosques tropicales secundarios, Turrialba, Costa Rica: CATIE, 2017.
- [51] Centro Científico Tropical (CCT) y Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), Capa Zonasvida2008crtm05. En Atlas Digital de Costa Rica, 2004.
- [52] G. Thompson y S. A. Thompson, Mammals or reptiles, as surveyed by pit-traps, as bio-indicators of rehabilitation success for mine sites in the goldfields region of western Australia, Pacific Conservation Biology, vol.11, no. 4, 2005.

- [53] H. Q. Mosquera, R. R. Ibargüen y Y. A. Palacios, Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chocó (Colombia), *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, vol. 62, no. 1, pp. 4855-4868, 2009.
- [54] M. Morales-Salazar, B. Vílchez-Alvarado, R. L. Chazdon, M. Ortega-Gutiérrez, E. Ortiz-Malavassi y M. Guevara-Bonilla, Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica, *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 9, no. 23, 2012.
- [55] M. R. Guariguata y R. Ostertag, *Sucesión secundaria, Ecología de bosques neotropicales*, Cartago, Costa Rica: Editorial tecnológica, 2002.
- [56] A. Alvarado y J. Raigosa, *Nutrición y fertilización forestal en regiones tropicales*, San José, Costa Rica: Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo, 2012.
- [57] C. Henríquez, G. Cabalceta, F. Bertsch y A. Alvarado, Principales suelos de costa rica, 2019, Recuperado de http://www.mag.go.cr/biblioteca_virtual_ciencia/suelos-cr.html
- [58] P. E. Soler, J. L. Berroterán, J. L. Gil y R. A. Acosta, Índice valor de importancia, diversidad y similaridad florística de especies leñosas en tres ecosistemas de los llanos centrales de Venezuela, *Agronomía Tropical*, vol. 62, no. 1-4, 2012.
- [60] R. Quesada, *Los Bosques de Costa Rica*, XI Congreso Nacional de Ciencias, Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica, 2007.
- [61] J. Vanclay, Growth models for tropical forests: a synthesis of models and methods. *Forest Science*, vol. 41, no. 1, 7-42, 1995
- [62] P. Brenes-Rojas, *Composición y estructura de la vegetación de la línea de costa de un bosque tropical seco, Santa Cruz, Guanacaste, Costa Rica*. Tesis de maestría, Universidad Estatal a Distancia, 2013.

- [63] D. Janzen, Tropical dry Forest: the most endangered major tropical ecosystem. In E. O. Wilson, F. M. Peter (Eds), Biodiversity. Washington D.C, E.E.U.U: National Academy Press, 1988.
- [64] J. A. Leiva, O. J. Rocha, R. Mata y M. V. Gutiérrez-Soto, Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo, *Revista Biología Tropical*, vol. 57, no. 3, 2009.
- [65] A. M. Torres G., J. B. Adarve, M. Cárdenas, J. A. Vargas, V. Londoño, K. Rivera, J. Home, O. L. Duque y A. M. González, Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia, *Biota Colombiana*, vol. 13, no. 2, pp. 66-84, 2012.
- [66] K. A. Harper, S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brososke, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh & P. Esseen, Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes, *Conservation Biology*, vol. 19, no. 3, pp. 768-782, 2005.
- [67] J. S. Powers, J. M. Becknell, J. Irving & D. Pérez-Aviles, Diversity and structure of regenerating tropical dry forest in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers, *Forest Ecology and Management*, vol 258, pp. 959-970, 2009.
- [68] T. Escalante-Espinosa, ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao, *Elementos*, vol. 52, pp. 53-56, 2003.
- [69] T. C. Hsieh, K. H. Ma & A. Chao, iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). To appear in *Methods in Ecology and Evolution*, 2016.
- [70] T. Hirose & M. J. A Werger, Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning among species in the canopy of a herbaceous plant community, *Oecologia*, vol. 100, no. 3, pp. 203-212, 1994.

[71] J. Oksanen, F. Guillaume Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner, Package 'vegan': Community Ecology Package. R package version 2.5-6, 2019

8. APÉNDICES

Apéndice 1. Salidas del análisis estadístico en R para la prueba de normalidad Shapiro-Wilk de cada variable en estudio agrupados según la variable categórica de estadio sucesional y año de estudio del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

Variable	W	p-value
Área basal	0,890	0,118
Número de árboles	0,872	0,069
Simpson	0,958	0,758
Shannon	0,736	0,002
ICA	0,946	0,708
Mortalidad	0,950	0,744
Reclutamiento	0,907	0,415

Apéndice 2. Salida del análisis estadístico en R para la prueba de Kruskal-Wallis de la diversidad de Shannon según la variable categórica de estadio sucesional y año de estudio del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

Variable	chi-squared	df	p-value
Área basal	5,6154	5	0,3455
Número de árboles	2,6532	5	0,7533
Simpson	8,846	5	0,1154
Shannon	6,7692	5	0,2384
ICA	3,4286	2	0,1801
Mortalidad	2,5714	2	0,2765
Reclutamiento	0,28571	2	0,8669

Apéndice 3. Salidas del análisis estadístico en R para la prueba de homocedasticidad Levene de cada variable en estudio según la variable categórica de estadio sucesional y año de estudio del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

Variable		Df	F value		Pr(>F)	
Número de árboles	group	5	6,79E+30	<	2,20E-16	***
		6				
Área basal	group	Df	F value		Pr(>F)	
		5	1,50E+31	<	2,20E-16	***
		6				
Simpson	group	Df	F value		Pr(>F)	
		5	9,24E+28	<	2,20E-16	***
		6				
Shannon	group	Df	F value		Pr(>F)	
		5	6,17E+30	<	2,20E-16	***
		6				
ICA	group	Df	F value		Pr(>F)	
		2	6,23E+30	<	2,20E-16	***
		3				
Mortalidad	group	Df	Sum Sq		Mean Sq	
		2	9,73E+29	<	2,20E-16	***
		3				
Reclutamiento	group	Df	Sum Sq		Mean Sq	
		2	2,90E+31	<	2,20E-16	***
		3				
Signif. codes:	0 '***'	0.001 '**'	0.01 '*'	0.05 '.'	0.1 ' '	1