

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

**ESTRUCTURA HORIZONTAL, DINÁMICA Y
COMPOSICIÓN DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUE
SECO TROPICAL SECUNDARIO DE DISTINTAS FASES
SUCESIONALES EN LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL
FORESTAL HORIZONTES, GUANACASTE, COSTA RICA.**

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

JOSUÉ JESÚS PACHECO QUESADA

CARTAGO, COSTA RICA, 2021

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

**ESTRUCTURA HORIZONTAL, DINÁMICA Y
COMPOSICIÓN DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUE
SECO TROPICAL SECUNDARIO DE DISTINTAS FASES
SUCESIONALES EN LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL
FORESTAL HORIZONTES, GUANACASTE, COSTA RICA.**

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

JOSUÉ JESÚS PACHECO QUESADA

CARTAGO, COSTA RICA, 2021

ESTRUCTURA HORIZONTAL, DINÁMICA Y COMPOSICIÓN DE UNA CRONOSECUENCIA DE BOSQUE SECO TROPICAL DE DISTINTAS FASES SUCESIONALES EN LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL FORESTAL HORIZONTES GUANACASTE, COSTA RICA.

Josué Jesús Pacheco Quesada*

RESUMEN

El bosque seco tropical "Bs-T" en Costa Rica tiene una extensión de aproximadamente 425 000 ha, de las cuales solo el 20% se encuentra en áreas de conservación. El abandono de tierras dedicadas a la ganadería es lo que ha dado paso a la recuperación de los bosques secundarios en la región. El objetivo de este estudio fue analizar una cronosecuencia de Bs-T y la dinámica de especies en el periodo 2012-2019, tomando en cuenta 3 mediciones. Los resultados de la estructura y los parámetros demográficos mostraron un comportamiento inverso a la dinámica natural de los bosques tropicales, con una disminución considerable en el área basal y la abundancia; además, tasas de mortalidad mayores que tasas de reclutamiento. Se encontró que el comportamiento atípico en las variables se debió a la influencia directa de factores climáticos, específicamente la influencia de ENOS 2014 y OTTO 2016. El efecto sinérgico de ambos fenómenos provocó cambios significativos en la estructura de los bosques, pero no afectó su diversidad.

Palabras claves: Diversidad, Cambio Climático, Incremento medio anual

ABSTRACT

The "Td-F" Tropical Dry Forest in Costa Rica covers an area of approximately 425,000 ha, of which only 20% is in conservation areas. The lack of management in the lands dedicated to cattle, is what has given a way to the recovery of secondary forests in the region. The objective of this study was to analyze a chronosequence of Td-F and the dynamics of species in the period 2012-2019, considering 3 measurements. The results of the structure and demographic parameters showed an inverse behavior to the natural dynamics of tropical forests, with a considerable decrease in the basal area and abundance, in addition, mortality rates higher than recruitment rates. It was found that the atypical behavior in the variables was due to the direct influence of climatic factors, specifically the influence of ENSO 2014 and OTTO 2016. The synergistic effect of both phenomena caused significant changes in the structure of the forests but did not affect their diversity.

Keywords: Diversity, Climate Change, Mean Annual Increment

*Pacheco Quesada, JJ. 2021. Estructura horizontal, dinámica y composición de una cronosecuencia de bosque seco tropical de distintas fases sucesionales en la Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico, Cartago, Costa Rica.



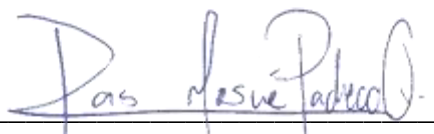
CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

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

Marvin Castillo Ugalde Lic.
Director de Tesis

Ruperto Quesada Monge P.h.D.
Profesor Lector

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



José Jesús Pacheco Quesada
Estudiante

DEDICATORIA

Este trabajo va dedicado a mi Familia y especialmente a mi madre Mercedes Quesada Chinchilla que hizo todo lo posible por apoyarme y que no me faltara nada para mis estudios. Dedicado a Dios y a la vida por darme segundas y hasta terceras oportunidades para seguir adelante y culminar esta hermosa etapa que es solo el comienzo. Dedicado a los que sueñan y tienen metas, que si se cumplen con esfuerzo, perseverancia y disciplina. Dedicado a la naturaleza y a los bosques, a las plantas que me han permitido estudiarlas, aprovecharlas, cuidarlas y valorarlas porque me han resguardado en sus entrañas para poder transmitir el conocimiento y cumplir los objetivos fundamentales de esta sublime profesión.

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco a todo el personal de la Escuela de Ingeniería Forestal del TEC que influyó de alguna u otra manera en mi formación. A los que me dieron oportunidades y a los que me dieron la espalda, a los que me juzgaron y me criticaron y a los que me apoyaron y motivaron, porque todos me ayudaron a crecer como persona y profesional. A mis compañeros y compañeras de generación por haberme acogido como uno de sus hermanos y brindarme una amistad sincera que espero conservar por el resto de mi vida. Al Instituto Tecnológico de Costa Rica por permitirme desarrollar mi TFG en un proyecto financiado y coordinado por la institución y la EIFO. También al personal y funcionarios de la Estación Experimental Forestal Horizontes por apoyar esta iniciativa y por el gran esfuerzo que realizan en la protección, investigación y manejo de los bosques secos tropicales.

Le agradezco a mi amor Melany Serrano Méndez por su apoyo incondicional, por sus consejos y su carisma que siempre me ayudo a salir adelante. A mis hermanos Christopher Pacheco Quesada y Rolando Pacheco Quesada por ser mi pierna izquierda cuando más lo necesité y por todo el amor y las enseñanzas que me han transmitido en mi vida. A Cristián Pacheco Castro por su apoyo y sus consejos. A mis abuelos Ema Chinchilla Alvarado y Juan Quesada Quesada por enseñarme los valores y el gusto por el trabajo y la naturaleza, por criarme en el campo y enseñarme a ser humilde. A Iris Castro Monge y Rolando Pacheco Cooper por ser un apoyo incondicional, por enseñarme valores, la importancia del estudio y la educación. A mis tíos Inés Quesada Chinchilla y Agustín Bravo Robles por creer en mí.

Al profesor Marvin Castillo y a todos los profesores e investigadores que me permitieron formar parte de este y de otros proyectos que me hicieron ganar experiencia y oportunidades para desarrollarme profesionalmente. A Leo, Mauricio y Orlando por colaborar con el levantamiento de la información. A Joshua por acompañarme y servirme de apoyo en la recta final.

ÍNDICE GENERAL

Contenido

RESUMEN.....	I
ABSTRACT.....	I
DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
ÍNDICE DE CUADROS.....	VII
ÍNDICE DE FIGURAS.....	IX
ÍNDICE DE ANEXOS.....	XI
Introducción.....	1
2. Metodología.....	3
2.1 Sitio de estudio.....	3
2.2 Diseño experimental.....	3
2.3 Toma de datos.....	5
2.4 Análisis de datos.....	6
2.4.1 Estructura del bosque.....	6
2.4.2 Composición Florística y Dinámica.....	7
2.4.3 Incremento Medio Anual IMA.....	7
2.4.4 Diversidad.....	8

2.4.5	Parámetros demográficos.....	10
2.4.5.1	<i>Mortalidad y reclutamiento</i>	10
2.4.5.2	<i>Cambios en Área basal</i>	11
3.	Resultados y Discusión.....	12
3.1	Estructura del bosque.....	12
3.2	Composición Florística.....	21
3.2.1	Dinámica	22
3.2.2	Incremento Medio Anual IMA.....	40
3.3	Diversidad	43
3.4	Parámetros demográficos.....	47
3.4.1	Mortalidad y reclutamiento	47
3.4.2	Cambios en Área Basal	49
3.5	Consideraciones Finales.....	50
4.	Conclusiones.....	55
5.	Recomendaciones.....	57
6.	Bibliografía.....	58
7.	Anexos	65

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Detalle de las principales variables estructurales por año de medición para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.	15
Cuadro 2. Detalle de la comparación de las principales variables estructurales en el 2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica..	15
Cuadro 3. Comparación de la abundancia por hectárea para el primer y último año de medición de los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	16
Cuadro 4. Comparación del área basal por hectárea para el primer y último año de medición de los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	17
Cuadro 5. Riqueza promedio por parcela y total por sitio en los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica, 2019.....	21
Cuadro 6. Valores de riqueza por sitio reportados en el 2012 y corregidos en el 2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	22
Cuadro 7. Resumen del Índice de Valor de Importancia IVI para las 10 especies más representativas del sitio Pista de Aterrizaje (PA), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	24
Cuadro 8. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Detrás Bajo Sombra (DBS), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	27
Cuadro 9. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Laguna (LAG), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.	31

Cuadro 10. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Bajo Sombra (BS), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica..	33
Cuadro 11. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Saravia (SAR), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	38
Cuadro 12. Incremento Medio Anual IMA (mm) en el periodo 2012-2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	41
Cuadro 13. Índice de diversidad de Shannon para el año 2012 y 2019 para los distintos estadios sucesionales de Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	45
Cuadro 14. Tasas de mortalidad y reclutamiento en los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH para el periodo 2012-2019.....	48
Cuadro 15. Tasas de pérdida, ganancia y crecimiento de área basal en los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH para el periodo 2012-2019.	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Croquis de la forma y tamaño de las PPM ubicadas en los Bs-T secundarios de la Estación Experimental Forestal Horizontes, Reyes (2012).	4
Figura 2. Ubicación de las PPM en el Bs-T secundario de la EEFH.	5
Figura 3 .Distribución del número de árboles por hectárea por clase diamétrica en el 2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T en EEFH, Guanacaste, Costa Rica	12
Figura 4. Distribución diamétrica del número de árboles por hectárea por gremio ecológico para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica, 2019.....	13
Figura 5. Comportamiento del número de árboles por hectárea para las 3 mediciones (2012-2016-2019) de los diferentes estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.	17
Figura 6. Comportamiento del área basal por hectárea para las 3 mediciones (2012-2016-2019) de los diferentes estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	18
Figura 7. Reporte de la trayectoria del huracán Otto 2016, National Oceanic and Atmospheric Administration NOAA, EEUU.	19
Figura 8. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio PA del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	25
Figura 9. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio PA del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	26
Figura 10. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio DBS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	28
Figura 11. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio DBS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica	29

Figura 12. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio LAG del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	32
Figura 13. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio LAG del Bs-T en la EEFH, Liberia, Costa Rica.....	32
Figura 14. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio BS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	35
Figura 15. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio BS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	36
Figura 16. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio SAR del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.....	39
Figura 17 . Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio SAR del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica	40
Figura 18. Incremento Medio Anual por clase diamétrica en el periodo 2012-2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.	42
Figura 19. Índice de similaridad de Jaccard para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica,2019.	46
Figura 20. Índice de similaridad de Bray Curtis para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica,2019.	46

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Clasificación de especies según Gremio Ecológico.....	65
Anexo 2. Abundancia por familia por sitio (7200 m ²) en el 2019.....	66
Anexo 3. Índice de Valor de importancia del sitio PA en 2019.....	67
Anexo 4. Índice de Valor de importancia del sitio DBS en 2019.....	68
Anexo 5. Índice de Valor de importancia del sitio LAG en 2019.....	69
Anexo 6. Índice de Valor de importancia del sitio BS en 2019.....	70
Anexo 7. Índice de Valor de importancia del sitio LAG en 2019.....	71
Anexo 8. Mediana del Incremento Medio Anual IMA para las 20 especies más representativas en términos comerciales maderables y de obtención de biomasa.	72

Introducción.

El Bosque Seco Tropical “Bs-T” en las Américas es un ecosistema que abarca una extensión aproximada de 519 597 km² en donde un 51% se ubica en Suramérica, un 9% en el Caribe y un 39% en Norte y Centroamérica; según datos de Portillo & Sánchez[1] Costa Rica aporta una extensión del 0,4% del total del área de este bioma, alrededor de 2078 Km². No obstante, en el más reciente estudio de zonificación forestal para el país realizado en el 2018 por el Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) se indica que los relictos de Bs-T están representados por una extensión aproximada de 4250 Km², de los cuales al menos 800 Km² se encuentran en áreas silvestres protegidas bajo un estado de conservación, mientras que el resto (81.2%) se encuentran en propiedad privada[2].

Si bien parece que el área de Bs-T en Costa Rica ha aumentado[3], gran parte de los esfuerzos por el estudio de este ecosistema están motivados por la pérdida de cobertura a nivel regional, por su amplia distribución y por la variabilidad de las condiciones en las que se establecen. En general ha sido de especial interés conocer los elementos causales de su diversidad, dinámica y el cómo influyen los factores ambientales y antrópicos en el desarrollo y establecimiento de estos bosques, donde la expansión de la frontera agropecuaria y el cambio climático suponen unas de las principales amenazas[4] [5] [6] [7] [8] [9].

Los bosques secos en América están inmersos en un contexto social y económico donde se han explotado como un recurso e inevitablemente se han visto afectados por el cambio de uso del suelo y la fragmentación, ya que a nivel general se encuentran en áreas de suelos fértiles e ideales para el establecimiento de asentamientos urbanos y turísticos, motivo por el cual se han deforestado grandes extensiones de Bs-T. Otros estudios hablan de que este ecosistema apenas representa poco más del 30% de su cobertura original y se estima que en Norte y Centro América la pérdida de bosque asciende al 72%.[1] [5] [10].

Son múltiples los usos que se le dan a los bosques secos en la región, pero principalmente se han explotado en términos maderables; desde la obtención de maderas finas hasta leña, siendo este último el más intensivo, ya que este material como fuente de energía ha sido tradicionalmente usado para la preparación de alimentos. En los Bs-T también se aprecian un grupo importante de especies como fuente de forraje para la crianza de animales, como fuente de materia prima para la obtención de postes para el establecimiento de cercas y en menor proporción como fuente de compuestos medicinales para el tratamiento de enfermedades.[11] [12] [13].

En Costa Rica la representación del Bs-T se localiza en el Pacífico Norte, región que fue deforestada en gran proporción en las décadas de los 60's y 80's producto de la expansión agrícola y pecuaria [14] [15]. La dinámica de cambio de cobertura se explica en la conversión de pastos a cobertura forestal y viceversa [14], donde irónicamente el desuso de áreas dedicadas a la ganadería producto de la baja rentabilidad y la degradación de los suelos, es lo que permitió que el Bs-T secundario aumentara gracias a los procesos de restauración pasiva en estas áreas abandonadas [5].

La evaluación del proceso de restauración de este ecosistema a lo largo de sus diferentes estadios es fundamental para entender sobre el potencial productivo y económico de este recurso forestal ya que las posibilidades de utilización de los bosques deciduos secundarios en general son desconocidas para los propietarios. Su estudio ayuda a la toma de decisiones respecto a la determinación de tratamientos silviculturales así mismo como sienta las líneas base para establecer nuevos procesos de restauración y además entender los beneficios de recuperación de la cobertura. [5] [16] [6] [17].

Existe una investigación base que ha buscado explicar las principales incógnitas respecto al desarrollo de los Bs-T secundarios de la Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH) [5] [16], el presente estudio pretende continuar con el mismo eje de trabajo mediante el análisis de estos bosques a través del tiempo con parámetros como la estructura horizontal, dinámica, composición florística y crecimiento, tomando en cuenta los gremios ecológicos y las distintas fases sucesionales.

2. Metodología

2.1 Sitio de estudio

El estudio se realizó en un área sometida a un proceso restauración pasiva en bosques secundarios de la Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH) ubicada en el Pacífico Norte del país, en el Cantón de Liberia, distrito de Nacascolo, Área de Conservación Guanacaste (ACG) [5] [16]. Se encuentra en la zona de vida de Bosque seco tropical "Bs-T" en elevaciones menores a 500 msnm, con una estación seca bien marcada de entre 5-6 meses, precipitación media anual de 1397.7 mm y biotemperatura de 26.4°C [18]-[5]. Los suelos que predominan son los inceptisoles y sus tierras anteriormente fueron utilizadas para ganadería extensiva[5].

2.2 Diseño experimental

La selección de los sitios en donde se realizó esta investigación se hizo por parte de Spittler [5] en el 2001, donde estableció una serie de parcelas temporales con el fin de caracterizar este ecosistema en términos productivos. Posteriormente Reyes [16] en el 2012 busca rescatar el monitoreo planteado años atrás por Spittler y además evaluar el proceso de restauración pasiva de estos sitios, para lo cual, estableció parcelas permanentes de muestreo (PPM) y sobre las que se realizaron 4 mediciones: 2012, 2013, 2016, 2019. El presente estudio obedece a la última medición.

Son 5 los sitios muestreados y corresponden a áreas de bosque secundario de distintas edades y fases sucesionales, que han evolucionado a través del tiempo [5] [16]. Para su estudio se establecieron 2 parcelas permanentes de muestreo de 3600 m² en cada sitio. Las edades fueron estimadas por Spittler [5] , adaptadas por Reyes[16] y en el presente estudio se toman como referencia las últimas; a pesar de que hay indicios de que algunos sitios no concuerdan en cuanto a sus características con la definición de fase sucesional propuesta para sus edades [5].

Las áreas muestreadas se encuentran distribuidas en varios sectores de la estación (Figura 2) y fueron clasificadas bajo los siguientes nombres:

- Pista de Aterrizaje “PA”: es el sitio más joven y del cual se tiene mayor certeza de la edad ya que fue seleccionado por Spittler [5] justo cuando fue abandonado. Es de topografía plana y fue afectado por el fuego cuando era pastizal. Edad 2019 = 20 años.
- Detrás de Bajo Sombra “DBS”: este sitio fue utilizado como área de reposo para el ganado y se caracterizó por tener árboles de grandes dimensiones para generar sombra, es de topografía plana. Edad 2019 = 25 años.
- Laguna “LAG”: este sitio fue afectado por el fuego cuando se encontraba en una fase de desarrollo temprana, es de topografía medianamente inclinada y con pedregosidad moderada o alta en algunas subparcelas. Edad 2019 = 32 años.
- Bajo Sombra “BS”: este sitio fue un potrero arbolado y se encuentra contiguo al sitio “DBS”. Presenta topografía regular y poca pedregosidad: Edad 2019 = 36 años.
- Saravia “SAR”: es el sitio con más años en recuperación, fue afectado por incendios cuando se encontraba en una sucesión temprana-intermedia. su topografía es plana y su pedregosidad es leve. Edad 2019 = 44 años.

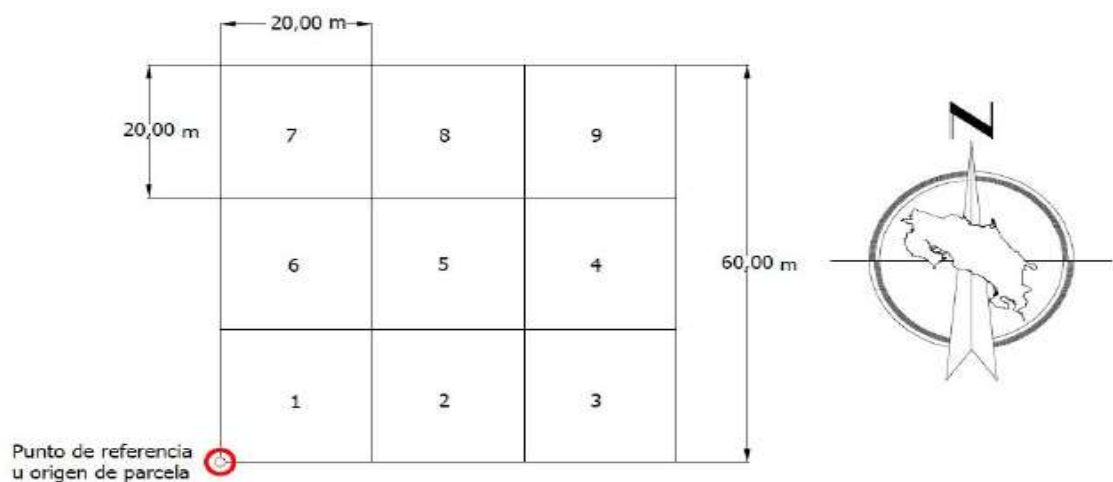


Figura 1. Croquis de la forma y tamaño de las PPM ubicadas en los Bs-T secundarios de la Estación Experimental Forestal Horizontes, Reyes (2012).



Figura 2. Ubicación de las PPM en el Bs-T secundario de la EEFH.

2.3 Toma de datos

Las observaciones fueron realizadas dentro de las PPM. Se midieron todos los individuos y ejes con un diámetro (d) ≥ 5 cm a una altura de 1,30 m del suelo. Se evaluó la mortalidad y reclutamiento de individuos en donde los nuevos ingresos se registraron con pintura indicando el número consecutivo del árbol y el número de subparcela de medición. Se corroboró y corrigió la identificación de todos los individuos a nivel de especie de forma que no quedaron árboles como desconocidos, para esto se colectaron muestras botánicas y se realizaron revisiones de material en herbario.

2.4 Análisis de datos

De las 4 mediciones realizadas las observaciones del 2013 no fueron tomadas en cuenta para este estudio ya que los cambios en periodos muy cortos para este tipo de ecosistema no son significativos [6]. Para las variables relacionadas a la estructura y composición florística se utilizaron 3 mediciones: 2012-2016-2019. Por otro lado para las variables de crecimiento y diversidad se utilizaron las mediciones que representan el periodo más amplio del estudio 2012 y 2019. Para el cálculo de los IVIS's, el IMA y las variables estructurales se utilizaron las observaciones de los individuos ≥ 5 cm de d , mientras que para la estimación de los parámetros demográficos se utilizaron solo los individuos ≥ 10 cm de d .

2.4.1 Estructura del bosque

Se determinó para los 5 sitios la abundancia (número de árboles N/ha), la diversidad (número de especies por sitio y por parcela 0.36 ha) y el área basal "G" (m²/ha). Adicionalmente se clasificaron las observaciones por clase diamétrica considerando la abundancia de las especies y los gremios ecológicos. Tanto para la determinación de la normalidad como para la existencia o no de diferencias significativas entre sitios y entre años de medición se utilizaron las pruebas de Shapiro wilk [19], análisis de varianza de 1 y 2 factores con varias muestras por grupo y la prueba de Tuckey, con valores de alfa = 0.05. Todo esto ejecutado en el programa InfoStat 2019 [20]. Para calcular el área basal se utilizó la siguiente fórmula:

$$g = \frac{\pi}{4} x \left(\frac{d}{100} \right)^2 \quad (1) \quad y \quad (2) \quad G = \left(\sum_1^N g \right) x \frac{10000}{3600}$$

Donde:

g : área basimétrica por árbol (m²)

d : diámetro (cm) a 1.30 m del suelo

G: área basal, la sumatoria de todas las áreas basimétricas “g” por parcela extrapolado a la unidad de área (m²/ha).

2.4.2 Composición Florística y Dinámica

Se determinó la composición del bosque a partir del conteo de familias, géneros y especies por parcela, así como la asignación de su respectivo gremio ecológico [16] Además se calculó el Índice de Valor de Importancia (%IVI) para las especies presentes en cada sitio y año de medición, utilizando la siguiente fórmula:

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

Donde:

%IVI: porcentaje del Índice de Valor de Importancia

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

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

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

Nota: el resultado final de la suma de las variables del IVI 300% se dividió entre 3 para facilitar su interpretación.

2.4.3 Incremento Medio Anual IMA

Para el cálculo del IMA se contemplaron todos los árboles con diámetros ≥ 5 cm, pero se excluyeron del análisis aquellos datos que presentaban inconsistencias por fallas en la medición o en la anotación de los datos. Para el cálculo en este caso se utilizó el periodo más largo entre mediciones 2012 - 2019 (7 años) ya que como lo indican Carvajal & Calvo [6] las diferencias entre periodos muy cortos de tiempo para esta variable en este ecosistema son casi imperceptibles.

Al realizar la prueba de normalidad Shapiro-Wilk [19] para el IMA por individuo se determinó que los datos no presentan una distribución normal (p -value = 0.001) por lo tanto para calcular los incrementos por fase sucesional, clase diamétrica, especie y gremio ecológico se utilizó la mediana en lugar del promedio, para disminuir el sesgo causado por los valores extremos[21]-[22]. Para determinar si existen o no diferencias significativas entre incrementos por fase sucesional se procedió a utilizar la prueba de Kruskal-Wallis [23] con un valor de Alfa = 0.05 y utilizando el programa InfoStat 2019 [20].

La fórmula para calcular el IMA es la siguiente:

$$IMA = \frac{d_{19} - d_{12}}{T} \times 10 \quad (3)$$

Donde:

IMA: incremento medio anual en (mm)

d_{19} : diámetro del individuo en el 2019

d_{12} : diámetro del individuo en el 2012

T: periodo de tiempo en años

2.4.4 Diversidad

La estimación de la diversidad a través de los índices se realizó para el año 2012 y 2019. Para los cálculos de *Alpha* y *Beta* diversidad se utilizó el programa estadístico R.studio [24] y los paquetes diversity, BiodiversityR y betadiver, donde los índices de diversidad se estiman a partir de las siguientes fórmulas:

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \times \ln(p_i) \quad (4)$$

Donde:

H: Índice de diversidad de Shannon

s: número de especies

p_i : proporción de individuos de la especie "i" respecto al total

Coeficiente de similitud de Jaccard:

$$C_j = \frac{C}{A + B - C} \quad (5)$$

Donde:

C_j : índice de similitud de Jaccard

C: número de especies presentes en ambas poblaciones

A: número de especies presentes en el sitio A

B: número de especies presentes en el sitio B

Coeficiente de similitud de Bray- Curtis

$$B_c = \frac{2A}{2A + B + C} \quad (6)$$

Donde:

A: número de especies presentes en ambas muestras

B: número de especies presentes en la comunidad A

C: número de especies presentes en la comunidad B

2.4.5 Parámetros demográficos

El estudio realizado contempló al menos 3 mediciones, en un periodo de 7 años permitiendo determinar los cambios en las variables durante un periodo definido, correspondiente al lapso 2012-2019. Tanto para el cálculo de los parámetros demográficos reclutamiento (r) y mortalidad (m) como para los cambios de área basal en: crecimiento(c), pérdida (p) y ganancia (gn); se utilizó un modelo logarítmico [25]-[26]-[22]. Todos estos parámetros fueron calculados con individuos $\geq 10\text{cm}$ de diámetro, esto para compararlo con estudios similares en la región.

2.4.5.1 Mortalidad y reclutamiento

Para su cálculo se utilizaron las siguientes fórmulas

Mortalidad:

$$m = \frac{\ln N_{12} - \ln N_s}{T} \quad (7)$$

Reclutamiento:

$$r = \frac{\ln N_{19} - \ln N_s}{T} \quad (8)$$

Donde:

N₁₂: es el número de individuos presentes en el 2012

N_s: es el número de individuos sobrevivientes en el 2012 (N_s = N₁₂ – número de individuos muertos en el periodo)

N₁₉: N_s + número de individuos reclutados en el periodo de tiempo (T)

2.4.5.2 Cambios en Área basal

Para su cálculo se utilizaron las siguientes fórmulas

Pérdida:

$$p = \frac{\ln BA_{12} - \ln BAs_{12}}{T} \quad (9)$$

Ganancia:

$$gn = \frac{\ln BAs_{19} - \ln BAs_{12}}{T} \quad (10)$$

Crecimiento:

$$c = \frac{\ln BA_{19} - \ln BAs_{12}}{T} \quad (11)$$

Donde:

BA₁₂: es el área basal de los individuos presentes en el 2012

BAs₁₂: es el área basal de los individuos en el 2012 presentes en el 2019

BAs₁₉: es el área basal en el 2019 de los individuos presentes en el 2019

BA₁₉: BAs₁₉ + área basal de los individuos reclutados en el 2019.

T: periodo de tiempo en años

3. Resultados y Discusión

3.1 Estructura del bosque

Todos los sitios muestreados en la EEFH tienen un comportamiento de J invertida; evidencia de que son discetáneos y agrupan la mayor cantidad de individuos en las categorías diamétricas menores. El rango de clases diamétricas es más corto que lo esperado en bosques maduros [6][21][27][28]. La proporción más grande de individuos está representada por diámetros menores a los 35 cm (Figura 3). Cabe resaltar que tal y como se mencionó en la descripción de los sitios la estructura de estos bosques está influenciada por la presencia de árboles remanentes [5], incluso como lo menciona Reyes [16], cuando realizó la primera medición constató que habían algunos individuos que no correspondían por sus dimensiones al estado de sucesión de esos sitios.

En ese sentido dentro del análisis de los datos correspondientes a esta investigación se comprobó mediante los incrementos diamétricos de las especies con individuos “Remanentes” que para todos los sitios los árboles mayores a 40 cm de d en el 2019 corresponden a árboles pre existentes cuando inició el proceso de restauración pasiva, por lo que a nivel de resultados gráficos se agruparon los remanentes para visibilizar primordialmente el comportamiento de la masa forestal que si coincide con el inicio del proceso de restauración.

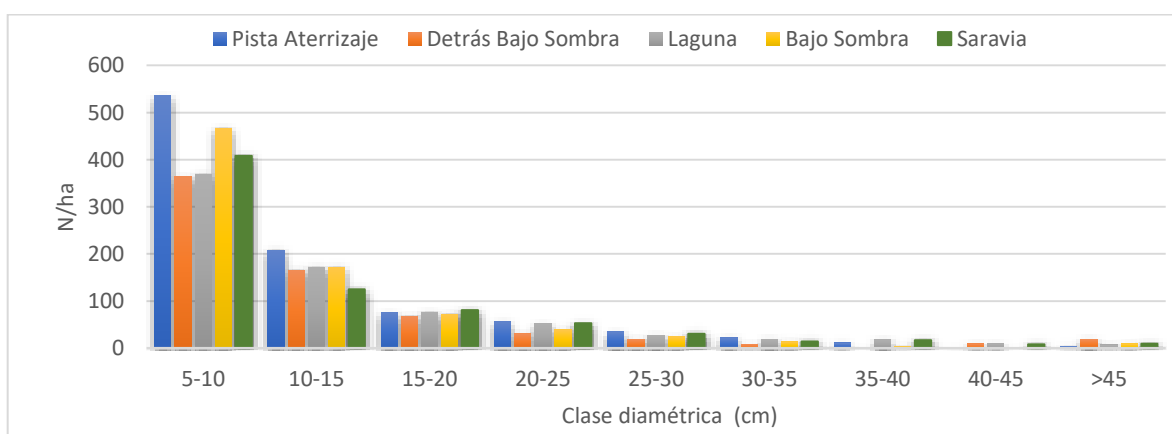


Figura 3 .Distribución del número de árboles por hectárea por clase diamétrica en el 2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T en EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Los gremios ecológicos son de gran importancia para entender el estado de desarrollo de los bosques y su dinámica [28]. Las especies pioneras (HE) son las primeras en colonizar sitios descubiertos, por esta razón la mayor abundancia en este gremio se encuentra en el sitio de menor edad “PA” (Figura 4). Llama la atención que el segundo sitio con mayor cantidad de individuos de especies HE sea “SAR” comportamiento que indica que este sitio ha sufrido alteraciones en su dinámica y ha propiciado más oportunidades para las 13 especies que conforman este gremio (Anexo 1) en los estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH.

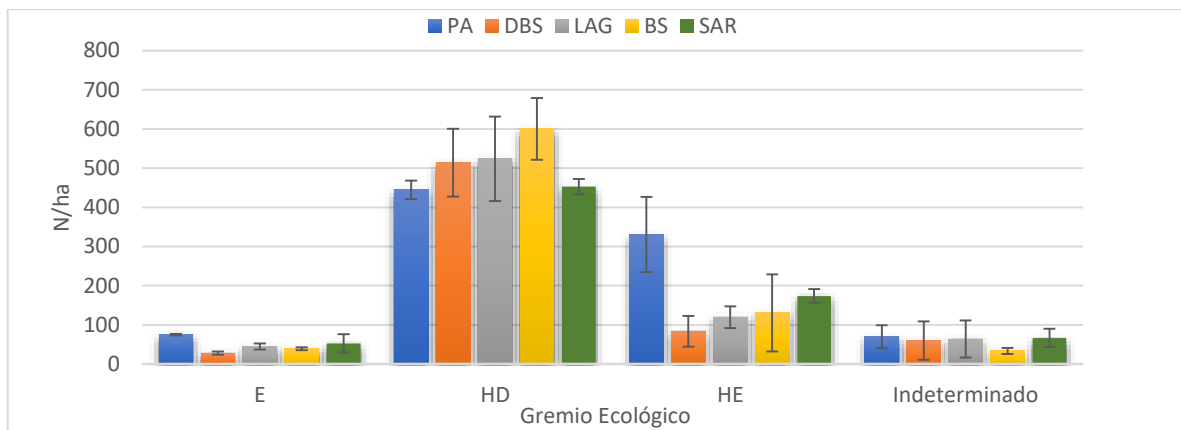


Figura 4. Distribución diamétrica del número de árboles por hectárea por gremio ecológico para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica, 2019.

El gremio de las especies tolerantes a la sombra o esciófitas (E) está representado por 19 taxones (Anexo 1) y sorpresivamente el sitio con menor edad “PA” es donde tienen mayor abundancia (Figura 4) esto se debe en parte a que las especies clasificadas en este gremio para el ecosistema de bosque seco presentan tolerancia a una alta incidencia de luz durante su desarrollo (esciófitas parciales).

Es muy poco probable que en bosques de sucesiones secundarias como los de este estudio se generen condiciones de sombra total, ya que por ejemplo Calvo *et al* [29] reportan que para un estadio sucesional intermedio en el Parque Nacional Santa Rosa (CR); en la estación seca, la apertura del dosel llegó a superar el 50% y en la estación

lluviosa osciló entre el 15% y 20%, fenómeno que es propiciado por la gran abundancia de especies caducifolias [30].

En estudios como el reciente manual para el monitoreo ecológico y productivo de los bosques latifoliados en Mesoamérica CATIE 2018 [28] se menciona que en sucesiones secundarias de bosque seco (menores a 150 años) la categoría de especies esciófitas es inexistente y deberían de clasificarse las especies en solo 2 grandes grupos: heliófitas de rápido crecimiento y vida corta (pioneras) y heliófitas de lento crecimiento y vida prolongada (durables). No obstante, el presente estudio sigue considerando la categoría de esciófitas para ser consecuente con la línea base de investigación y otros estudios en la región.

En sucesiones tempranas el mecanismo de dispersión anemócora es el más frecuente [31], sin embargo, a nivel general en los bosques secos el método de dispersión zoócora es el más común [32]. PA puede considerarse una sucesión temprana-intermedia influenciada por la presencia de árboles remanentes de especies leguminosas clasificadas como esciófitas dispersadas por viento. Las evidencias de paso de fauna descritas por Reyes [14] sugieren que la abundancia de otro gran grupo de especies esciófitas tanto en este como en el resto de los sitios, en su mayoría de las familias *Salicaceae* y *Annonaceae*, se deben al método de dispersión ya que sus frutos carnosos son generalmente dispersados por mamíferos y aves [31] [32].

En cuanto a las especies heliófilas durables (HD) presentan el mayor número de individuos por hectárea en todos los sitios. Su comportamiento es el esperado ya que estas tienden a dominar en las etapas de sucesión intermedia aprovechando la mayor disponibilidad de espacio y nutrientes producto de la mortalidad de las especies pioneras y precisamente esto se ve reflejado en la distribución de N/ha en esta categoría para los sitios LAG y BS (Figura 4) cuyas edades coinciden con la clasificación de estadio intermedio según Spittler [5]

Cuadro 1. Detalle de las principales variables estructurales por año de medición para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Sitio	PA			DBS			LAG			BS			SAR		
	2012	2016	2019	2012	2016	2019	2012	2016	2019	2012	2016	2019	2012	2016	2019
Edad	13	17	20	18	22	25	25	29	32	29	33	36	37	41	44
N/ha	1256	1032	949	945	713	685	1179	817	751	1022	842	803	925	690	746
G/ha	17.4	18.0	18.2	22.8	20.3	20.9	25.4	20.9	20.5	19.2	17.0	16.3	22.4	17.4	16.9
CM	19	17	15	10	8	8	16	11	10	15	12	12	13	9	10

Nota: Valores más altos por año (verde oscuro) y valores más bajos por año (verde claro).

Como se puede observar en la cronosecuencia del Cuadro 1, la abundancia (N/ha) tiende a disminuir en todos los estadios respecto al primer año de medición esto naturalmente por razones de competencia y disponibilidad de recursos in-situ [8] [33] [34] sin embargo, a nivel general no se observa ninguna tendencia respecto a la fase sucesional y tampoco estos argumentos lo explican en su totalidad. El coeficiente de mezcla (CM) explica la proporción de individuos respecto a la cantidad de especies, de forma que entre más alto es este valor menor es la riqueza. En PA en el 2019 fue posible muestrear una especie diferente cada 15 individuos mientras que en SAR esto fue posible cada 10 individuos. Es de esperarse que el sitio de mayor edad sea el que presenta una distribución más equitativa de estos factores que se traducen en coeficientes de mezcla más bajos, sin embargo, es en el sitio DBS donde esta variable es menor en los 3 años de medición producto de la disponibilidad de fuente semillera, pero sobre todo por una gran abundancia de árboles remanentes que interfieren en los procesos de restauración pasiva.

Cuadro 2. Detalle de la comparación de las principales variables estructurales en el 2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Sitio	Edad	N/ha	Desv. Estándar N/ha	G (m ² /ha)	Desv. Estándar G (m ² /ha)
PA	20	949 A	41	18,21 A	1,65
DBS	25	685 A	179	20,88 A	6,79
LAG	32	751 A	26	20,50 A	0,32
BS	36	803 A	24	16,33 A	3,59
SAR	44	746 A	49	16,89 A	0,42

Nota: valores con la misma letra no presentan diferencias significativas.

Los parámetros estadísticos con una confiabilidad del 95% arrojaron como resultado que no existen diferencias significativas ni en el número de árboles por hectárea (N=10, F=2.66, P-value=0.156) ni en el área basal (N=10, F=2.36, P-value=0.103) para el año correspondiente a este estudio. Como se observa en el Cuadro 2 el sitio de mayor edad SAR y BS son los que tuvieron menor área basal mientras que los valores más altos se concentraron en DBS y LAG.

Cuadro 3. Comparación de la abundancia por hectárea para el primer y último año de medición de los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

	PA	DBS	LAG	BS	SAR
2012	1256 A	945	1179 A	1022	925
2019	949 B	685	751 B	803	746

Nota: valores con letras diferentes presentan diferencias significativas.

Reyes [16] determinó que para el año 2012 en la variable N/ha no existían diferencias significativas entre sitios, de igual forma el análisis del presente estudio concluyó lo mismo para el año 2019 (Cuadro 2). En la comparación de los resultados obtenidos entre ambas mediciones el análisis estadístico reveló que existen diferencias significativas en el sitio PA (p-value = 0.0186) y LAG (p-value = 0.0143).

Como se evidencia en la Figura 5, el N/ha tiende a disminuir en todos los sitios de forma abrupta entre 2012 y 2016 con una tendencia hacia la baja pero menos pronunciada en el otro período 2016-2019 a excepción del sitio “SAR” donde su N/ha tendió al incremento a partir de 2016 y con esto es notorio que hubo influencia de un factor que alteró la estructura antes de la medición del 2016 y que esta alteración provocó grandes claros en el sitio SAR lo que permitió que aumentara la cantidad de individuos reclutados después del 2016.

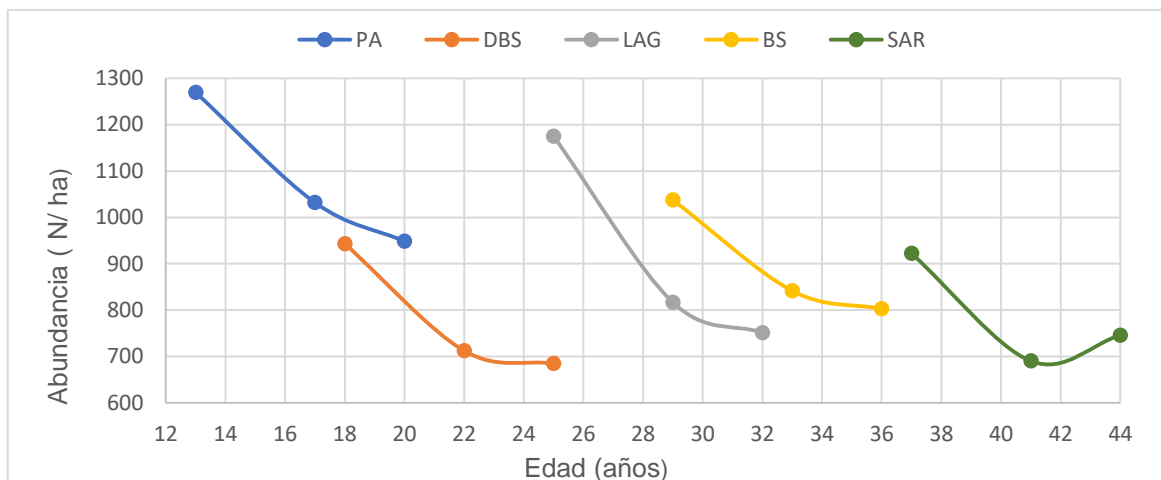


Figura 5. Comportamiento del número de árboles por hectárea para las 3 mediciones (2012-2016-2019) de los diferentes estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Conforme aumenta la edad en los bosques incrementa el área basal [27] [35] esto es explicado por el crecimiento de los árboles, ya que tiende a ser mayor que la pérdida por mortalidad, sin embargo, este comportamiento se cumple solamente en el sitio más joven PA (Figura 6). La pérdida de área basal conforme aumenta la edad no es algo esperado o típico en bosques secundarios sin manejo [21] [35] y su causa no puede explicarse solo con el recambio de especies pioneras por heliófilas durables[28].

Cuadro 4. Comparación del área basal por hectárea para el primer y último año de medición de los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

	PA	DBS	LAG	BS	SAR
2012	17,36	22,78	25,44	19,49	22,35A
2019	18,21	20,90	20,50	16,33	16,89 B

Nota: Valores con letra diferente presentan diferencias significativas.

Al evaluar si existen diferencias significativas en el área basal según el año de medición, se obtuvo como resultado que el sitio de mayor edad SAR fue el único que tuvo una pérdida significativa ($p\text{-value} = 0.0106$). De los sitios con disminución solo

DBS presentó un aumento en el área basal a partir del 2016, lo que demuestra que a pesar de la pérdida de individuos (Figura 5) los árboles sobrevivientes tuvieron una respuesta más rápida a la recuperación. Esto no pasó en los otros sitios, aunque es claro que la tendencia a futuro para estos va a ser el incremento del área basal, tal y como sucede en PA comportamiento que es considerado normal en un bosque conforme aumenta en edad [27] [35].

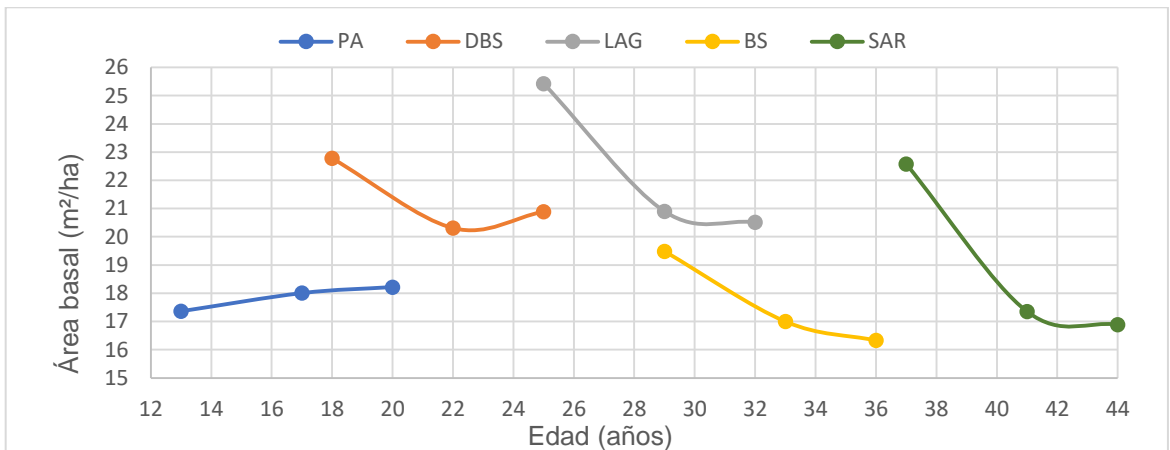


Figura 6. Comportamiento del área basal por hectárea para las 3 mediciones (2012-2016-2019) de los diferentes estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Esta tendencia del área basal podría ser explicada por la influencia de factores externos antrópicos como aprovechamiento o incendios forestales. De esto se tuvo registro por comunicación personal de incendios ocurridos en la década de los 90's pero sin dimensionar una magnitud de la afectación en los sitios LAG y SAR [16]. Por otro lado el comportamiento del área basal también se pudo ver influenciado por factores climáticos [9] [21].

Evidencia de ello son los eventos ocurridos en el periodo de estudio a partir del 2014, iniciando con el fenómeno de El Niño (ENOS), el cual afectó todo el país con sequías prolongadas principalmente en el pacífico norte. En Liberia (área de estudio) en el 2015 cayeron apenas unos 626mm de lluvia cuando la media anual es de 1708mm [36] [37] [38]. Este déficit hídrico puede provocar daños considerables en las comunidades vegetales incluso en procesos a nivel de filogenética ya que se ha evidenciado como

especies que son vulnerables pueden entrar en declive poblacional ante el aumento de la frecuencia de estos fenómenos, tanto por las altas tasas de mortalidad como por la dificultad para regenerar y colonizar sitios [38]. En el Parque Nacional Santa Rosa se realizó un estudio para determinar los efectos del ENOS 2014-2015 en los bosques secos y encontraron que las tasas de mortalidad se incrementaron considerablemente en estos años, sin embargo, no encontraron evidencias de relación entre el hábito foliar (siempre verde, semi-caducifolio y caducifolio) y la dimensión de los individuos versus la mortalidad, no obstante, al analizar información sobre las estructuras de la madera determinaron que especies con un mayor punto de pérdida de turgencia en las células presentaron nula o poca mortalidad [37].

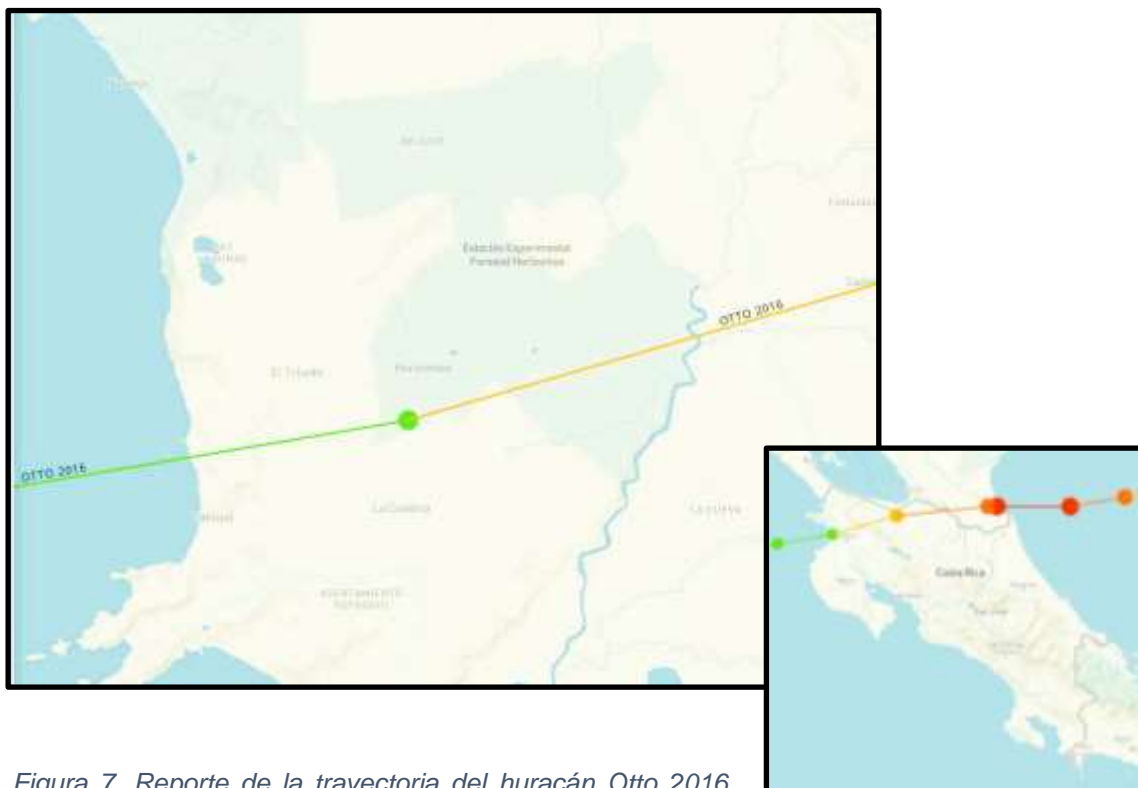


Figura 7. Reporte de la trayectoria del huracán Otto 2016, National Oceanic and Atmospheric Administration NOAA, EEUU.

Posteriormente en el año 2016 por primera vez en la historia Costa Rica fue afectado directamente por un huracán el cual atravesó el país en dirección suroeste saliendo en la costa pacífica y teniendo una influencia directa en el área de estudio (Figura 7)

ya que según comunicación personal en la medición del 2016 se pudo constatar de la presencia de árboles descopados y volteados por los fuertes vientos debido a que la toma de datos se realizó pocas semanas después de ocurrido este evento. Según el reporte del Centro Nacional de Huracanes de los Estados Unidos, el huracán Otto 2016 afectó mayormente la región sur del caribe nicaragüense y la zona norte de Costa Rica. En la reserva biológica Indio Maíz se reportó una afectación importante de árboles producto del paso del fenómeno climático [39]. Las ráfagas de viento más altas reportadas sobre tierra fueron de aproximadamente 107 km/h en la Isla San José en la costa pacífica costarricense.

A pesar de que existe muy poca información sobre estos fenómenos en el país, algunos autores han tratado de evidenciar los impactos que tuvo el huracán sobre la cobertura forestal, por ejemplo Araya [40] reportó pérdidas de hasta 10 m² de área basal y 175 individuos por hectárea en bosques húmedos primarios afectados en Boca Tapada San Carlos, también Fallas & Vílchez [41] reportaron impactos en la estructura vertical y en la densidad de árboles por hectárea en un bosque secundario en la misma región, donde se evidencia el impacto que tuvo este fenómeno en los distintos estratos del bosque, desde pérdida de copas hasta árboles derribados por completo, donde los individuos menos dañados fueron los de pequeñas dimensiones; además, reportan alta incidencia de rebrote en algunas especies.

Según lo anterior el comportamiento atípico del área basal y los cambios en la abundancia que sufrieron los diferentes estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH se debieron a la influencia directa del fenómeno del niño ENOS 2014 y el huracán Otto 2016. Si bien por la fecha de la medición no se puede diferenciar entre la magnitud individual del daño provocado por cada evento, no cabe duda que el lapso tan corto de tiempo entre ambos, tuvo un efecto sinérgico en el impacto sobre la masa forestal, afectando principalmente los individuos de grandes dimensiones en los sitios “LAG” y “SAR” lo que explica la pérdida abrupta del área basal.

Por otro lado el sitio más joven “PA” fue el único que tuvo un comportamiento normal respecto al área basal y esto se pudo deber a que la mayor proporción de individuos se ubican en las clases diamétricas menores y por esta razón fueron menos susceptibles al impacto de las ráfagas de viento [41].

3.2 Composición Florística

En el año 2019 se muestrearon en total 2832 árboles representados por 32 familias, 74 géneros y 95 especies. Se encontró que el número de especies promedio encontrado por parcela no presentaba diferencias significativas entre sitios (N=10, F=4.71, P-value=0.06). Como se observa en el Cuadro 5, el mayor número de especies por sitio se reportó en DBS con una representatividad del 65% del total de especies encontradas. La acumulación de especies en los bosques secundarios tiende a incrementar conforme aumenta la edad llegando a presentar la mayor cantidad de especies en estadios de sucesión intermedios comportamiento que se evidencia en estos resultados [5]

Cuadro 5. Riqueza promedio por parcela y total por sitio en los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Sitio	Edad (2019)	Especies en 3600 m²	Desv. Estándar	Especies/sitio
PA	20	38 A	1	47
DBS	25	45 A	0	62
LAG	32	44 A	3	55
BS	36	37 A	3	49
SAR	44	40 A	4	55

Reyes [16] reportó valores de riqueza por sitio aproximados para el año de su investigación, sin embargo, quedaron vacíos de información respecto a la identificación de especies. La remediación de las PPM ha permitido ajustar estos datos en el 2019 gracias a la exhaustiva revisión de las especies en campo y herbario, logrando

identificar la totalidad de los individuos muestreados, aumentando no solo el número de especies reportadas, sino que ajustando los valores poblacionales reales. Producto de esos cambios se afectó la distribución del área basal por especie, los índices de valor de importancia y diversidad.

Cuadro 6. Valores de riqueza por sitio reportados en el 2012 y corregidos en el 2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Sitio	Edad 2012	Especies/sitio 2012	Especies/sitio 2012 ajustado
PA	13	42	47
DBS	18	58	68
LAG	25	47	53
BS	29	46	51
SAR	37	49	53

3.2.1 Dinámica

A modo general sobre los índices de valor de importancia y el recambio de especies se debe acotar nuevamente que todos los sitios sin excepción tenían presencia de árboles remanentes cuando inició el proceso de recuperación de cobertura forestal y estos han influenciado enormemente la dinámica en los diferentes estadios sucesionales en el Bs-T de la EEFH.

Este fenómeno fue descrito por Janzen [33] con su teoría de árboles nucleares en la que explica que estos generan unas condiciones de micrositio que suponen una ventaja en el proceso de restauración pasiva y Spittler [5] también lo ejemplifica cuando menciona que estos remanentes ocasionan que se vayan formando islas de vegetación que provocan mayores áreas de sombra, aumento de la humedad relativa y reducción de la temperatura del ambiente, lo que propicia la llegada masiva de regeneración tanto de los árboles que ya estaban establecidos, como de otras especies, principalmente aquellas dispersadas por zoocoría al funcionar estos núcleos de vegetación como lugar de descanso y alimentación de aves [31] [32].

Como se ha evidenciado Pista de Aterrizaje es el sitio con menor edad de todos los estadios sucesionales y de igual forma el que tiene mayor N/ha representado en su mayoría por individuos de dimensiones ≤ 20 cm de d (Figura 1), esto es lo que coloca al “Malacahuiste” *Chomelia spinosa* Jacq, en el primer lugar del IVI en las 3 mediciones ya que además de ser una especie pionera y muy abundante, tiene una población muy bien distribuida en todas las subparcelas.

De igual forma ocurre con el “Laurel” *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav) Oken, que se mantiene en la misma posición durante todo el periodo. En el caso de las especies “Guacimo” *Guazuma ulmifolia* Lam y “Poro poro” *Cochlospermum vitifolium* (willd) Spreng, son bastante exitosas no solamente en este sitio ya que se encuentran representadas al menos en una categoría del IVI en todos los estadios sucesionales y en diferentes años de medición. En términos ecológicos ambas son muy importantes ya que son fuente de alimento para un grupo amplio de animales, desde mamíferos hasta aves [42] [43] por lo que sus métodos de dispersión han propiciado su abundancia generalizada en los bosques de la EEFH.

Un caso particular es el del “Guanacaste” *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) Griseb, cuya presencia en las categorías más representativas del IVI se da por términos de dominancia ya que sus individuos corresponden a árboles remanentes del uso anterior y se consideran en el análisis ya que influyen en la dinámica más no forman parte del comportamiento natural de un sitio de corta edad como este.

Cuadro 7. Resumen del Índice de Valor de Importancia IVI para las 10 especies más representativas del sitio Pista de Aterrizaje (PA), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

2012		2016		2019	
Especie	IVI100%	Especie	IVI100%	Especie	IVI100%
<i>Chomelia spinosa</i>	13,01	<i>Chomelia spinosa</i>	13,30	<i>Chomelia spinosa</i>	13,07
<i>Cordia alliodora</i>	7,87	<i>Cordia alliodora</i>	7,38	<i>Cordia alliodora</i>	7,04
<i>Guazuma ulmifolia</i>	7,87	<i>Guazuma ulmifolia</i>	6,61	<i>Luehea speciosa</i>	6,74
<i>Luehea speciosa</i>	5,90	<i>Luehea speciosa</i>	6,57	<i>Guazuma ulmifolia</i>	6,08
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	5,80	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	5,92	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	5,92
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	5,32	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	5,80	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	5,90
<i>Diphysa americana</i>	5,11	<i>Diphysa americana</i>	5,73	<i>Diphysa americana</i>	5,65
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	3,42	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	3,88	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	4,62
<i>Albizia adinocephala</i>	3,34	<i>Albizia adinocephala</i>	3,25	<i>Casearia sylvestris</i>	3,82
<i>Cordia panamensis</i>	3,22	<i>Casearia sylvestris</i>	3,18	<i>Cordia panamensis</i>	3,23
Subtotal 10 spp	60,87	Subtotal 10 spp	61,63	Subtotal 10 spp	62,07
Subtotal 37 spp	39,13	Subtotal 35 spp	38,37	Subtotal 37 spp	37,93
Total 47 spp	100,00	Total 45 spp	100,00	Total 47 spp	100,00

Las familias más representativas para este sitio fueron *Rubiaceae*, *Ehretiaceae*, *Fabaceae/Papilionaceae*. En vistas al potencial maderable se debe resaltar la presencia de 2 especies comerciales en las principales categorías del IVI; “Guachipelin” *Diphysa americana* (Mill) M.Sousa y *C alliodora*; no obstante, a pesar de ser menos representativas también cabe destacar la presencia de “Cortez amarillo” *Handroanthus ochraceus* (Cham) Mattos, “Cocobolo” *Dalbergia retusa* Helms, “Cortez negro” *Handroanthus impetiginosum* (Mart.ex.D) Mattos , “Roble sabana” *Tabebuia rosea* (Bertol) DC, “Cenízaro” *Samanea saman* (Jacq) Merr y “Cedro amargo” *Cedrela odorata* L; lo que evidencia que a pesar de ser el sitio con menor edad ya presenta elementos de alto valor en términos comerciales.

La especie que presentó mayor incremento medio anual IMA en la clase diamétrica de 10-15 cm fue el “Guacimo ternera” *Luehea speciosa* Willd (Figura 8), su distribución es homogénea con una buena representación en todas las categorías diamétricas. Llama la atención que a pesar de ser un sitio muy dinámico debido a su estado sucesional, el crecimiento en la clase diamétrica de 5-10 cm es muy poco y se puede atribuir la alta competencia en el estrato bajo del bosque donde solo *C. spinosa* aporta 172 individuos que lograron crecer en el periodo de análisis de 7 años 2012-2019.

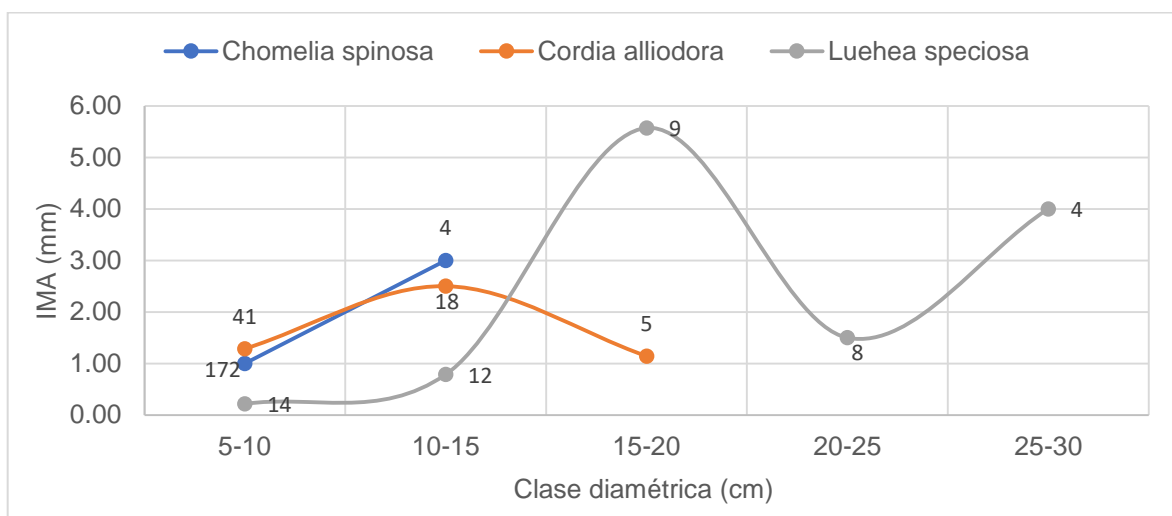


Figura 8. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio PA del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Como se observa en la Figura 9 las especies pioneras o HE son las que dominan en incrementos en las clases diamétricas de 20-35 cm, esto ya que por su rápido crecimiento y para la edad actual (20 años) ya han alcanzado el estrato superior teniendo una mayor disponibilidad de luz en sus copas. Con anterioridad se mencionó que las especies esciófitas en “PA” tienen la mayor abundancia respecto a otros sitios y se ve reflejado en su presencia en casi todas las clases diamétricas, donde los individuos arriba de 20 cm de *d* son remanentes de Guachipelin y Cocobolo y los individuos por debajo de ese diámetro corresponden a regeneración tanto de estas como de varias especies del género *Casearia*.

El comportamiento de las heliófitas durables es el esperado manteniéndose en un nivel intermedio suprimidas hasta cierto punto por la competencia por espacio con las HE [28] [44] a excepción de la categoría de 5-10cm, sin embargo, son las que dominan en abundancia en el resto de las categorías diamétricas en las que su mayor incremento se da en los diámetros de 30-35 cm.

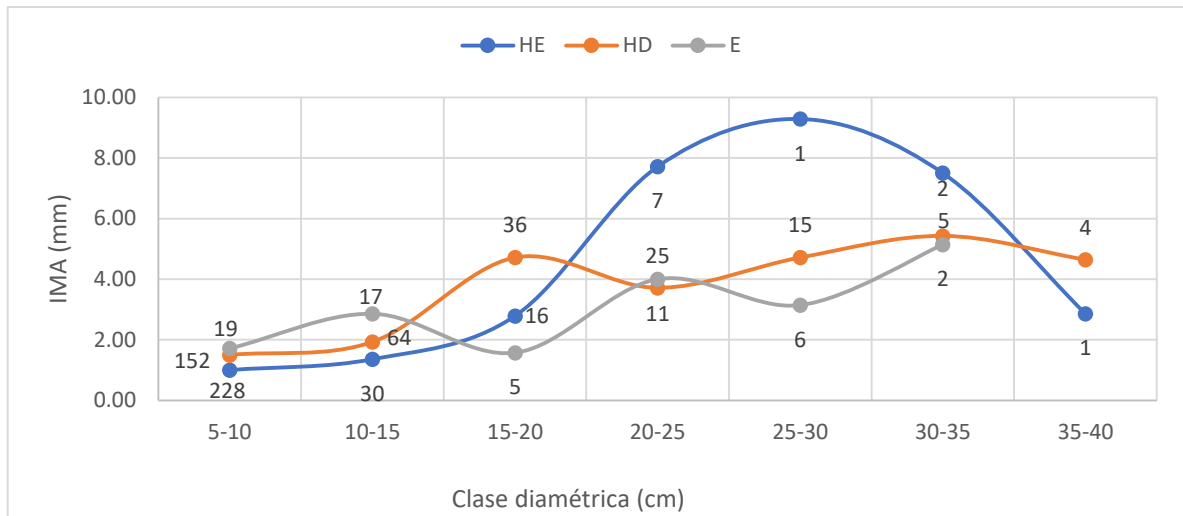


Figura 9. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio PA del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

El sitio DBS es el que tiene mayor influencia de árboles remanentes desde que inició su proceso de restauración pasiva [5] [16] esto se ve reflejado en el IVI con la presencia del “Guapinol” *Hymenaea courbaril* L en la primera posición en los 3 años de medición (Cuadro 8) principalmente por la dominancia relativa que suponen los 7 individuos presentes en la clase >40 cm de d y por su abundante regeneración representada con al menos 35 individuos con diámetros <15 cm (Figura8).

Cuadro 8. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Detrás Bajo Sombra (DBS), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

2012		2016		2019	
Especie	IVI100%	Especie	IVI100%	Especie	IVI100%
<i>Hymenaea courbaril</i>	11,89	<i>Hymenaea courbaril</i>	14,03	<i>Hymenaea courbaril</i>	14,12
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	9,49	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	12,01	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	12,54
<i>Luehea speciosa</i>	8,47	<i>Luehea speciosa</i>	7,56	<i>Luehea speciosa</i>	7,24
<i>Guazuma ulmifolia</i>	8,45	<i>Guazuma ulmifolia</i>	4,75	<i>Guazuma ulmifolia</i>	4,61
<i>Cordia panamensis</i>	4,45	<i>Casearia sylvestris</i>	4,22	<i>Exostema mexicanum</i>	4,34
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	3,66	<i>Exostema mexicanum</i>	3,86	<i>Casearia sylvestris</i>	4,20
<i>Casearia sylvestris</i>	3,39	<i>Bursera simaruba</i>	2,92	<i>Bursera simaruba</i>	3,11
<i>Lonchocarpus felipei</i>	2,88	<i>Cordia panamensis</i>	2,90	<i>Cordia panamensis</i>	2,72
<i>Chomelia spinosa</i>	2,55	<i>Pseudosamanea guachapele</i>	2,69	<i>Cordia collococca</i>	2,44
<i>Exostema mexicanum</i>	2,50	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	2,22	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	2,25
Subtotal 10 spp	57,75	Subtotal 10 spp	57,15	Subtotal 10 spp	57,58
Subtotal 58 spp	42,25	Subtotal 53 spp	42,85	Subtotal 52 spp	42,42
Total 68 spp	100,00	Total 63 spp	100,00	Total 62 spp	100,00

De igual forma la población de “Madroño” *Calycophyllum candidissimum* (Vahl) DC, tiene influencia de árboles remanentes y es interesante que solo este lugar tenga una representación importante de esta especie en el IVI ya que a pesar de encontrarse en 4 de los 5 sitios (DBS,LAG,BS,SAR) solo en DBS es representativa y esto puede explicarse en cierta forma debido a que exclusivamente aquí hay individuos mayores a 35cm de *d* y es a partir de ahí en que esta especie supera la competencia directa [8] lo que le ha permitido reproducirse y aportar gran cantidad de individuos a las clases diamétricas menores consolidando su peso ecológico en el IVI tanto en dominancia como en abundancia.

En la Figura 10 se observa la presencia de árboles remanentes y la discontinuidad de individuos en el rango de clases diamétricas donde el “Guapinol” presenta el mayor incremento en la clase de 5-10 cm y el “madroño” en la clase de 10-15 cm. Caso contrario a *L. speciosa* que presenta una continuidad clara a partir de la primera clase diamétrica hasta los 25 cm, comportamiento que refleja la restauración pasiva sin influencia de remanentes de esta especie in-situ.

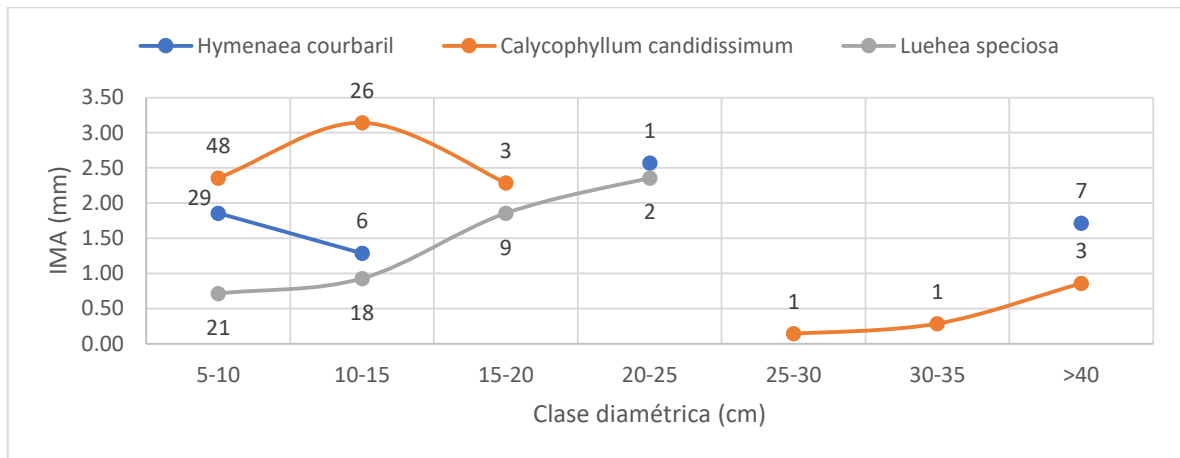


Figura 10. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio DBS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Otro patrón que se observa es como *C. vitifolium* baja 4 posiciones en el IVI respecto al primer año de medición (Cuadro 8) y es que al ser una especie HE no tuvo tantas posibilidades de prosperar o mantenerse como lo hizo en otros sitios, ya que es evidente la dominancia por parte de las especies HD y el cómo estas han suprimido a las pioneras (HE) tanto en abundancia como en crecimiento en todas las clases diamétricas (Figura 9) situación inversa a lo que ocurre en las sucesiones tempranas-intermedias dentro de la cual se clasifica este sitio según la edad [5] y ocurre porque su dinámica ha sido influenciada por la cobertura existente al inicio de su proceso de restauración y hace que sea más bien comparable con una sucesión tardía.

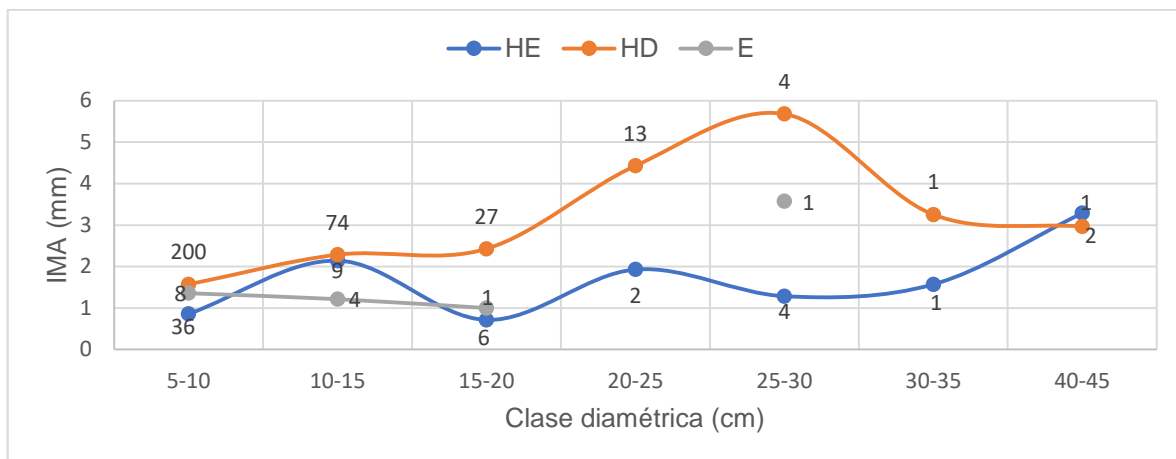


Figura 11. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio DBS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica

Las Familias más representativas en el sitio DBS fueron *Rubiaceae*, *Malvaceae* y *Fabaceae/caesalpinaceae*. En vistas a la prospección comercial maderable el “Guapinol” y el “Madroño” representan el mayor potencial. No obstante a pesar de no estar en las categorías más representativas del IVI cabe destacar la presencia de otros taxones de importancia comercial en este sitio como lo son: “Guayaquil” *Pseudosamanea guachapele* (Kunth) Harms, “Jobo” *Spondias mombin* Jacq, *C alliodora*, *S saman*, *H ochraceus*, “Ron ron” *Astronium graveolens* Jacq, *H impetiginosum*, *T rosea* y “Nispero” *Manilkara chicle* (Pittier) Gilly.

El sitio Laguna tal y como fue descrito por Reyes [16], corresponde a un bosque secundario intermedio y a partir de su primera medición en 2012 se comprobó que en términos de área basal y abundancia no calzaba necesariamente dentro de esta categoría, ya que los resultados tendían a ser similares a los de un estadio tardío, por lo que aseveró que podría deberse a un error en la estimación de la edad o porque de alguna forma el desarrollo de los árboles en este sitio se habían visto beneficiados por algún factor determinante. Este sitio fue afectado por incendios forestales en la década de los 90’s cuando debería haber estado en una fase de sucesión temprana.

Jones & Álvarez [45] en un análisis de la dinámica de incendios en el Área de Conservación Guanacaste mencionan que estadios sucesionales jóvenes son asociados a una alta fertilidad como resultado de las quemadas, donde también se ve favorecida la germinación post-incendio de algunas especies en las que se reconoce la tolerancia al fuego como lo son *C vitifolium*, *C alliodora*, “Madero negro” *Gliricidia sepium* (Jacq) Steud, “Jicaro” *Crescentia alata* Kunth, “Raspahuacal” *Curatella americana* L y *G ulmifolia*.

A pesar de que en este estudio no evaluó directamente esta influencia es claro que en el 2012 este sitio tenía una alta dominancia de *C vitifolium* (Cuadro 9) lo que demuestra que fue una de las más exitosas en colonizar este sitio desde inicios de su proceso de restauración, sin embargo, a partir del 2016 su población fue diezmada en casi 6 puntos porcentuales por la alta mortalidad.

Es notable como en LAG la mayoría de las especies no conservó su posición respecto al 2012 (Cuadro 9) demostrando la fase dinámica en la que entró este sitio influenciado directamente por el efecto del ENOS 2014 y el huracán Otto 2016, acelerando el proceso de recambio de especies heliófitas efímeras por heliófitas durables, como en el caso de *Allophylus racemosus* (L) Radlk y *G ulmifolia* que fueron reemplazadas en el ranking por el “Sangrillo” *Pterocarpus michelianus* N.Zamora , *H ochraceus* y *Aralia excelsa* (Griseb) J.Wen.

Como se observa en la Figura 12, fue el “Indio pelado “ *Bursera simaruba* (L) Sarg la especie que mejor aprovechó la disponibilidad de recursos para crecer, producto de la alta mortalidad de otras especies, superando en desarrollo a sus competidoras más cercanas en todas las categorías diamétricas con un pico en la clase de 20-25 cm pero estimada por un solo individuo, por lo que se considera como un incremento más representativo el valor estimado en función del crecimiento de 4 individuos de la categoría de 30-35 cm en la que logró crecer a un ritmo de poco más de 1 cm por año.

Cuadro 9. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Laguna (LAG), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

2012		2016		2019	
ESPECIE	IVI100%	ESPECIE	IVI100%	ESPECIE	IVI100%
Cochlospermum vitifolium	15,87	Lonchocarpus felipei	10,00	Lonchocarpus felipei	10,56
Lonchocarpus felipei	7,78	Cochlospermum vitifolium	9,06	Cochlospermum vitifolium	7,40
Spondias purpurea	6,48	Bursera simaruba	5,68	Bursera simaruba	6,52
Cordia panamensis	5,97	Spondias purpurea	5,64	Spondias purpurea	5,22
Cordia alliodora	5,17	Cordia panamensis	5,05	Handroanthus ochraceus	4,70
Guazuma ulmifolia	4,85	Luehea speciosa	4,81	Pterocarpus michelianus	4,62
Bursera simaruba	3,99	Cordia alliodora	4,45	Aralia excelsa	4,58
Luehea speciosa	3,88	Pterocarpus michelianus	4,33	Luehea speciosa	4,09
Allophylus racemosus	3,81	Guazuma ulmifolia	4,31	Cordia alliodora	3,93
Pterocarpus michelianus	3,53	Handroanthus ochraceus	4,30	Cordia panamensis	3,85
Subtotal 10 spp	61,33	Subtotal 10 spp	57,60	Subtotal 10 spp	55,46
Subtotal 43 spp	38,67	Subtotal 43 spp	42,40	Subtotal 45 spp	44,54
Total 53 spp	100,00	Total 53 spp	100,00	total 55 spp	100,00

Probablemente el “Indio pelado” aumente su dominancia relativa en el sitio respecto a las otras especies, ya que si bien el “Poro poro” presenta un comportamiento casi lineal típico de árboles de dosel en el que conforme avanza en clase diamétrica incrementa su ritmo de crecimiento [46], un 25% de su población se encuentra próximo a cumplir su ciclo de vida, lo que poco a poco la va a ir desplazando tanto en abundancia como en dominancia. Es evidente como las clases diamétricas menores están mayormente representadas por individuos de “Chaperno” *Lonchocarpus felipei* N.Zamora, lo que significa que esta especie ya tenía una regeneración abundante que aprovechó una mayor disponibilidad lumínica y de nutrientes para aumentar su dominancia, lo que sumando a su buena distribución la coloca como la especie con mayor peso ecológico en este sitio.

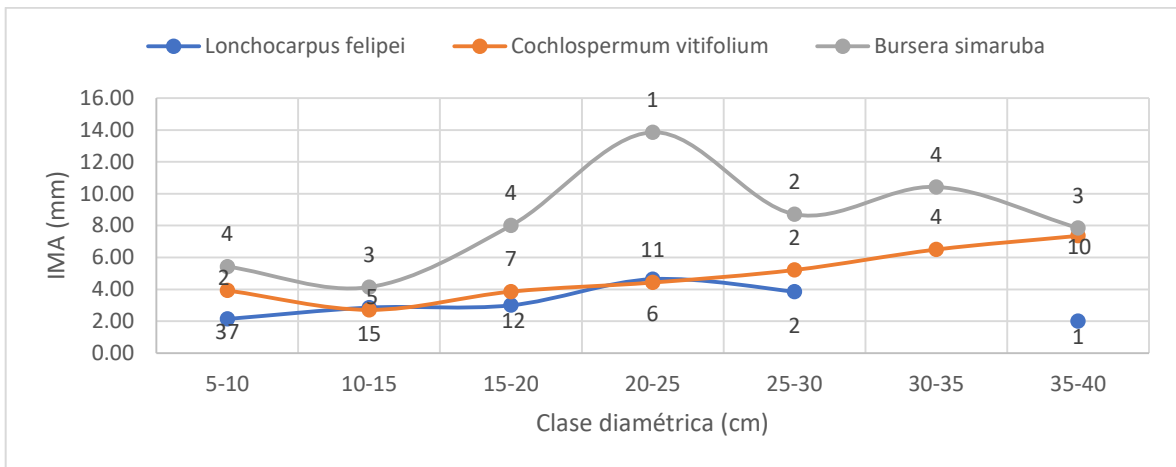


Figura 12. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio LAG del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Como es de esperarse en sitios de avanzada edad las especies HD van a tender a dominar tal y como se observa en la Figura 13 donde este grupo aporta la mayor cantidad de individuos en todas las clases diamétricas con los mayores incrementos a partir de 30 cm de d , esto inevitablemente va a suprimir en todos los aspectos a las especies pioneras y ya se ve reflejado en el hecho de que sean las especies tolerantes a la sombra las que repunten los incrementos en las clases diamétricas menores.

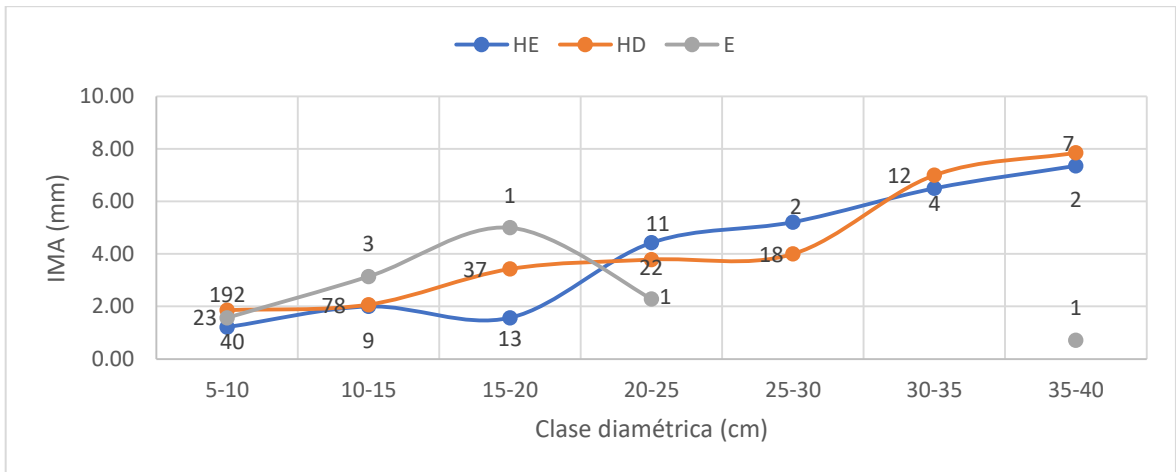


Figura 13. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio LAG del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica

Las familias más representativas del sitio LAG fueron *Fabaceae/papilionaceae*, *Ehretiaceae* y *Malvaceae*. En vistas al potencial comercial maderable de este sitio destaca la presencia de *C. alliodora* y *H. ochraceus* en las principales categorías del IVI y en menor proporción *C. odorata*, *S mombin*, *D. retusa* y “Mora” *Maclura tinctoria* (L) D.Don ex Steud. A pesar de que no es un sitio rico en individuos de especies maderables si lo es en especies de importancia ecológica en su mayoría de los géneros *Casearia*, *Simarouba*, *Annona*, *Trichillia* y *Ficus* que representan una importante fuente de alimento tanto para mamíferos como para aves.

Cuadro 10. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Bajo Sombra (BS), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

2012		2016		2019	
ESPECIE	IVI100%	ESPECIE	IVI100%	ESPECIE	IVI100%
Luehea speciosa	16,31	Luehea speciosa	16,32	Luehea speciosa	16,60
Guazuma ulmifolia	7,39	Cordia panamensis	7,26	Hymenaea courbaril	7,40
Cordia panamensis	6,73	Hymenaea courbaril	6,92	Cordia panamensis	7,11
Hymenaea courbaril	5,72	Chomelia spinosa	5,66	Chomelia spinosa	5,60
Chomelia spinosa	5,68	Casearia sylvestris	4,59	Bursera simaruba	4,85
Cordia alliodora	4,20	Guazuma ulmifolia	4,38	Handroanthus ochraceus	4,77
Handroanthus ochraceus	4,20	Bursera simaruba	4,34	Casearia sylvestris	4,17
Casearia sylvestris	3,71	Cordia alliodora	4,20	Guazuma ulmifolia	3,86
Cochlospermum vitifolium	3,49	Handroanthus ochraceus	4,08	Cordia alliodora	2,99
Albizia niopoides	3,20	Sterculia apetala	2,56	Spondias mombin	2,79
Subtotal 10 spp	60,65	Subtotal 10 spp	60,31	Subtotal 10 spp	60,13
Subtotal 41 spp	39,35	Subtotal 40 spp	39,69	Subtotal 39 spp	39,87
Total 51 spp	100,00	Total 50 spp	100,00	Total 49 spp	100,00

El sitio Bajo Sombra inició su proceso de restauración pasiva siendo un potrero arbolado con la presencia de árboles remanentes en su mayoría de Guapinol, Cedro amargo y Jobo, sin embargo, la especie más exitosa en este sitio fue *L. speciosa* logrando mantener su peso ecológico durante los 3 años de medición.

Se nota que este sitio fue muy influenciado por la alta mortalidad que de igual forma aceleró el recambio de especies pioneras por heliófitas durables tal y como es el caso del “Guacimo” que pasó de tener aproximadamente 108 individuos por hectárea en 2012, a tener 35 ind/ha en 2019, de igual forma el “Poro poro” sufrió una reducción importante que la hizo salir del top 10 de especies con mayor peso ecológico y por el contrario especies como el “Cortez amarillo” y el “Indio pelado” aumentaron sus poblaciones.

En la Figura 14 se observa que el “Guapinol” tiene representación en todas las categorías diamétricas sin embargo solo los individuos <10 cm de d pueden considerarse como ingresos en la dinámica de este sitio desde que inició su proceso de restauración pasiva, ya que por su lento crecimiento probablemente todos los individuos arriba de este diámetro ya eran remanentes. *L. speciosa* presenta la mayor cantidad de individuos <30 cm de d que lograron crecer entre 2012 y 2019 con el incremento más significativo en la clase de 20-25 cm. *Cordia panamensis* Riley, es la especie que obtuvo mayores incrementos en la categoría de 10-15 cm, ambas muestran un comportamiento típico de especies de los estratos bajos del bosque con curvas de crecimiento muy tenues [47].

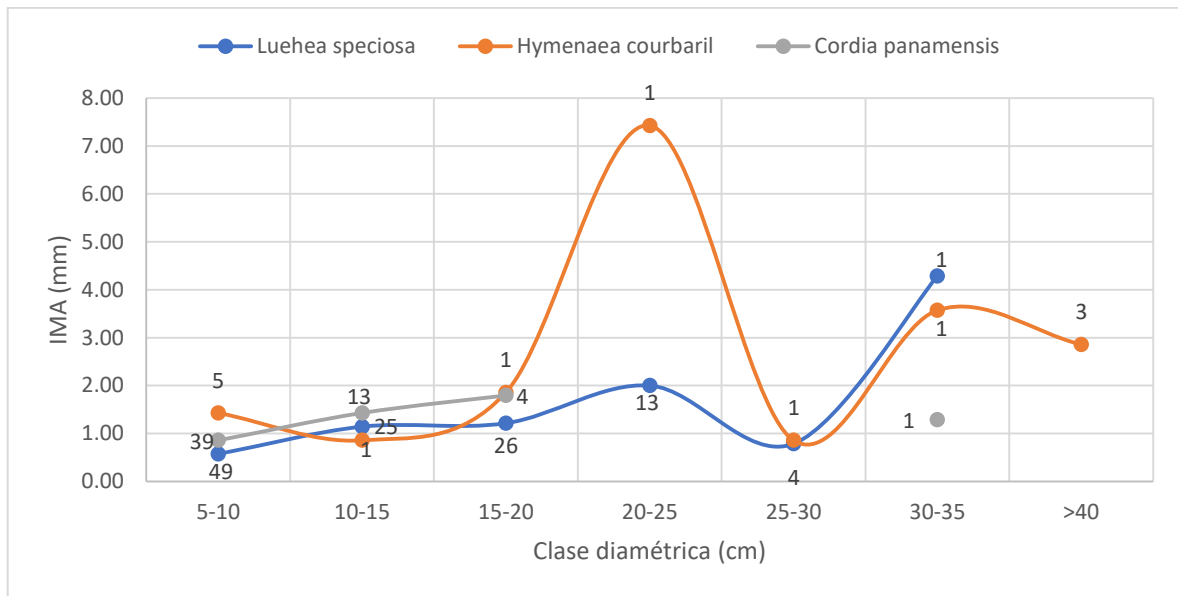


Figura 14. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio BS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

En la Figura 15 se puede observar como las especies heliófitas durables dominan en el número de individuos que lograron crecer en el periodo en todas las categorías diamétricas, donde es notable como las especies pioneras van perdiendo representación en los diámetros >15 cm. Este comportamiento es esperable en bosques de avanzada edad donde la cobertura de copas es mayor y es precisamente esto lo que ocasiona que los mayores crecimientos en 3 categorías fueran de las especies tolerantes a la sombra “E” [44].

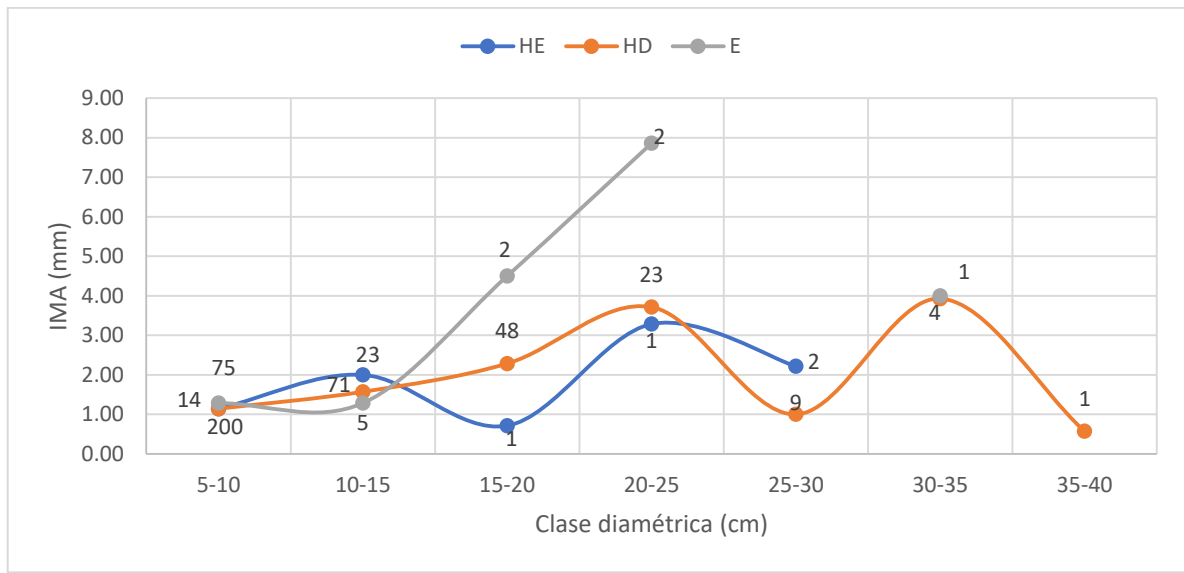


Figura 15. Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio BS del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica

Las familias más representativas en el sitio “Bajo Sombra” fueron *Malvaceae*, *Ehretiaceae* y *Rubiaceae*. En términos de importancia comercial maderable las especies representadas en las principales categorías del IVI son el Guapinol y el Cortez amarillo. En menor proporción se encuentran el “Guanacaste blanco” *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth) Bukart, Ron ron, Guachipelin, Cocobolo y Cedro amargo.

El sitio de mayor edad “Saravia” fue otro de los lugares afectados por incendios en la década de los 90’s cuando se encontraba en una etapa de sucesión temprana-intermedia, esto pudo ocasionar un estancamiento en su crecimiento en años posteriores al evento [45] y eso explica en parte por qué sitios con menor edad como DBS y LAG lo superaban en área basal en el 2012. Después del 2016 este fenómeno se ve incrementado por la alta mortalidad de individuos del dosel significando que en el 2019 incluso el sitio con menor edad “PA” tuviera más área basal que este sitio.

Como lo menciona Jones & Álvarez [45] una de las especies que tiene tolerancia al fuego y que incluso puede verse beneficiada en la recuperación post-incendio es el “Poro poro” y está claro que en este sitio ha sido una de las más exitosas al mantener su peso ecológico en el primer lugar en las 3 mediciones. A pesar de que esta especie contaba con una población robusta en el 2012 de aproximadamente 100 individuos por hectárea, esta se redujo en un 60% después del ENOS 2014 y el paso del huracán en el 2016, sin embargo, los individuos que quedaron en pie fueron los suficientes para mantener su dominancia sobre otras especies.

La apertura de claros aceleró la tasa de recambio de especies pioneras por heliófitas durables donde uno de los casos más extremos fue el del “Peine de mico” *Apeiba tibourbou* Aubl, la cual pasó de ocupar una de las categorías más importantes del IVI en 2012 a desaparecer de este sitio por completo en el 2019.

Esta mortalidad es el reflejo del efecto sinérgico de ambos fenómenos climáticos ya que Powers *et al* encontró que los individuos de esta especie, a diferencia de otras, conforme aumentaban en diámetro mostraban mayor susceptibilidad a morir por estrés térmico, lo que posiblemente provocó la muerte de la mayoría de los árboles maduros de “Peine de mico” los cuales a su vez fueron derribados fácilmente por las ráfagas de viento del huracán Otto en 2016.

Por otro lado especies como el “Indio pelado” que no figuraba en el 2012 como una de las más representativas, logró aumentar tanto su abundancia como su dominancia hasta llegar a ser una de las especies con mayor peso ecológico en este sitio, igualmente las del género *Handroanthus* que lograron aumentar sus poblaciones.

Cuadro 11. Resumen del Índice de Valor de Importancia para las 10 especies más representativas del sitio Saravia (SAR), Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

2012		2016		2019	
ESPECIE	IVI100%	ESPECIE	IVI100%	ESPECIE	IVI100%
Cochlospermum vitifolium	16,82	Cochlospermum vitifolium	11,12	Cochlospermum vitifolium	8,77
Allophylus racemosus	7,21	Handroanthus ochraceus	8,29	Handroanthus ochraceus	8,01
Handroanthus ochraceus	6,08	Lonchocarpus felipei	6,18	Lonchocarpus felipei	6,72
Lonchocarpus felipei	5,31	Spondias mombin	5,68	Spondias mombin	5,81
Spondias purpurea	4,18	Allophylus racemosus	4,83	Luehea speciosa	5,69
Spondias mombin	4,16	Bursera simaruba	4,80	Bursera simaruba	5,13
Guazuma ulmifolia	3,90	Handroanthus impetiginosum	4,49	Handroanthus impetiginosum	4,54
Apeiba tibourbou	3,62	Luehea speciosa	4,20	Allophylus racemosus	4,36
Luehea speciosa	3,59	Guazuma ulmifolia	3,94	Spondias purpurea	3,57
Handroanthus impetiginosum	3,53	Spondias purpurea	3,51	Chomelia spinosa	3,32
Subtotal 10 spp	58,42	Subtotal 10 spp	57,03	Subtotal 10 spp	55,91
Subtotal 41 spp	41,58	Subtotal 40 spp	42,97	Subtotal 39 spp	44,09
Total 51 spp	100,00	Total 50 spp	100,00	Total 49 spp	100,00

En la Figura 16 se puede observar como la población de “Poro poro” quedó representada en su mayoría por individuos entre 15-25 cm de d , los cuales tuvieron incrementos medios anuales menores a los 2mm. En el caso del “Cortez amarillo” mantiene una población muy bien representada en todas las categorías diamétricas con incrementos máximos de 3mm anuales en la categoría de 20-25 cm, lo que supone una ventaja a futuro para esta especie en su peso ecológico. A diferencia de las 2 especies anteriores *L. felipei* presenta una población discontinua en las clases diamétricas probablemente porque los individuos arriba de 25 cm de d , eran árboles remanentes en este sitio y por ende han tenido mayor crecimiento, sin embargo, desde que inició el proceso de restauración el incremento más representativo de esta especie es para la categoría diamétrica de 10-15cm con poco más de 3mm anuales.

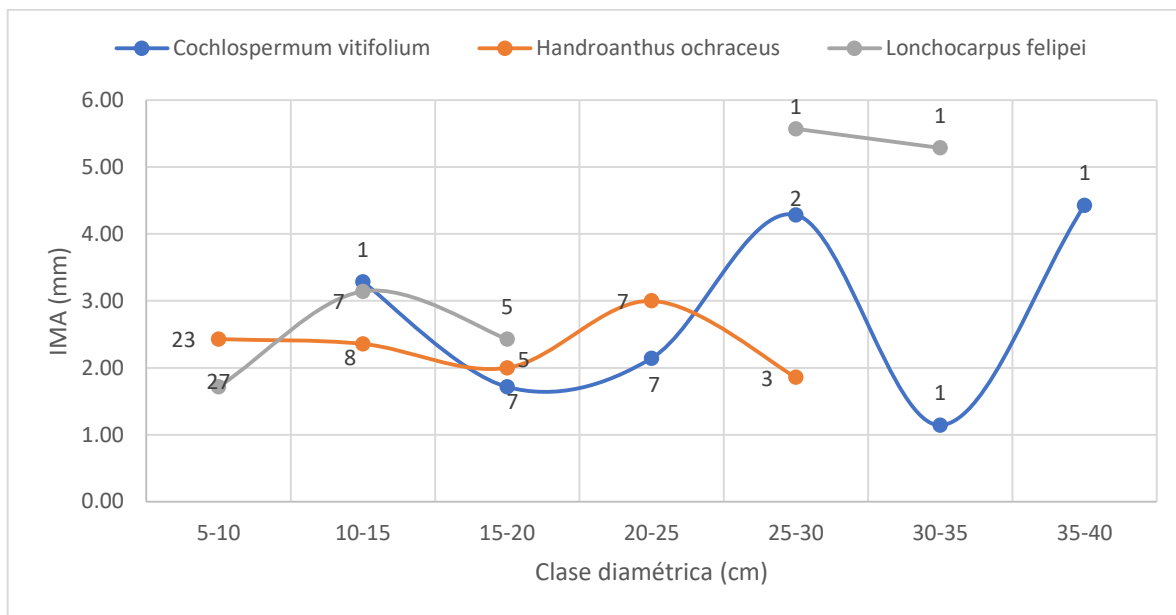


Figura 16. Incremento Medio Anual IMA para las 3 especies con mayor IVI en el sitio SAR del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

En la Figura 17 se muestra como las especies (pioneras) HE van quedando suprimidas por las heliófitas durables tanto en crecimiento como en abundancia en todas las clases diamétricas, donde su mayor incremento se dio en los individuos superiores a 15 cm de d en su mayoría pertenecientes a la especie “Poro poro”. Este sitio es el que presenta mayor cantidad de individuos de especies esciófitas en la categoría de 5-10cm de d , representadas en su mayoría por individuos de “Palanco” *Sapranthus palanga* R.E.FR; y por individuos de “Cocobolo” pero a diferencia de los otros sitios, la abundancia de estas especies no se da por la presencia de árboles remanentes en el sitio de muestreo, sino por su cercanía a uno de los parches de bosque más grandes de la EEFH [16] y a sus métodos de dispersión.

Las familias más representativas de este sitio fueron *Fabaceae/Papilionaceae*, *Bignoniaceae*, *Sapindaceae*. En términos de importancia comercial maderable las especies en los puestos más importantes del IVI son las de género *Handroanthus*. No obstante en menor proporción también se dan *C alliodora*, *T rosea*, “Cristobal” *Platymiscium parviflorum* Benth y *D retusa*.

Es importante también destacar que este sitio es uno de los que presenta mayor cantidad de especies de importancia ecológica como fuente de alimento para mamíferos y animales principalmente representadas en las familias *Annonaceae*, *Salicaceae* y *Rubiaceae*.

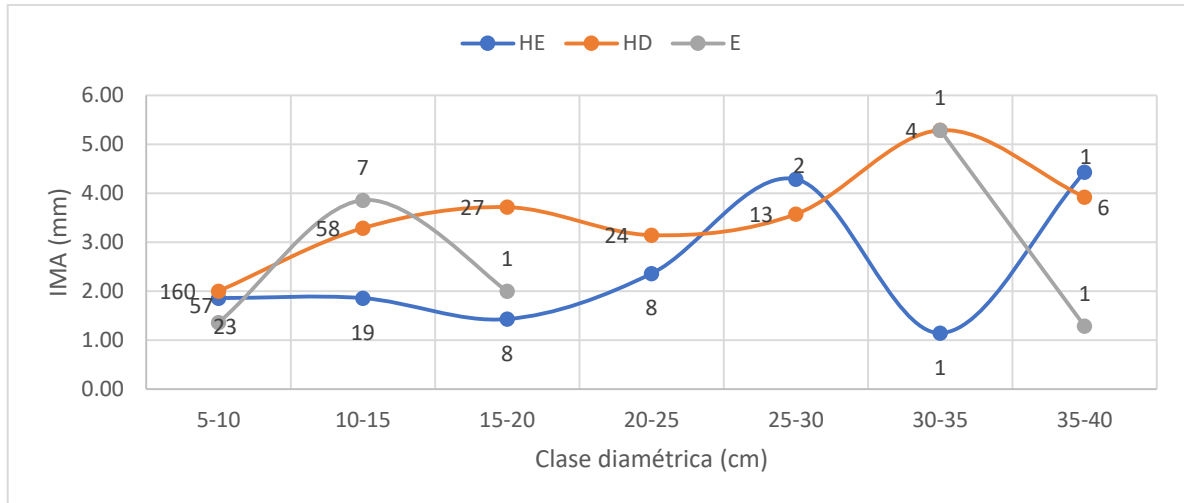


Figura 17 . Incremento Medio Anual IMA por gremio ecológico en el sitio SAR del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica

3.2.2 Incremento Medio Anual IMA

Se utilizaron los incrementos diamétricos de 2340 individuos ≥ 5 cm de d encontrados en las 10 parcelas. Al analizar el Incremento Medio Anual (IMA) de los 5 estadios sucesionales se obtuvo que si existen diferencias significativas entre ellos (p -value= 0.001) donde PA-DBS-BS presentan los menores crecimientos y estos difieren estadísticamente de los sitios con mayor crecimiento LAG-SAR, tal y como se observa en el Cuadro 12.

El hecho de que los 2 estadios de mayor edad sean los que presentan el menor y mayor incremento diamétrico no tiene sentido desde el punto de vista de la evolución en el proceso de sucesión [21] [27] [35] ya que deberían de ser muy similares, por su similitud en la composición florística, más aún cuando ambos fueron afectados

notoriamente por el ENOS 2014 y el paso del huracán Otto 2016. Estos resultados sugieren que la diferencia en los incrementos puede estar influenciada por condiciones de micrositio explicadas por la distribución espacial de estos bosques [48]. En particular según lo observado en campo las principales diferencias radican en la pedregosidad existente en LAG lo que podría significar que los suelos en estos sitios están menos compactados [49] que en BS áreas utilizadas para el descanso del ganado, sumado a otros factores que pueden haber generado diferencias en términos de fertilidad como la afectación por incendios forestales [45].

Cuadro 12. Incremento Medio Anual IMA (mm) en el periodo 2012-2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Sitio/edad	IMA (mm)/año	Rango (mm)/año	Número de individuos
PA (20)	1,7 A	0,1-20,1	582
DBS (25)	1,7 A	0,1-13,3	411
LAG (32)	2,1 B	0,1-17,1	477
BS (36)	1,5 A	0,1-15,0	458
SAR (44)	2,6 B	0,1-17,9	412

Nota: valores con la misma letra no presentan diferencias significativas.

El rango de incrementos medios anuales obtenido en este estudio concuerda con los reportados por otros autores en bosque seco tropical [27][22][35] y en general se considera que bajo las limitantes que presentan las condiciones de la estación seca prolongada estos ecosistemas crecen a un ritmo del 50% en comparación a los bosques húmedos tropicales [35]. En la Figura 18 se observa el comportamiento que tienen los incrementos según las clases diamétricas por sitio, en las que destaca que el sitio SAR es el de mayor edad presenta los mayores incrementos en las clases de 5-15 cm comportamiento atípico según lo reportado por Carvajal & Calvo [6] en el Parque Nacional Santa Rosa donde los incrementos en estas clases fueron mayores en los sitios de menor edad. Sin embargo, esto se justifica por la alta mortalidad de individuos maduros, que se traduce en una menor competencia y una mayor disponibilidad de recursos, lo cual aprovecharon en su mayoría las especies HD presentes en este sitio.

En el sitio LAG es donde se reportan los incrementos más altos a partir de los 25 cm de d de igual forma reportado por Carvajal & Calvo [6] en una sucesión intermedia. También se evidencia como el crecimiento en casi todas las clases diamétricas para los sitios DBS y BS en el sector Oeste de la EEFH se encuentran por debajo de los crecimientos reportados en los sitios LAG y SAR del sector Este, lo que refuerza la teoría de las diferencias ocasionadas por la distribución espacial de estos bosques atribuidas a condiciones de micrositio y eventos pasados.

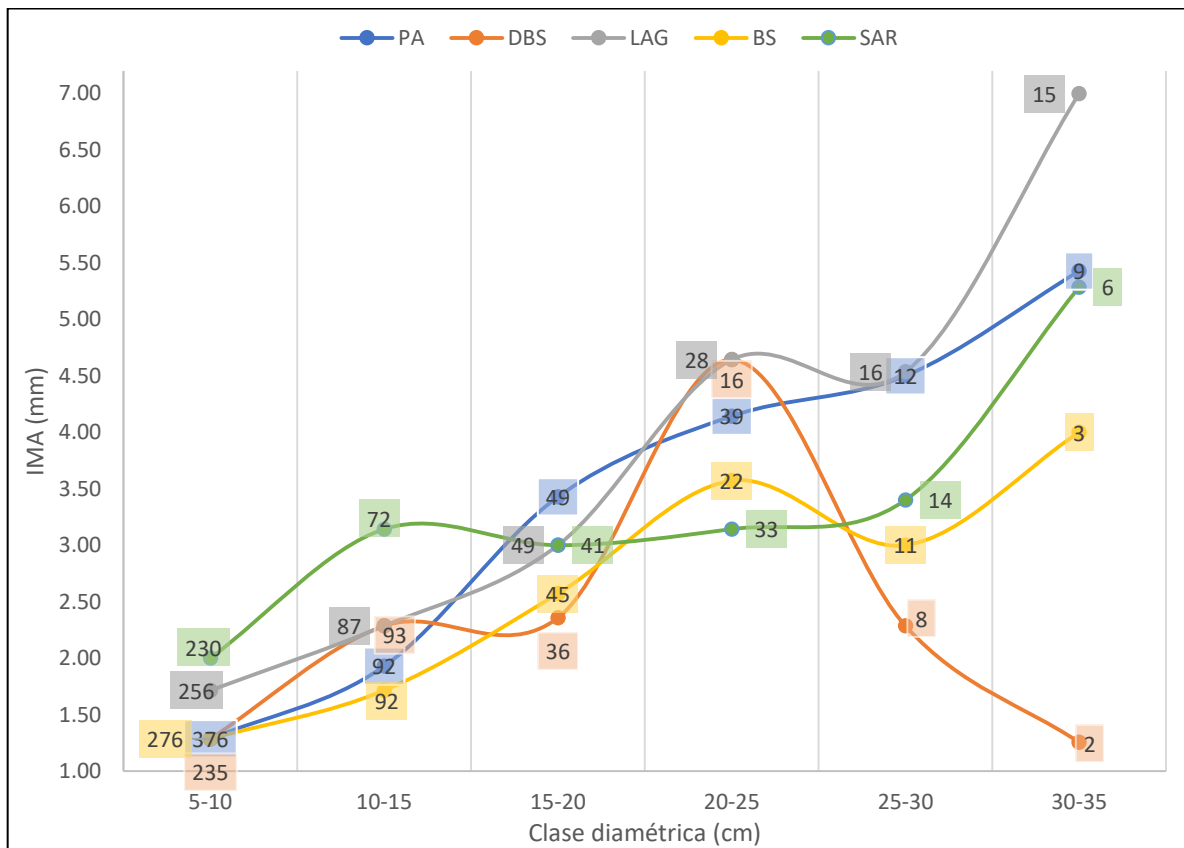


Figura 18. Incremento Medio Anual por clase diamétrica en el periodo 2012-2019 para los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Nota: en la Figura 18 se muestran las clases diamétricas más representativas sin la influencia de la mayoría de los árboles remanentes

3.3 Diversidad

Como se mencionó anteriormente la línea base de esta investigación [16] presentaba vacíos de información respecto a la riqueza de especies en todos los sitios y es por eso por lo que en el Cuadro 13 se muestran valores de Índice de Shannon (H') ajustados para el 2012. Esto representa que a diferencia de las observaciones realizadas ese año donde solo 2 sitios eran considerados como diversos DBS y SAR, los sitios LAG y BS también debían haber sido considerados de esta forma y las diferencias radican en que en realidad poseían 6 y 5 especies más (Cuadro 6) respectivamente, que las reportadas por Reyes [16].

En el caso del sitio DBS se reportaron 58 especies cuando su riqueza real era de 68, a pesar de esto se mantuvo como el sitio más diverso después de SAR pero teniendo 19 años menos de recuperación; esto nuevamente demuestra que DBS fue altamente influenciado por la gran cantidad de árboles remanentes preexistentes al iniciar su proceso de restauración pasiva ya que como lo menciona Spittler [5] este sitio en la década de los 90's correspondía a un arbustal que fue utilizado como área de reposo para el ganado y tenía gran cantidad de árboles maduros con el fin de generar sombra. La intensidad de muestreo y tipo de parcela utilizados por Spittler [5] fueron diferentes a las propuestas por Reyes [16] y el presente estudio, sin embargo, los valores de diversidad (Índice de Shannon H') reportados en 2001 (Bsec temprano 3.0 - 3.6 Bsec tardío) y número de especies (Bsec temprano 63 - 68 Bsec intermedio) coinciden en el rango de valores reajustados reportados en este estudio.

En el 2019 el comportamiento muestra varios resultados interesantes (Cuadro 13); el sitio PA a pesar de mantener su riqueza de especies respecto a 2012, incrementó su diversidad y esto se debe a que su abundancia se redistribuyó ligeramente de modo que disminuyó la dominancia de algunas especies probablemente por la alta mortalidad.

En DBS se redujo la riqueza en 6 especies lo que hizo disminuir ligeramente su H' . Esta reducción se da por la pérdida de 8 especies y el reclutamiento de 2, cambios detallados a continuación:

- Perdidas: *Apeiba tibourbou* (HE), *Cedrela odorata*, *Margaritaria nobilis*, *Pseudosamanea guachapele*, *Xylosma intermedium* (HD), *Dalbergia retusa*, *Sapranthus palanga* (E). *Exostema mexicanum* (Indeterminado)
- Reclutadas: *Manilkara chicle* (E), *Randia monantha* (HD)

Esto evidencia que la dinámica en este sitio no obedece estrictamente a la supresión de las especies pioneras por condiciones de mayor cobertura de copas ya que como se observa, solo 1 taxón de los perdidos en el periodo pertenece a este gremio ecológico y por otro lado demuestra el impacto que tuvo el paso del ENOS 2014 y el huracán Otto 2016 sobre un grupo amplio de especies de los demás gremios ecológicos con poblaciones muy reducidas que desaparecieron por la alta mortalidad; pero temporalmente, ya que no se descarta que regresen a este sitio a futuro por la gran disponibilidad de fuente semillera.

Los sitios LAG y SAR aumentaron su riqueza en 2 especies cada uno lo que los convierte ahora en los estadios más diversos en el 2019. Si bien DBS es el que tiene mayor número de especies (Cuadro 13) como lo menciona Spittler [5] el momento de mayor cantidad de especies no siempre coincide con el de mayor diversidad ya que el valor de H' no solo considera el número de especies sino también la abundancia por especie, esto como se ha explicado reiteradamente se dio por las altas tasas de mortalidad producto del paso del fenómeno del niño y el ciclón, donde disminuyeron considerablemente las poblaciones de algunas especies y por otro lado la apertura de claros significó oportunidades de colonización para otro gran grupo generando en algunos casos una distribución más equilibrada.

Cuadro 13. Índice de diversidad de Shannon para el año 2012 y 2019 para los distintos estadios sucesionales de Bs-T en la EEFH, Guanacaste, Costa Rica.

Sitio	Edad	Shannon 2012	Shannon 2012 ajustado	Especies	Edad	Shannon 2019	Especies
PA	13	2,74	2,98	47	20	3,03	47
DBS	18	3,13	3,33	68	25	3,31	62
LAG	25	2,96	3,13	53	32	3,36	55
BS	29	2,85	3,01	51	36	3,12	49
SAR	37	3,12	3,29	53	44	3,41	55

La beta diversidad fue estimada a partir de 2 índices de similaridad esto para comparar como varían las diferencias entre sitios al tomar en cuenta solo presencia y ausencia de especies (Jaccard) y abundancia (Bray Curtis) [50] [51]. Estos índices fueron representados mediante un análisis de conglomerados [52] que toma en cuenta todas las especies y se compara a nivel de sitio, ya que Reyes [16] determinó que las parcelas poseen gran nivel de similitud acorde a su estadio sucesional.

Algunos de los estudios en la región [7] [10] [31] utilizan el índice de Jaccard ya que este es uno de los más usados a través de los tiempos y al tomar en cuenta solo presencia y ausencia de especies les da el mismo peso a los taxones raros que a los más comunes. En la Figura 19 se observa como los sitios con mayor similitud son LAG, SAR y BS agrupados hacia la izquierda y por el contrario hacia la derecha los que presentan menor similitud PA y DBS, lo que sugiere que bajo los postulados de Jaccard los sitios se agrupan en 2 grandes clados donde el factor determinante es la edad de los sitios.

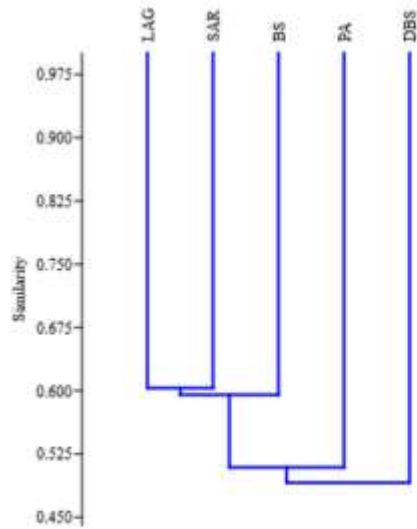


Figura 19. Índice de similaridad de Jaccard para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica, 2019.

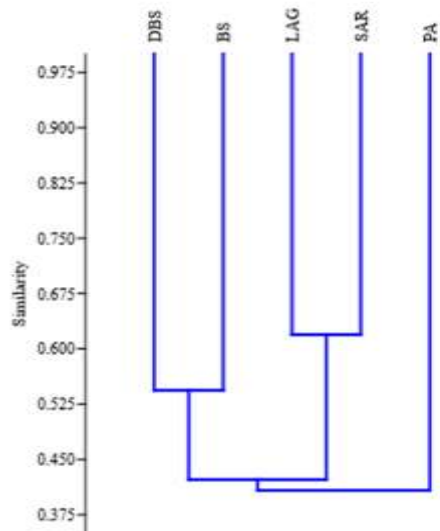


Figura 20. Índice de similaridad de Bray Curtis para los distintos estadios sucesionales del Bs-T de la EEFH, Guanacaste, Costa Rica, 2019.

En la Figura 20 se observa como además de la presencia y ausencia de especies si se toma en cuenta la abundancia se forman 3 grandes clados donde se agrupan de igual forma los sitios más similares que son LAG y SAR pero también agrupa a DBS y BS. Aparte como el más diferente de los sitios queda representado PA, esto significa que bajo los postulados de Bray-Curtis el factor determinante es la ubicación geográfica de los sitios.

En base a lo anterior el análisis más representativo es el de Bray-Curtis ya que el factor de distribución espacial de los distintos estadios sucesionales en la EEFH es determinante en la composición de especies; por ejemplo, como lo menciona Reyes [16] los sitios SAR Y LAG en el sector oeste fueron afectados por incendios forestales en la década de los 90's y como se evidenció este fenómeno favoreció el establecimiento y dominancia de algunas especies en estos sitios particularmente *C vitifolium*, además son los más cercanos a uno de los parches de bosques más extensos en la EEFH y solo en estos 2 sitios es posible encontrar *A excelsa*. Por otro lado los sitios DBS y BS, son áreas contiguas que iniciaron su proceso de restauración bajo la influencia de un grupo de árboles remanentes de las mismas especies lo que preconditionó su desarrollo y colonización.

3.4 Parámetros demográficos

3.4.1 Mortalidad y reclutamiento

Los bosques secundarios de sucesiones tempranas a intermedias se encuentran en una fase dinámica muy intensa la cual llega a estabilizarse hasta alcanzar condiciones de bosque maduro [27] [35] [44]. Por lo general las tasas de mortalidad tienden a ser inferiores a las de reclutamiento tal y como se reportan en algunos estudios en este tipo de ecosistema [6] [10]. Sin embargo, los resultados mostrados en el Cuadro 14 evidencian que en los bosques de la EEFH este comportamiento fue inverso (a excepción del sitio más joven PA) y se da en gran parte por la influencia directa de los

fenómenos climáticos, lo que ocasionó cambios abruptos en la abundancia de individuos donde todos los sitios mostraron mortalidades muy por encima de los valores reportados en este tipo de ecosistema [6] [27] [35]. Blanco [7] en el 2017 reporta valores de mortalidad similares incluso superiores en el estadio temprano e intermedio y lo asocia directamente al intenso fenómeno del niño ocurrido en el periodo 2014-2015, dada la rigurosidad de mediciones anuales realizadas en su estudio le fue posible determinar un incremento considerable en la mortalidad a partir de la influencia de este fenómeno. También Powers *et al* [37] reportaron incrementos de hasta un 34% en la mortalidad de algunas especies en el P.N Santa Rosa con valores medios de mortalidad en el mismo rango de este estudio y el de Blanco [7].

Alvarado [36] reporta que entre mayo y julio de 2014 hubo un déficit de precipitación que oscilo entre 44% y 65% en la región del pacífico norte, lo que provocó condiciones de sequía extrema que se prolongaron hasta el 2015 en las localidades de Filadelfia y Liberia. Ante este panorama se reafirma que la mortalidad en los Bs-T de la EEFH estuvo influenciada directamente por este fenómeno, sin embargo, ante la falta de mediciones con mayor frecuencia es imposible determinar en qué magnitud influenció el ENOS 2014 en comparación al impacto directo del huracán Otto 2016 evaluado en la medición de ese año, pocas semanas después de ocurrido el evento.

Cuadro 14. Tasas de mortalidad y reclutamiento en los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH para el periodo 2012-2019.

	General	PA	DBS	LAG	BS	SAR
Mortalidad	5,25	3,03	5,55	7,04	4,52	5,87
Reclutamiento	3,76	4,55	3,64	3,72	3,44	3,29

La mayor tasa de mortalidad anual se da en el sitio LAG lo que de igual forma corresponde con el hecho de que tuviera diferencias significativas en su N/ha respecto al 2012 (Cuadro 3) esta condición también la presentó PA pero en este caso no se ve reflejado estrictamente en la mortalidad porque el análisis se hace en función de los individuos > 10 cm y gran parte de la población en PA se encuentran en la categoría de 5-10cm de *d*.

Las tasas de reclutamiento en general si se encuentran dentro de los valores reportados por investigaciones similares en Bs-T [6] [7]. La mayor tasa de reclutamiento la tuvo el sitio más joven PA condiciones que son esperadas por la mayor disponibilidad de recursos y espacios disponibles para ser colonizados, Carvajal & Calvo [6] y Blanco [7] también reportan las mayores tasas de reclutamiento en sitios de sucesión temprana en el Parque Nacional Santa Rosa.

Un dato interesante es que 113 árboles fueron marcados muertos en 2016 y rebrotaron en 2019 en las siguientes proporciones: 35 PA, 20 DBS, 13 LAG, 28 BS, 17 SAR. Cuatro de las especies con mayor capacidad de rebrote fueron *Chomelia spinosa*, *Cordia alliodora*, *Cordia panamensis* y *Guazuma ulmifolia*. Por esta razón no se hizo un análisis de los parámetros demográficos en 2 periodos (2012-2016 y 2016-2019) ya que como se mencionó anteriormente ante la falta de una medición reciente antes del fenómeno de niño y el paso del ciclón, no se podría haber explicado que porcentaje de los cambios correspondían a la influencia directa de estos fenómenos y que porcentaje al comportamiento normal de dinámica de los bosques.

3.4.2 Cambios en Área Basal

Los cambios en el área basal están estrictamente relacionados a las tasas de mortalidad y reclutamiento y de igual forma presentan un comportamiento inverso donde son mayores las pérdidas que las ganancias, nuevamente con excepción del sitio más joven PA que tuvo una dinámica normal al aumentar su área basal respecto al 2012 tal y como se mostró en el análisis de los parámetros estructurales y el Cuadro 15 donde se evidencia como fue el que tuvo mayor ganancia y crecimiento anual de área basal.

Cuadro 15. Tasas de pérdida, ganancia y crecimiento de área basal en los distintos estadios sucesionales del Bs-T en la EEFH para el periodo 2012-2019.

Área basal	General	PA	DBS	LAG	BS	SAR
Pérdida	5,309	2,765	3,193	6,341	5,431	8,504
Ganancia	3,714	4,977	2,509	3,963	3,421	4,060
Crecimiento	0,922	1,274	0,555	0,888	0,948	1,058

Por otro lado el sitio de mayor edad “SAR” fue el que reportó mayor pérdida de área basal y de igual manera esto se vio reflejado en el análisis de los parámetros estructurales donde este sitio fue el único que tuvo cambios significativos respecto al primer año de medición (2012) en esta variable y es explicado por la pérdida de un grupo importante de individuos de grandes dimensiones los cuales fueron los mayormente afectados por el paso del huracán Otto 2016. En general las tasas de crecimiento de área basal reportadas son muy inferiores a las reportadas por Carvajal & Calvo que oscilan entre 2% y 4% anual [6] .

3.5 Consideraciones Finales

Gran parte de la importancia del estudio de los bosques secos en Costa Rica recae en entender el potencial productivo, tomando en cuenta que la mayor proporción de área que abarcan se encuentra en propiedad privada [14] y en general corresponde a bosques secundarios cuyo manejo es incipiente [5]. La mayor parte de esfuerzos relacionados al estudio de este bioma han ido enfocados a entender su ecología, evolución y dinámica, pero tal y como lo menciona el conservacionista Daniel Janzen [33] “La probabilidad de sobrevivencia de las áreas silvestres conservadas en el largo plazo es estricta y directamente proporcional a la salud y estabilidad económica de la sociedad en la que las áreas silvestres están inmersas”.

Ante este planteamiento es que la línea base de esta investigación ha ido enfocadas tanto a determinar los principales criterios para el manejo de los bosques secundarios por parte de Spittler [5] como el estado de los procesos de restauración pasiva por parte de Reyes [16] y en donde los resultados del presente estudio aportan al entendimiento de la dinámica y el comportamiento de las fases sucesionales a través del tiempo, pero sobre todo ante la influencia de fenómenos climáticos, demostrando que estos sistemas son sensibles en gran medida ante estos eventos extremos, en los cuales las poblaciones de algunas especies pueden verse disminuidas considerablemente.

Es evidente que en los bosques secos de sucesiones secundarias existe una gran variedad de especies con potencial comercial maderable tanto para aserrío y producción de leña así como para la obtención de productos no maderables tal y como lo plantea Spittler [5] en los modelos propuestos para el manejo de estos ecosistemas, sin embargo, los eventos climáticos de los últimos años no estaban contemplados y al demostrar que provocan cambios significativos en la estructura del bosque, inevitablemente se disminuirá su productividad, tal y como se evidenció con la pérdida de individuos y área basal .

Con un panorama de cambio climático latente en donde los bosques tropicales estarán más expuestos a fenómenos como los huracanes y cuya capacidad de recuperación depende de los periodos de lluvias [53], debemos replantearnos los principales objetivos de manejo de estos ecosistemas en la medida que se logren obtener recursos sin incrementar las perturbaciones producidas por estos fenómenos climáticos [54], ya que de acuerdo al IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) las regiones de los trópicos se volveran más calientes y secas lo que provocará con mayor frecuencia periodos de calor extremo y diferencias en los patrones de lluvias, ocasionando una afectación directa en el crecimiento y dinámica de poblaciones de los árboles que crecen en zonas secas [55].[38]

Parte de los resultados tanto de este estudio como de otros que documentaron la afectación del paso del huracán Otto 2016 [40] [41] y el fenómeno del niño 2014-2015 [7], reflejan altas tasas de mortalidad y daños principalmente a los individuos del dosel, esto significa que las especies comerciales maderables probablemente serán las más afectadas a futuro en términos estructurales y por ende sus ciclos de corta deberán ser ampliados por la pérdida de productividad y en busca de garantizar minimizar los disturbios que provocan los fenómenos climáticos.

Por otro lado las especies de porte bajo presentan mayor resiliencia al poseer poblaciones más abundantes, con individuos de múltiples ejes y mayor capacidad de rebrote, además, la gran mayoría son dispersadas por viento y por animales lo que les garantiza el éxito en la colonización de sitios. Estos resultados sugieren que el manejo a futuro de los bosques secos tropicales debería de enfocarse en la obtención de biomasa y productos no maderables en el corto plazo.

En Costa Rica y particularmente en la región donde predomina este bioma, la visión de manejo enfocada a la obtención de materia prima para el mercado de la dendroenergía supone una ventaja en términos comerciales ya que un reciente estudio a nivel de industria en el pacifico norte, concluyó que existe una alta demanda de biomasa, de aproximadamente 250 000 ton/año, que no es suplida ni en un 15% por las ofertas de mercado en la región y que aún así se optimizara el aprovechamiento de los residuos provenientes de plantaciones forestal apenas abastecería el 38%; debido a esto se incurre en el uso de hidrocarburos para la suplir las demandas energéticas en la producción [56].

Desde el punto de vista de la viabilidad de la propuesta hay varios aspectos a considerar y el primero sería lograr satisfacer la demanda anual, esto depende de varios factores, pero primordialmente de la existencia suficiente de materia prima. Ulate [57] en el 2011 realizó un estudio para comparar la biomasa aérea según zona de vida y tipo de bosque, donde obtuvo como resultados los siguientes valores de biomasa aérea para Bs-T en Ton/ha según estadios sucesionales: Sec temprano: 13.11, Sec intermedio 17,66, Sec tardío 79,58, Primario 161,3.

Tomando en cuenta el área actual aproximada que ocupan estos bosques en manos de propietarios privados la cual corresponde a unas 345 000 ha [2], y basados en los valores de biomasa reportados por Ulate [57] está claro que a grandes rasgos las existencias de materia prima pueden ser suficientes para abastecer el mercado de insumos dendroenergéticos, tomando solamente como referencia los valores de las sucesiones tempranas e intermedias.

Spittler [5] reporta al menos 50 especies cuya madera es apreciada a nivel regional para distintos usos y de esas, al menos 30 son utilizadas como leña [11][12][13][58] De ese grupo de especies utilizadas como leña se puede segregar un grupo aún más pequeño que corresponde a especies que no son utilizadas como maderas de aserrío ya que estas últimas son de alto valor comercial y deberían dejarse en pie hasta alcanzar diámetros mayores. Al menos 10 especie presentan las características ideales para su aprovechamiento como biomasa (rápido crecimiento, ejes múltiples, amplia distribución, capacidad de rebrote) las cuales son: *Luehea speciosa*, *Guazuma ulmifolia*, *Simarouba glauca*, *Guettarda macrosperma*, *Chomelia spinosa*, *Calycophyllum candidissimum*, *Gliricidia sepium*, *Bahuinia unguolata*, *Cochlospermum vitifolium*, *Crescentia alata*. La mayoría de estas especies son reportadas en este y en otros estudios en la región como abundantes, ocupando incluso los mayores índices de valor de importancia en algunos sitios.

Esta selección es importante ya que la materia prima para dendroenergía tiene como requerimientos condiciones de homogeneidad que garanticen un producto estable en cuanto a sus propiedades y de esta forma cumpla un estándar de calidad al igual que las demás fuentes de energía, lo que permitiría que el producto sea competitivo en el mercado [56]. Esto puede incentivarse por medio de políticas estatales en las que se exonere a las industrias que deseen hacer la conversión de sus sistemas de alimentación de calderas con hidrocarburos a biomasa, lo cual también es atractivo para las industrias en la medida que se reducen costos tanto por el valor de la materia prima como por el transporte y el aumento de la eficiencia en el consumo eléctrico.

Desde el punto de vista técnico-jurídico es viable ya que existen mecanismos legales para el aprovechamiento bajo este esquema, mediante la resolución R-SINAC-CONAC-007-2021 que se refiere al manual de procedimientos para manejo de bosques secundarios, en donde se contemplan algunos de los conceptos propuestos por Spittler [5] sobre las propuestas de sistemas de aprovechamiento que consideran tanto las etapas sucesionales, como la composición de la estructura, coetánea o discetánea.

Adicionalmente se define el instrumento principal para llevar a cabo las intervenciones como Plan de manejo y Plan Operativo Anual de Aprovechamiento (POAa) en donde se define la logística a corto plazo de la planificación y ejecución de tratamientos silviculturales y cosechas forestales de madera rolliza, leña, materia prima para producir bioenergía y otros productos maderables y no maderables en un cuartel de corta.

Esta propuesta requiere de una serie de estudios que permitan determinar finalmente en términos de factibilidad que tan viable es este proyecto desde el punto de vista de la cadena de valor que permita obtener un producto homogéneo proveniente del aprovechamiento sostenible de los bosques secundarios para competir en el mercado del abastecimiento de biomasa, donde necesariamente debe haber una alianza público-privada en la que se coordine tanto la ejecución de los planes de manejo como el establecimiento de una industria y centro de acopio que permita desarrollar un producto con estándares de calidad y con el volumen suficiente para cubrir el mercado demandante.

4. Conclusiones

- Todos los estadios se han visto influenciados por la presencia de árboles remanentes desde que inició su proceso de restauración, muchos de ellos son especies de alto valor comercial como el “Guapinol” *Hymenaea courbaril* y “Cocobolo” *Dalbergia retusa* y el “Cortez amarillo” *Handroanthus ochraceus* que han regenerado abundantemente.
- El comportamiento de número de árboles por hectárea y área basal no presenta una tendencia clara ni esperada respecto a la edad de los bosques, lo cual demuestra la variabilidad de estos ecosistemas.
- El área de estudio se vio influenciada directamente por el fenómeno del niño 2014 y el paso del huracán Otto 2016 lo que provocó cambios significativos en la estructura de los distintos estadios sucesionales pero no afectó la diversidad. siendo los sitios Pista de Aterrizaje el menos afectado y Saravia el más afectado.
- Las especies más exitosas en términos de peso ecológico fueron el “Poro poro” *Cochlospermum vitifolium* y el “Guacimo” *Guazuma ulmifolia*, ocupando al menos una categoría del IVI en todas las mediciones y en todos los estadios.
- Las especies Heliófitas durables tienden a dominar en casi todas las categorías diamétricas en crecimiento y abundancia en todos los estadios
- El sitio Detrás Bajo Sombra es el que tiene mayor riqueza de especies.
- Un gran porcentaje de las especies presentes en el área de estudio son de importancia comercial tanto para la obtención de madera y leña como para la obtención de productos no maderables y medicinales.

- Todos los estadios son considerados como diversos en el 2019.
- El factor espacial es el que mayormente influye en la similaridad de sitios respecto a la composición y abundancia de especies.
- Los valores de mortalidad fueron muy altos respecto a los reportados en otras investigaciones cercanas al área de estudio en otro periodo de análisis.
- Las tasas de mortalidad y reclutamiento, así como la de pérdida y ganancia de área basal mostraron un comportamiento inverso al reportado por otros autores.
- Los Incrementos medios anuales reportados por estadio y sus rangos se consideran normales según lo reportado por otros investigadores.
- Los bosques de la EEFH tienen gran potencial para la producción de materia prima para aserrío y dendroenergía.

5. Recomendaciones

- Tratar de establecer una parcela más en cada sitio para aumentar la representatividad estadística o bien agrupar sitios en base a lo sugerido por los análisis de similaridad, siempre y cuando sea viable estadísticamente, de esa forma se homogenizarían las categorías de sucesión lo que permitiría comparar con mayor facilidad los estudios realizados en otras investigaciones y tratar de establecer nuevas parcelas en parches de sucesión temprana
- Hacer análisis de suelos en todas las parcelas para determinar si hay factores que están influyendo en el crecimiento y desarrollo de los árboles.
- Continuar con la rigurosidad en la identificación de especies para mantener claro el comportamiento poblacional de las mismas
- Aumentar la frecuencia de mediciones para poder determinar los efectos en la dinámica producto de eventos climáticos extremos.
- Desarrollar modelos de crecimiento para las especies de importancia comercial tanto para la obtención de biomasa como para la obtención de madera.
- Volver a considerar el análisis de la estructura vertical e incidencia de lianas.

6. Bibliografía

- [1] C. A. Portillo-Quintero and G. A. Sánchez-Azofeifa, "Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas," *Biological Conservation*, vol. 143, no. 1, pp. 144–155, Jan. 2010, doi: 10.1016/j.biocon.2009.09.020.
- [2] L. Ángel, A. Salas, M. Vinicio, L. López, I. María, and I. Chavarría Espinoza, "Zonificación forestal de Costa Rica y estado Poblacional de especies forestales, basado en el Inventario Nacional Forestal e instrumentos de monitoreo y manejo de bosques naturales," 2018.
- [3] S. J. Wilson, J. Schelhas, R. Grau, A. S. Nanni, and S. Sloan, "Forest ecosystem-service transitions: The ecological dimensions of the forest transition," *Ecology and Society*, vol. 22, no. 4, Dec. 2017, doi: 10.5751/ES-09615-220438.
- [4] I. Trejo, "Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México," *Monografías Tercer Milenio*, vol. 4, no. 84–932807–7–1, 2005, [Online]. Available: www.sea-entomologia.org/m3m
- [5] P. Spittler, *Potencial de manejo de los bosques secundarios en la zona seca del noroeste de Costa Rica*. Eschborn, Alemania: Deutsche Gesellschaft für, 2001.
- [6] D. Carvajal and J. Calvo, "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. 2215–2504, Jun. 2013.
- [7] B. Blanco, "Dinámica Poblacional En Una Cronosecuencia De Bosque Seco Tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.," Cartago, 2017.
- [8] E. Fallas-Montero and B. Vílchez-Alvarado, "Competition in the development of *Calycophyllum candidissimum* (Vahl) DC. and *Guazuma ulmifolia* Lam. in secondary deciduous forests of the Palo Verde National Park, Guanacaste, Costa Rica," *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 15, no. 37, pp. 34–47, 2018, doi: 10.18845/rfmk.v15i37.3598.
- [9] R. T. Pennington, M. Lavin, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell, and C. A. Butterworth, "Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show

- patterns of both Tertiary and Quaternary diversification,” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 359, no. 1443, pp. 515–537, Mar. 2004, doi: 10.1098/rstb.2003.1435.
- [10] S. Calvo, “Crecimiento diamétrico del bosque seco tropical en tres estadios sucesionales, parque estadual da mata seca, Estado de Minas Gerais, Brasil.,” Montes Claros, Brasil, 2012.
- [11] A. Castillo, A. Magaña, A. Pujadas, L. Martínez, and C. Godínez, “Understanding the interaction of rural people with ecosystems: A case study in a tropical dry forest of Mexico,” *Ecosystems*, vol. 8, no. 6, pp. 630–643, Sep. 2005, doi: 10.1007/s10021-005-0127-1.
- [12] M. Joya, M. López, R. Gómez, and C. Harvey, “Conocimiento local sobre el uso y manejo de los árboles en las fincas ganaderas del municipio de Belén, Rivas, Nicaragua.,” *Tropitecnia-NITLAPAN-UCA & CATIE*, pp. 44–59, 2004.
- [13] O. Narváez, “Dinamica de crecimiento, estructura y composición de la vegetación secundaria en trópico seco de Nandarola, Nicaragua,” Managua, Nicaragua, 2012.
- [14] C. Tapia, “Análisis del cambio de cobertura forestal 2005-2015 en Guanacaste, Costa Rica.,” Cartago, 2016.
- [15] L. Brenes-Chaves, A. L. Méndez-Cartín, H. Sánchez-Toruño, W. Montero-Flores, A. I. Barquero-Elizondo, and L. G. Hernández-Sánchez, “Análisis de la composición y estructura del bosque secundario en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Ostional, Guanacaste, con miras a su restauración,” *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 16, no. 39, pp. 33–42, Jun. 2019, doi: 10.18845/rfmk.v16i39.4417.
- [16] D. Reyes, “Análisis De Los Procesos De Restauración Pasiva Para Un Bosque Seco Tropical En La Estación Experimental Forestal Horizontes. Guanacaste, Costa Rica.,” Cartago, 2012.
- [17] L. Guillermo Acosta-Vargas, D. Reyes-Cordero, R. Quesada-Monge, and M. Castillo-Ugalde, “Restauración del bosque seco tropical de Costa Rica: evolución del bosque y conservación de especies.” [Online]. Available: www.acguanacaste.ac.cr
- [18] H. Walther and H. Lieth, “Klimadiagramm ,” *Weltatlas. Verlag. Jena*, 1960.

- [19] S. S. SHAPIRO and M. B. WILK, "An analysis of variance test for normality (complete samples)," *Biometrika*, vol. 52, no. 3–4, pp. 591–611, Dec. 1965, doi: 10.1093/BIOMET/52.3-4.591.
- [20] J. di Rienzo, F. Casanoves, M. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, and C. Robledo, "InfoStat." Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, Centro de Transferencia InfoStat, FCA, 2019.
- [21] B. Finegan, M. Camacho, and N. Zamora, "Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest," *Forest Ecology & Management*, vol. 121, pp. 159–176, 1999.
- [22] G. S. Marín, R. Nygard, B. Rivas, and P. Oden, "Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua.," *Forest Ecology & Management*, vol. 208, pp. 63–75, 2005.
- [23] W. Kruskal and W. Wallis, "Use of ranks in one-criterion variable analysis.," *Journal of the American Statistical Association*, vol. 47(260), pp. 583–621, 1952.
- [24] RStudio Team, "RStudio: Integrated Development for R. RStudio." PBC, Boston, 2020.
- [25] R. Condit, P. Ashton, N. Manokaran, J. LaFrankie, S. Hubbell, and R. Foster, "Dynamics of the forest communities at Paso and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots," *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 354, pp. 1739–1748, 1999.
- [26] D. Hoshino, D. Nishimura, and S. Yamamoto, "Dynamics of major conifer and deciduous broad-leaved tree species in an old growth Chamaecypansobtusa forest, central Japan," *Forest Ecology & Management*, vol. 159, pp. 133–144, 2002.
- [27] A. Monge, R. Quesada, and E. González, "Estudio de la dinámica del bosque seco tropical a partir de parcelas permanentes de muestreo en el parque nacional Palo Verde, Bagaces, Costa Rica," *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica. Heredia, CR, Universidad Nacional / INISEFOR*, pp. 175–184, 2002.
- [28] D. Delgado, J. Serrano, S. Vilchez, and J. Morales, *Manual para el monitoreo ecológico y productiv ode bosques secundarios latifoliados de Mesoamérica*, vol. 143. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), 2018.

- [29] J. Calvo-Alvarado, D. Carvajal-Vanegas, J. Calvo-Obando, and S. Calvo-Rodríguez, "Monitoreo de procesos de ecológicos del Bosque Seco Tropical: Aplicaciones de sensores remotos para estimaciones a nivel de paisaje y el cambio global. Tropy-dry.," Cartago, Costa Rica, Sep. 2014. [Online]. Available: <http://tropi-dry.eas.ualberta.ca/>
- [30] M. E. R. Kalacska, G. A. Sánchez-Azofeifa, J. Calvo-Alvarado, B. Rivard, and M. Quesada, "Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests," *Biotropica*, vol. 37, pp. 486–496, 2005.
- [31] B. Hilje, J. Calvo-Alvarado, C. Jiménez-Rodríguez, and A. Sánchez-Azofeifa, "Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica," *Tropical Conservation Science*, vol. 8(1), pp. 76–94, 2015.
- [32] L. Arredondo-Amezcuca, L. López-Toledo, and Y. Guillermo Ibarra-Manríquez, "Espectro de dispersión de la flora leñosa del bosque tropical caducifolio en el neotrópico.," *ECOLOGÍA Botanical Sciences*, vol. 93, no. 1, pp. 143–152, 2015, doi: 10.17129/botsoci.233.
- [33] D. Janzen, "Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem," *Biodiversity. National Academy Press.*, Washington, DC, pp. 130–137, Jan. 1988.
- [34] M. E. R. Kalacska, G. A. Sánchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado J, M. Quesada, and D. Janzen, "Species composition, similarity and diversity in three successional stages of tropical dry forest," *Forest Ecology and Management*, vol. 200, pp. 227–247, 2004.
- [35] P. G. Murphy and A. E. Lugo, "Ecology of tropical dry forest.," *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, vol. 17, pp. 67–88, 1986.
- [36] L. Alvarado, "Boletín del ENOS N° 86. Fase actual: Niño," San José, 2015.
- [37] J. S. Powers *et al.*, "A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species," *Global Change Biology*, vol. 26, no. 5, pp. 3122–3133, May 2020, doi: 10.1111/gcb.15037.
- [38] S. Maza-Villalobos, L. Poorter, and M. Martínez-Ramos, "Effects of ENSO and Temporal Rainfall Variation on the Dynamics of Successional Communities in Old-Field Succession of a Tropical Dry Forest," *PLoS ONE*, vol. 8, no. 12, p. 82040, 2013, doi: 10.1371/journal.pone.0082040.

- [39] D. P. Brown, “Hurricane Otto NASA Terra Modis visible satellite image of hurricane ott0 at 1605 utc 24 november 2016 just before landfall as a category 3 hurricane in southern Nicaragua, image courtesy of NASA’s earth observatory,” 2016.
- [40] J. Araya, “Efectos del huracán otto sobre la estructura y composición florística de un bosque primario en Boca Tapada de Pital, San Carlos, Costa Rica,” Cartago, 2017.
- [41] E. Fallas and B. Vílchez, “Regeneración de un bosque secundario afectado por el Huracán Otto en Costa Rica,” *Revista de Biología Tropical*, vol. 69, no. 2215–2075, pp. 717–732, Jun. 2021.
- [42] R. Espinoza, A. Guadamuz, D. Pérez, F. Chavarría, and A. Masis, “Guazuma ulmifolia (Sterculiaceae),” Sep. 29, 1998.
https://www.acguanacaste.ac.cr/paginas_especie/plantae_online/magnoliophyta/sterculiaceae/guazuma_ulmifolia/guazuma_ulmifolia29%20set98/g_ulmifolia29set98.html (accessed Jul. 17, 2021).
- [43] A. Masis, A. Guadamuz, R. Espinoza, D. Pérez, and F. Chavarría, “Cochlospermum vitifolium (Cochlospermaceae),” Sep. 25, 1998.
http://www.acguanacaste.ac.cr/paginas_especie/magnoliophyta/cochlospermaceae/cochlospermum_vitifolium/c_vitifolium25set98/c_vitifolium25set98_ingl.html (accessed Jul. 17, 2021).
- [44] B. Finegan, “Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession.,” *Trend in Ecology and Evolution*, vol. 11(3), pp. 119–124, 1996.
- [45] “Vista de Dinámica de incendios en el Área de Conservación Guanacaste 1997-2017: perspectivas ecológicas para el manejo integral del fuego | Perspectivas Rurales Nueva Época.”
<https://www.revistas.una.ac.cr/index.php/perspectivasrurales/article/view/10815/13603> (accessed Jul. 10, 2021).
- [46] J. Ghazoul and D. Sheil, “Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation,” *Oxford, UK, University Press, Oxford*, pp. 213–215, 2010.
- [47] B. Louman, D. Quirós, and M. Nilsson, “Sivicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central.,” *CATIE, Turrialba, Costa Rica*, pp. 19–78, 2001.

- [48] P. Rigg, "Propuesta de línea base del plan de ordenamiento forestal para la Estación Experimental Forestal Horizontes, Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica," Cartago, Costa Rica, 2013.
- [49] E. Alfaro, "Efecto del bosque secundario de diferentes etapas sucesionales en las propiedades físicas y químicas del suelo; Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa Rica," Heredia, 1999.
- [50] Sonco. Ricardo, "Estudio de la diversidad alfa (α) y beta (β) en tres localidades de un bosque montano en la región de Madidi, La Paz-Bolivia," La Paz, 2013.
- [51] J. M. Calderón-Patrón, C. E. Moreno, and I. Zuria, "La diversidad beta: medio siglo de avances Beta diversity: half a century of advances," *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 83, pp. 879–891, 2012, doi: 10.22201/ib.20078706e.2012.3.992.
- [52] A. Núñez and D. Escobedo, "Uso correcto del análisis clúster en la caracterización del germoplasma vegetal," *Agronomía Mesoamericana*, vol. 22, no. 1021–7444, Dec. 2011.
- [53] G. García-Méndez *et al.*, "¿Pueden los bosques tropicales resistir o recuperarse del impacto de los huracanes?," *Revista digital universitaria. UNAM*, vol. 21(5), 2020, doi: 10.22201/cuaieed.16076079e.2020.21.5.5.
- [54] J. S. Powers, "¿Serán vulnerables los bosques tropicales secos a los cambios climáticos, y cuáles serán sus efectos sociales?," *UNED Research Journal (ISSN)*, vol. 11, no. 1, pp. 1659–441, 2020.
- [55] Z. G. Siyum, "Tropical dry forest dynamics in the context of climate change: syntheses of drivers, gaps, and management perspectives," *Ecological Processes*, vol. 9, no. 1, Dec. 2020, doi: 10.1186/s13717-020-00229-6.
- [56] A. Ulloa, D. Camacho, D. Arias, and J. C. Valverde, "Análisis del mercado de biomasa forestal con fines energéticos en la zona de Guanacaste, Costa Rica," *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 15, pp. 43–50, Sep. 2018, doi: 10.18845/rfmk.v15i1.3722.
- [57] C. Ulate, "Análisis y comparación de la biomasa aérea de la cobertura forestal según zona de vida y tipo de bosque para Costa Rica," Cartago, Costa Rica, 2011.

- [58] H. Machado and E. Meneces, “Composición, diversidad, estructura e importancia de las especies arbóreas y palmas del bosque seco de la finca “ROSITA”, Reserva natural Estero Padre Ramos, Chinandega, Nicaragua.,” Managua, Nicaragua, 2007.

7. Anexos

Anexo 1. Clasificación de especies según Gremio Ecológico.

Esciófitas	Heliófitas Durables	Heliófitas Efímeras	Indeterminado
<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Acosmium panamense</i>	<i>Allophylus racemosus</i>	<i>Adelia triloba</i>
<i>Annona purpurea</i>	<i>Agonandra macrocarpa</i>	<i>Apeiba tibourbou</i>	<i>Alibertia edulis</i>
<i>Annona reticulata</i>	<i>Albizia adinocephala</i>	<i>Bauhinia unguolata</i>	<i>Bixa orellana</i>
<i>Casearia aculeata</i>	<i>Albizia niopoides</i>	<i>Cecropia peltata</i>	<i>Exostema mexicanum</i>
<i>Casearia arguta</i>	<i>Andira inermis</i>	<i>Chomelia spinosa</i>	<i>Gmelina arborea</i>
<i>Casearia corymbosa</i>	<i>Aralia excelsa</i>	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	<i>Guettarda macrosperma</i>
<i>Casearia praecox</i>	<i>Astronium graveolens</i>	<i>Crescentia alata</i>	<i>Karwinskia calderonii</i>
<i>Dalbergia retusa</i>	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Diospyros salicifolia</i>	<i>Pisonia macranthocarpa</i>
<i>Diphysa americana</i>	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Semialarium mexicanum</i>
<i>Erythrina berteroana</i>	<i>Casearia sylvestris</i>	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	<i>Senna atomaria</i>
<i>Eugenia hiraefolia</i>	<i>Cedrela odorata</i>	<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	<i>Spondias purpurea</i>
<i>Eugenia salamensis</i>	<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Vachellia collinsii</i>	<i>Xylosma intermedium</i>
<i>Maclura tinctoria</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Ximenia americana</i>	<i>Zanthoxylum ekmanii</i>
<i>Manilkara chicle</i>	<i>Cordia collococca</i>		
<i>Pachira quinata</i>	<i>Cordia gerascanthus</i>		
<i>Platymiscium parviflorum</i>	<i>Cordia panamensis</i>		
<i>Pouteria reticulata</i>	<i>Cupania guatemalensis</i>		
<i>Sapranthus palanga</i>	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>		
<i>Sideroxylon capiri</i>	<i>Ficus cf. cotinifolia</i>		
	<i>Genipa americana</i>		
	<i>Godmania aesculifolia</i>		
	<i>Handroanthus impetiginosum</i>		
	<i>Handroanthus ochraceus</i>		
	<i>Hymenaea courbaril</i>		
	<i>Licania arborea</i>		
	<i>Lonchocarpus acuminatus</i>		
	<i>Lonchocarpus felipei</i>		
	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>		
	<i>Lonchocarpus rugosus</i>		
	<i>Luehea candida</i>		
	<i>Luehea speciosa</i>		
	<i>Machaerium biovulatum</i>		
	<i>Margaritaria nobilis</i>		
	<i>Myrospermum frutescens</i>		
	<i>Piscidia carthagenensis</i>		
	<i>Pithecelonium lanceolatus</i>		
	<i>Pseudosamanea guachapele</i>		
	<i>Pterocarpus michelianus</i>		
	<i>Randia monantha</i>		
	<i>Randia thurberi</i>		
	<i>Samanea saman</i>		
	<i>Simarouba glauca</i>		
	<i>Spondias mombin</i>		
	<i>Sterculia apetala</i>		
	<i>Tabebuia rosea</i>		
	<i>Thouinidium decandrum</i>		
	<i>Trichilia americana</i>		
	<i>Trichilia hirta</i>		
	<i>Trichilia martiana</i>		
	<i>Trichilia trifolia</i>		
	<i>Trophis racemosa</i>		
19	51	13	13

Anexo 2. Abundancia por familia por sitio (7200 m²) en el 2019.

	PA		DBS		LAG		BS		SAR	
	Familia	Individuos	Familia	Individuos	Familia	Individuos	Familia	Individuos	Familia	Individuos
1	Rubiaceae	176	Rubiaceae	128	Papilionaceae	131	Malvaceae	152	Papilionaceae	113
2	Ehretiaceae	98	Malvaceae	79	Ehretiaceae	64	Ehretiaceae	78	Bignoniaceae	81
3	Papilionaceae	88	Caesalpinaceae	47	Malvaceae	55	Rubiaceae	77	Sapindaceae	45
4	Malvaceae	87	Salicaceae	43	Bignoniaceae	53	Salicaceae	51	Ehretiaceae	43
5	Salicaceae	53	Ehretiaceae	42	Anacardiaceae	39	Papilionaceae	50	Anacardiaceae	39
6	Bignoniaceae	29	Papilionaceae	31	Bixaceae	28	Bignoniaceae	33	Malvaceae	35
7	Bixaceae	25	Mimosaceae	22	Rubiaceae	27	Caesalpinaceae	29	Rubiaceae	30
8	Mimosaceae	25	Sapindaceae	21	Meliaceae	24	Burseraceae	24	Bixaceae	28
9	Celastraceae	24	Bignoniaceae	15	Burseraceae	23	Sapindaceae	15	Celastraceae	26
10	Ebenaceae	22	Burseraceae	14	Salicaceae	20	Celastraceae	13	Mimosaceae	23
11	Anacardiaceae	12	Anacardiaceae	10	Araliaceae	16	Annonaceae	12	Caesalpinaceae	19
12	Caesalpinaceae	10	Bixaceae	9	Annonaceae	15	Anacardiaceae	10	Annonaceae	14
13	Sapindaceae	10	Meliaceae	7	Sapindaceae	15	Meliaceae	10	Salicaceae	14
14	Apocynaceae	7	Celastraceae	5	Celastraceae	8	Moraceae	6	Burseraceae	13
15	Nyctaginaceae	6	Moraceae	4	Moraceae	8	Bixaceae	5	Meliaceae	5
16	Annonaceae	3	Simaroubaceae	3	Mimosaceae	7	Mimosaceae	5	Araliaceae	3
17	Phyllanthaceae	3	Annonaceae	2	Nyctaginaceae	4	Myrtaceae	3	Ximeniaceae	3
18	Meliaceae	2	Euphorbiaceae	2	Simaroubaceae	2	Nyctaginaceae	3	Lamiaceae	2
19	Burseraceae	1	Rhamnaceae	2	Caesalpinaceae	1	Rutaceae	1	Moraceae	1
20	Moraceae	1	Sapotaceae	2	Opiliaceae	1	Sapotaceae	1		
21	Simaroubaceae	1	Chrysobalanaceae	1						
22			Ebenaceae	1						
23			Myrtaceae	1						
24			Nyctaginaceae	1						
25			Urticaceae	1						

Anexo 3. Índice de Valor de importancia del sitio PA en 2019.

Pista de aterrizaje2019									
ESPECIE	AA/7200	AA	AR	FA	FR	DA	DR	IVI300%	IVI100%
Chomelia spinosa	168	233	24,60	17	6,75	1,44	7,88	39,22	13,07
Cordia alliodora	63	88	9,22	16	6,35	1,01	5,54	21,12	7,04
Luehea speciosa	37	51	5,42	12	4,76	1,83	10,04	20,22	6,74
Guazuma ulmifolia	48	67	7,03	11	4,37	1,25	6,84	18,23	6,08
Enterolobium cyclocarpum	11	15	1,61	8	3,17	2,37	12,99	17,77	5,92
Cochlospermum vitifolium	25	35	3,66	10	3,97	1,84	10,08	17,71	5,90
Diphysa americana	24	33	3,51	12	4,76	1,58	8,66	16,94	5,65
Lonchocarpus rugosus	21	29	3,07	7	2,78	1,46	8,00	13,85	4,62
Casearia sylvestris	34	47	4,98	13	5,16	0,24	1,33	11,46	3,82
Cordia panamensis	22	31	3,22	12	4,76	0,31	1,70	9,69	3,23
Semialarium mexicanum	24	33	3,51	7	2,78	0,42	2,33	8,62	2,87
Handroanthus ochraceus	17	24	2,49	12	4,76	0,12	0,64	7,89	2,63
Diospyros salicifolia	22	31	3,22	9	3,57	0,17	0,95	7,74	2,58
Lonchocarpus felipei	15	21	2,20	5	1,98	0,62	3,39	7,57	2,52
Albizia adinocephala	11	15	1,61	9	3,57	0,42	2,30	7,48	2,49
Spondias mombin	8	11	1,17	6	2,38	0,65	3,58	7,13	2,38
Dalbergia retusa	6	8	0,88	5	1,98	0,47	2,57	5,43	1,81
Cordia collococca	13	18	1,90	7	2,78	0,10	0,53	5,21	1,74
Myrospermum frutescens	11	15	1,61	7	2,78	0,13	0,70	5,09	1,70
Bauhinia unguolata	10	14	1,46	7	2,78	0,07	0,40	4,65	1,55
Casearia aculeata	11	15	1,61	3	1,19	0,28	1,52	4,32	1,44
Genipa americana	7	10	1,02	5	1,98	0,11	0,59	3,60	1,20
Thouinidium decandrum	8	11	1,17	3	1,19	0,16	0,88	3,25	1,08
Handroanthus impetiginosum	5	7	0,73	5	1,98	0,09	0,49	3,21	1,07
Tabernaemontana odontadeniiflora	7	10	1,02	3	1,19	0,07	0,38	2,60	0,87
Casearia corymbosa	7	10	1,02	3	1,19	0,06	0,35	2,56	0,85
Piscidia carthagenensis	4	6	0,59	4	1,59	0,06	0,35	2,52	0,84
Pisonia macranthocarpa	6	8	0,88	3	1,19	0,04	0,22	2,29	0,76
Lonchocarpus minimiflorus	3	4	0,44	2	0,79	0,15	0,85	2,08	0,69
Spondias purpurea	4	6	0,59	3	1,19	0,04	0,20	1,98	0,66
Machaerium biovulatum	3	4	0,44	2	0,79	0,13	0,73	1,97	0,66
Crescentia alata	4	6	0,59	3	1,19	0,02	0,13	1,91	0,64
Tabebuia rosea	3	4	0,44	3	1,19	0,02	0,09	1,72	0,57
Albizia niopoides	2	3	0,29	2	0,79	0,11	0,59	1,68	0,56
Sapranthus palanga	3	4	0,44	2	0,79	0,04	0,20	1,43	0,48
Margaritaria nobilis	3	4	0,44	2	0,79	0,03	0,16	1,39	0,46
Allophylus racemosus	2	3	0,29	2	0,79	0,01	0,05	1,13	0,38
Samanea saman	1	1	0,15	1	0,40	0,09	0,51	1,05	0,35
Ficus cf. cotinifolia	1	1	0,15	1	0,40	0,09	0,48	1,03	0,34
Apeiba tibourbou	1	1	0,15	1	0,40	0,07	0,38	0,92	0,31
Cedrela odorata	2	3	0,29	1	0,40	0,03	0,15	0,84	0,28
Randia thurberi	1	1	0,15	1	0,40	0,02	0,09	0,63	0,21
Casearia praecox	1	1	0,15	1	0,40	0,01	0,06	0,60	0,20
Pachira quinata	1	1	0,15	1	0,40	0,01	0,03	0,57	0,19
Acosmium panamense	1	1	0,15	1	0,40	0,01	0,03	0,57	0,19
Bursera simaruba	1	1	0,15	1	0,40	0,00	0,02	0,56	0,19
Simarouba glauca	1	1	0,15	1	0,40	0,00	0,02	0,56	0,19
Total general	683	949	100	252	100	18,22	100	300	100

Anexo 4. Índice de Valor de importancia del sitio DBS en 2019.

Detrás bajo sombra 2019									
ESPECIE	A/7200	AA	AR	FA	FR	DA	DR	IVI300%	IVI100%
Hymenaea courbaril	43	60	8,72	17	6,69	5,63	26,93	42,35	14,12
Calycophyllum candidissimum	81	113	16,43	16	6,30	3,11	14,90	37,63	12,54
Luehea speciosa	52	72	10,55	16	6,30	1,02	4,88	21,73	7,24
Guazuma ulmifolia	24	33	4,87	12	4,72	0,88	4,24	13,83	4,61
Exostema mexicanum	28	39	5,68	6	2,36	1,04	4,99	13,03	4,34
Casearia sylvestris	32	44	6,49	13	5,12	0,20	0,98	12,59	4,20
Bursera simaruba	14	19	2,84	8	3,15	0,70	3,34	9,33	3,11
Cordia panamensis	16	22	3,25	10	3,94	0,21	0,99	8,17	2,72
Cordia collococca	18	25	3,65	8	3,15	0,11	0,53	7,33	2,44
Cochlospermum vitifolium	8	11	1,62	6	2,36	0,58	2,76	6,74	2,25
Lonchocarpus felipei	11	15	2,23	7	2,76	0,33	1,57	6,55	2,18
Pseudosamanea guachapele	4	6	0,81	4	1,57	0,72	3,47	5,86	1,95
Sideroxylon capiri	1	1	0,20	1	0,39	1,07	5,11	5,70	1,90
Chomelia spinosa	11	15	2,23	7	2,76	0,13	0,60	5,59	1,86
Albizia niopoides	10	14	2,03	6	2,36	0,25	1,19	5,59	1,86
Allophylus racemosus	12	17	2,43	6	2,36	0,08	0,38	5,18	1,73
Spondias mombin	5	7	1,01	5	1,97	0,44	2,09	5,07	1,69
Enterolobium cyclocarpum	1	1	0,20	1	0,39	0,81	3,87	4,47	1,49
Cupania guatemalensis	9	13	1,83	5	1,97	0,10	0,46	4,25	1,42
Cordia alliodora	8	11	1,62	4	1,57	0,22	1,04	4,24	1,41
Samanea saman	3	4	0,61	3	1,18	0,50	2,41	4,20	1,40
Handroanthus ochraceus	8	11	1,62	6	2,36	0,04	0,21	4,20	1,40
Ficus cf. cotinifolia	1	1	0,20	1	0,39	0,74	3,52	4,12	1,37
Albizia adinocephala	4	6	0,81	4	1,57	0,34	1,62	4,01	1,34
Genipa americana	5	7	1,01	5	1,97	0,05	0,24	3,23	1,08
Semialarium mexicanum	5	7	1,01	5	1,97	0,03	0,16	3,14	1,05
Casearia corymbosa	5	7	1,01	5	1,97	0,01	0,07	3,05	1,02
Machaerium biovulatum	4	6	0,81	4	1,57	0,11	0,55	2,93	0,98
Casearia aculeata	4	6	0,81	4	1,57	0,05	0,23	2,62	0,87
Pachira quinata	2	3	0,41	2	0,79	0,30	1,41	2,61	0,87
Lonchocarpus rugosus	4	6	0,81	3	1,18	0,12	0,58	2,57	0,86
Trichilia hirta	5	7	1,01	3	1,18	0,07	0,35	2,54	0,85
Astronium graveolens	4	6	0,81	3	1,18	0,11	0,51	2,50	0,83
Pterocarpus michelianus	4	6	0,81	4	1,57	0,02	0,10	2,49	0,83
Handroanthus impetiginosum	4	6	0,81	4	1,57	0,02	0,10	2,48	0,83
Tabebuia rosea	3	4	0,61	3	1,18	0,04	0,18	1,96	0,65
Simarouba glauca	3	4	0,61	3	1,18	0,03	0,13	1,92	0,64
Maclura tinctoria	2	3	0,41	2	0,79	0,12	0,59	1,78	0,59
Annona reticulata	2	3	0,41	2	0,79	0,07	0,36	1,55	0,52
Guettarda macrosperma	2	3	0,41	2	0,79	0,06	0,27	1,47	0,49
Bauhinia unguolata	3	4	0,61	2	0,79	0,01	0,06	1,46	0,49
Karwinskia calderonii	2	3	0,41	2	0,79	0,05	0,25	1,45	0,48
Trichilia americana	2	3	0,41	2	0,79	0,05	0,24	1,43	0,48
Piscidia carthagenensis	2	3	0,41	2	0,79	0,05	0,22	1,42	0,47
Andira inermis	2	3	0,41	2	0,79	0,04	0,17	1,36	0,45
Lonchocarpus acuminatus	2	3	0,41	2	0,79	0,01	0,05	1,24	0,41
Adelia triloba	2	3	0,41	1	0,39	0,06	0,28	1,08	0,36
Myrospermum frutescens	2	3	0,41	1	0,39	0,01	0,06	0,86	0,29
Casearia arguta	1	1	0,20	1	0,39	0,03	0,16	0,76	0,25
Spondias purpurea	1	1	0,20	1	0,39	0,03	0,13	0,72	0,24
Sterculia apetala	1	1	0,20	1	0,39	0,02	0,09	0,68	0,23
Eugenia hiraefolia	1	1	0,20	1	0,39	0,01	0,07	0,67	0,22
Bixa orellana	1	1	0,20	1	0,39	0,01	0,07	0,66	0,22
Trophis racemosa	1	1	0,20	1	0,39	0,01	0,06	0,66	0,22
Casearia praecox	1	1	0,20	1	0,39	0,01	0,05	0,64	0,21
Licania arborea	1	1	0,20	1	0,39	0,01	0,03	0,62	0,21
Pisonia macranthocarpa	1	1	0,20	1	0,39	0,01	0,02	0,62	0,21
Randia monantha	1	1	0,20	1	0,39	0,00	0,02	0,62	0,21
Manilkara chicle	1	1	0,20	1	0,39	0,00	0,02	0,62	0,21
Senna atomaria	1	1	0,20	1	0,39	0,00	0,02	0,61	0,20
Diospyros salicifolia	1	1	0,20	1	0,39	0,00	0,01	0,61	0,20
Cecropia peltata	1	1	0,20	1	0,39	0,00	0,01	0,61	0,20
Total general	493	685	100	254	100	20,89	100	300	100

Anexo 5. Índice de Valor de importancia del sitio LAG en 2019.

LAGUNA 2019									
ESPECIE	A7200	AA	AR	FA	FR	DA	DR	IVI 300%	IVI 100%
Lonchocarpus felipei	79	110	14,60	17	6,61	2,14	10,45	31,67	10,56
Cochlospermum vitifolium	28	39	5,18	14	5,45	2,37	11,57	22,20	7,40
Bursera simaruba	23	32	4,25	9	3,50	2,42	11,80	19,55	6,52
Spondias purpurea	33	46	6,10	13	5,06	0,92	4,50	15,66	5,22
Handroanthus ochraceus	31	43	5,73	14	5,45	0,60	2,93	14,11	4,70
Pterocarpus michelianus	23	32	4,25	8	3,11	1,34	6,51	13,87	4,62
Aralia excelsa	16	22	2,96	6	2,33	1,73	8,43	13,73	4,58
Luehea speciosa	21	29	3,88	10	3,89	0,92	4,49	12,27	4,09
Cordia alliodora	28	39	5,18	9	3,50	0,64	3,12	11,79	3,93
Cordia panamensis	32	44	5,91	10	3,89	0,36	1,74	11,55	3,85
Guazuma ulmifolia	25	35	4,62	9	3,50	0,60	2,91	11,03	3,68
Handroanthus impetiginosum	18	25	3,33	12	4,67	0,58	2,85	10,84	3,61
Trichilia americana	17	24	3,14	9	3,50	0,41	2,01	8,66	2,89
Sterculia apetala	6	8	1,11	6	2,33	0,87	4,23	7,68	2,56
Cedrela odorata	2	3	0,37	2	0,78	1,17	5,72	6,87	2,29
Chomelia spinosa	12	17	2,22	9	3,50	0,09	0,45	6,17	2,06
Sapranthus palanga	14	19	2,59	7	2,72	0,09	0,41	5,73	1,91
Lonchocarpus minimiflorus	12	17	2,22	5	1,95	0,22	1,06	5,22	1,74
Allophylus racemosus	10	14	1,85	8	3,11	0,05	0,24	5,20	1,73
Spondias mombin	6	8	1,11	4	1,56	0,47	2,28	4,95	1,65
Calycophyllum candidissimum	8	11	1,48	5	1,95	0,27	1,33	4,75	1,58
Casearia sylvestris	8	11	1,48	6	2,33	0,10	0,48	4,30	1,43
Semialarium mexicanum	8	11	1,48	6	2,33	0,08	0,37	4,18	1,39
Myrospermum frutescens	7	10	1,29	5	1,95	0,04	0,21	3,45	1,15
Ficus cf. cotinifolia	6	8	1,11	2	0,78	0,27	1,29	3,18	1,06
Albizia niopoides	4	6	0,74	3	1,17	0,24	1,17	3,07	1,02
Genipa americana	5	7	0,92	4	1,56	0,04	0,21	2,69	0,90
Casearia corymbosa	5	7	0,92	4	1,56	0,02	0,10	2,58	0,86
Luehea candida	2	3	0,37	2	0,78	0,28	1,39	2,54	0,85
Piscidia carthagenensis	4	6	0,74	4	1,56	0,05	0,23	2,53	0,84
Lonchocarpus rugosus	3	4	0,55	2	0,78	0,23	1,10	2,44	0,81
Casearia aculeata	3	4	0,55	3	1,17	0,09	0,42	2,14	0,71
Casearia arguta	4	6	0,74	3	1,17	0,04	0,19	2,10	0,70
Cordia collococca	4	6	0,74	3	1,17	0,02	0,12	2,02	0,67
Thouinidium decandrum	5	7	0,92	2	0,78	0,03	0,12	1,82	0,61
Pisonia macranthocarpa	4	6	0,74	2	0,78	0,03	0,16	1,68	0,56
Crescentia alata	4	6	0,74	1	0,39	0,06	0,31	1,43	0,48
Simarouba glauca	2	3	0,37	2	0,78	0,06	0,28	1,43	0,48
Dalbergia retusa	1	1	0,18	1	0,39	0,16	0,78	1,36	0,45
Maclura tinctoria	1	1	0,18	1	0,39	0,14	0,66	1,23	0,41
Trichilia trifolia	3	4	0,55	1	0,39	0,03	0,15	1,09	0,36
Samanea saman	1	1	0,18	1	0,39	0,09	0,45	1,03	0,34
Albizia adinocephala	1	1	0,18	1	0,39	0,08	0,38	0,96	0,32
Bauhinia unguolata	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,06	0,63	0,21
Platymiscium parviflorum	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,05	0,62	0,21
Guettarda macrosperma	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,04	0,62	0,21
Annona purpurea	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,04	0,61	0,20
Trichilia martiana	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,04	0,61	0,20
Ceiba pentandra	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,04	0,61	0,20
Agonandra macrocarpa	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,03	0,60	0,20
Diphysa americana	1	1	0,18	1	0,39	0,01	0,03	0,60	0,20
Casearia corymbosa	1	1	0,18	1	0,39	0,00	0,01	0,59	0,20
Vachellia collinsii	1	1	0,18	1	0,39	0,00	0,01	0,59	0,20
Trichilia hirta	1	1	0,18	1	0,39	0,00	0,01	0,59	0,20
Randia thurberi	1	1	0,18	1	0,39	0,00	0,01	0,59	0,20
Total general	541	751	100	257	100	20,52	100	300	100

Anexo 6. Índice de Valor de importancia del sitio BS en 2019.

BAJO SOMBRA 2019									
ESPECIE	A/7200	AA	AR	FA	FR	DA	DR	IVI 300%	IVI 100%
Luehea speciosa	125	174	21,66	17	7,11	3,47	21,03	49,81	16,60
Hymenaea courbaril	13	18	2,25	8	3,35	2,74	16,60	22,20	7,40
Cordia panamensis	53	74	9,19	16	6,69	0,90	5,45	21,33	7,11
Chomelia spinosa	46	64	7,97	12	5,02	0,63	3,79	16,79	5,60
Bursera simaruba	24	33	4,16	8	3,35	1,16	7,04	14,55	4,85
Handroanthus ochraceus	29	40	5,03	15	6,28	0,50	3,01	14,31	4,77
Casearia sylvestris	41	57	7,11	10	4,18	0,20	1,21	12,50	4,17
Guazuma ulmifolia	25	35	4,33	10	4,18	0,50	3,05	11,57	3,86
Cordia alliodora	17	24	2,95	8	3,35	0,44	2,69	8,98	2,99
Spondias mombin	6	8	1,04	6	2,51	0,79	4,81	8,36	2,79
Sterculia apetala	2	3	0,35	2	0,84	1,09	6,63	7,81	2,60
Piscidia carthagenensis	12	17	2,08	10	4,18	0,16	1,00	7,26	2,42
Calycophyllum candidissimum	19	26	3,29	7	2,93	0,16	0,98	7,20	2,40
Semialarium mexicanum	13	18	2,25	8	3,35	0,09	0,56	6,16	2,05
Bauhinia unguolata	16	22	2,77	5	2,09	0,11	0,69	5,55	1,85
Albizia niopoides	5	7	0,87	3	1,26	0,53	3,21	5,33	1,78
Lonchocarpus rugosus	8	11	1,39	4	1,67	0,36	2,15	5,21	1,74
Cupania guatemalensis	13	18	2,25	6	2,51	0,07	0,41	5,18	1,73
Machaerium biovulatum	9	13	1,56	6	2,51	0,18	1,07	5,14	1,71
Astronium graveolens	4	6	0,69	3	1,26	0,50	3,00	4,95	1,65
Cordia collococca	8	11	1,39	7	2,93	0,06	0,34	4,66	1,55
Cochlospermum vitifolium	5	7	0,87	4	1,67	0,26	1,59	4,13	1,38
Sapranthus palanga	7	10	1,21	5	2,09	0,04	0,24	3,54	1,18
Lonchocarpus felipei	5	7	0,87	4	1,67	0,16	0,94	3,48	1,16
Genipa americana	7	10	1,21	4	1,67	0,09	0,53	3,42	1,14
Diphysa americana	3	4	0,52	2	0,84	0,30	1,83	3,18	1,06
Myrospermum frutescens	4	6	0,69	4	1,67	0,11	0,69	3,05	1,02
Trophis racemosa	5	7	0,87	3	1,26	0,12	0,70	2,82	0,94
Pterocarpus michelianus	5	7	0,87	4	1,67	0,04	0,23	2,77	0,92
Annona reticulata	5	7	0,87	3	1,26	0,09	0,53	2,66	0,89
Handroanthus impetiginosum	4	6	0,69	4	1,67	0,04	0,25	2,62	0,87
Trichilia hirta	4	6	0,69	4	1,67	0,04	0,25	2,61	0,87
Guettarda macrosperma	4	6	0,69	3	1,26	0,10	0,60	2,55	0,85
Casearia aculeata	5	7	0,87	3	1,26	0,04	0,22	2,34	0,78
Eugenia salamensis	3	4	0,52	3	1,26	0,07	0,45	2,23	0,74
Pisonia macranthocarpa	3	4	0,52	3	1,26	0,05	0,29	2,07	0,69
Trichilia americana	5	7	0,87	1	0,42	0,07	0,40	1,69	0,56
Xylosma intermedium	2	3	0,35	2	0,84	0,02	0,10	1,29	0,43
Allophylus racemosus	2	3	0,35	2	0,84	0,02	0,10	1,28	0,43
Lonchocarpus minimiflorus	2	3	0,35	2	0,84	0,01	0,07	1,25	0,42
Acosmium panamense	1	1	0,17	1	0,42	0,07	0,43	1,02	0,34
Dalbergia retusa	1	1	0,17	1	0,42	0,07	0,42	1,02	0,34
Cedrela odorata	1	1	0,17	1	0,42	0,04	0,24	0,84	0,28
Casearia arguta	2	3	0,35	1	0,42	0,01	0,05	0,82	0,27
Zanthoxylum ekmanii	1	1	0,17	1	0,42	0,00	0,03	0,62	0,21
Pouteria reticulata	1	1	0,17	1	0,42	0,00	0,03	0,62	0,21
Casearia corymbosa	1	1	0,17	1	0,42	0,00	0,02	0,62	0,21
Alibertia edulis	1	1	0,17	1	0,42	0,00	0,02	0,61	0,20
Total general	578	801	100	239	100	16,48	100	300	100

Anexo 7. Índice de Valor de importancia del sitio LAG en 2019

SARAVIA 2019									
ESPECIE	A/7200	AA	AR	FA	FR	DA	DR	IVI 300%	IVI 100%
Cochlospermum vitifolium	26	36	4,86	15	5,64	2,72	15,81	26,31	8,77
Handroanthus ochraceus	55	76	10,28	17	6,39	1,26	7,35	24,02	8,01
Lonchocarpus felipei	52	72	9,72	14	5,26	0,89	5,18	20,16	6,72
Spondias mombin	18	25	3,36	11	4,14	1,71	9,93	17,43	5,81
Luehea speciosa	23	32	4,30	10	3,76	1,55	9,02	17,08	5,69
Bursera simaruba	13	18	2,43	8	3,01	1,71	9,94	15,38	5,13
Handroanthus impetiginosum	24	33	4,49	12	4,51	0,79	4,61	13,61	4,54
Allophylus racemosus	40	56	7,48	11	4,14	0,25	1,48	13,09	4,36
Spondias purpurea	18	25	3,36	9	3,38	0,68	3,96	10,71	3,57
Chomelia spinosa	19	26	3,55	12	4,51	0,32	1,89	9,95	3,32
Cordia panamensis	23	32	4,30	10	3,76	0,32	1,86	9,92	3,31
Semialarium mexicanum	26	36	4,86	9	3,38	0,16	0,92	9,16	3,05
Albizia niopoides	16	22	2,99	9	3,38	0,45	2,61	8,98	2,99
Cordia alliodora	14	19	2,62	8	3,01	0,32	1,89	7,52	2,51
Guazuma ulmifolia	10	14	1,87	8	3,01	0,34	1,99	6,87	2,29
Bauhinia unguolata	19	26	3,55	6	2,26	0,10	0,58	6,39	2,13
Piscidia carthagenensis	15	21	2,80	6	2,26	0,16	0,94	6,00	2,00
Sapranthus palanga	11	15	2,06	6	2,26	0,05	0,31	4,62	1,54
Calycophyllum candidissimum	6	8	1,12	6	2,26	0,20	1,17	4,55	1,52
Pterocarpus michelianus	8	11	1,50	5	1,88	0,11	0,63	4,01	1,34
Lonchocarpus rugosus	6	8	1,12	5	1,88	0,15	0,90	3,90	1,30
Machaerium biovulatum	8	11	1,50	3	1,13	0,22	1,27	3,89	1,30
Genipa americana	5	7	0,93	5	1,88	0,13	0,75	3,57	1,19
Pachira quinata	1	1	0,19	1	0,38	0,46	2,67	3,24	1,08
Aralia excelsa	3	4	0,56	3	1,13	0,26	1,51	3,20	1,07
Myrospermum frutescens	6	8	1,12	5	1,88	0,02	0,14	3,14	1,05
Acosmium panamense	2	3	0,37	2	0,75	0,33	1,93	3,06	1,02
Dalbergia retusa	7	10	1,31	3	1,13	0,06	0,33	2,77	0,92
Vachellia collinsii	6	8	1,12	4	1,50	0,02	0,14	2,77	0,92
Trichilia americana	5	7	0,93	3	1,13	0,08	0,46	2,52	0,84
Casearia sylvestris	4	6	0,75	3	1,13	0,10	0,61	2,49	0,83
Thouinidium decandrum	5	7	0,93	3	1,13	0,04	0,23	2,30	0,77
Cordia gerascanthus	3	4	0,56	2	0,75	0,10	0,61	1,92	0,64
Cordia collococca	3	4	0,56	3	1,13	0,03	0,17	1,86	0,62
Platymiscium parviflorum	4	6	0,75	2	0,75	0,03	0,20	1,70	0,57
Annona reticulata	2	3	0,37	2	0,75	0,10	0,56	1,68	0,56
Anacardium excelsum	1	1	0,19	1	0,38	0,17	0,97	1,53	0,51
Casearia arguta	3	4	0,56	2	0,75	0,03	0,20	1,51	0,50
Casearia corymbosa	2	3	0,37	2	0,75	0,05	0,31	1,44	0,48
Ximenia americana	3	4	0,56	1	0,38	0,08	0,45	1,39	0,46
Maclura tinctoria	1	1	0,19	1	0,38	0,13	0,78	1,34	0,45
Gmelina arborea	2	3	0,37	1	0,38	0,09	0,52	1,27	0,42
Xylosma intermedium	2	3	0,37	2	0,75	0,01	0,08	1,20	0,40
Lonchocarpus minimiflorus	2	3	0,37	2	0,75	0,01	0,04	1,17	0,39
Astronium graveolens	2	3	0,37	2	0,75	0,01	0,04	1,17	0,39
Casearia praecox	2	3	0,37	2	0,75	0,01	0,04	1,16	0,39
Casearia aculeata	1	1	0,19	1	0,38	0,10	0,59	1,15	0,38
Sterculia apetala	1	1	0,19	1	0,38	0,10	0,55	1,12	0,37
Tabebuia rosea	1	1	0,19	1	0,38	0,07	0,39	0,96	0,32
Godmania aesculifolia	1	1	0,19	1	0,38	0,03	0,16	0,73	0,24
Annona purpurea	1	1	0,19	1	0,38	0,02	0,14	0,70	0,23
Pseudosamanea guachapele	1	1	0,19	1	0,38	0,02	0,09	0,66	0,22
Diphysa americana	1	1	0,19	1	0,38	0,01	0,03	0,59	0,20
Erythrina berteroa	1	1	0,19	1	0,38	0,01	0,03	0,59	0,20
Pithecelonium lanceolathus	1	1	0,19	1	0,38	0,00	0,02	0,58	0,19
Total general	535	743	100	266	100	17,18	100	300	100

Anexo 8. Mediana del Incremento Medio Anual IMA para las 20 especies más representativas en términos comerciales maderables y de obtención de biomasa.

ESPECIE	USO	IMA (mm)	N	MIN	MAX
<i>Astronium graveolens</i>	Maderable	3,2	6	1,9	4,4
<i>Cedrela odorata</i>	Maderable	3,0	3	0,1	3,4
<i>Cordia alliodora</i>	Maderable	2,0	130	0,1	10,8
<i>Dalbergia retusa</i>	Maderable	0,9	16	0,3	5,8
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Maderable	5,9	16	0,3	10,7
<i>Handroanthus impetiginosum</i>	Maderable	3,0	51	0,4	16,7
<i>Handroanthus ochraceus</i>	Maderable	2,0	107	0,1	7,3
<i>Hymenaea courbaril</i>	Maderable	1,7	57	0,1	7,4
<i>Maclura tinctoria</i>	Maderable	5,0	5	3,1	5,8
<i>Samanea saman</i>	Maderable	1,9	5	0,5	6,1
<i>Allophylus racemosus</i>	Biomasa	1,9	44	0,3	6,5
<i>Bauhinia unguolata</i>	Biomasa	1,8	40	0,1	4,8
<i>Bursera simaruba</i>	Biomasa	6,0	61	0,6	17,9
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Biomasa	3,3	128	0,1	13,8
<i>Chomelia spinosa</i>	Biomasa	1,3	304	0,1	14,4
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Biomasa	4,1	96	0,1	23,3
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Biomasa	0,9	131	0,1	13,4
<i>Lonchocarpus felipei</i>	Biomasa	2,6	143	0,1	11,1
<i>Spondias purpurea</i>	Biomasa	1,7	67	0,1	17,1
<i>Casearia sylvestris</i>	Biomasa	1,3	93	0,1	4,6