



HAL
open science

Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica

Leslie Morrison, Eliott Maurent, Bryan Finegan, Diego Delgado-Rodríguez,
Fernando Casanoves, Marie-Ange Ngo Bieng

► **To cite this version:**

Leslie Morrison, Eliott Maurent, Bryan Finegan, Diego Delgado-Rodríguez, Fernando Casanoves, et al.. Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica. CATIE, 437, 40 p., 2022, Serie técnica. Informe técnico / CATIE, 978-9977-57-769-2. <hal-05179836>

HAL Id: hal-05179836

<https://hal.science/hal-05179836v1>

Submitted on 23 Jul 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Copyright - All rights reserved



PROGRAMA
DE INVESTIGACIÓN SOBRE
Bosques, Árboles y
Agroforestería



Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica

Leslie Morrison
Eliott Maurent
Bryan Finegan
Diego Delgado-Rodríguez
Fernando Casanoves
Marie Ange Ngo Bieng

Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica

Leslie Morrison
Eliott Maurent
Bryan Finegan
Diego Delgado-Rodríguez
Fernando Casanoves
Marie Ange Ngo Bieng

Centro Agronómico Tropical de Investigación y
Enseñanza, (CATIE)
Turrialba, Costa Rica, 2022.

CATIE no asume la responsabilidad por las opiniones y afirmaciones expresadas por los autores en las páginas de este documento. Las ideas de los autores no reflejan, necesariamente, el punto de vista de la institución. Se autoriza la reproducción parcial o total de la información contenida en este documento, siempre y cuando se cite la fuente.

© Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, 2022

ISBN 978-9977-57-769-2

333.75

R311 Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica/ Leslie Morrison ... [et al.]
– 1ª ed. – Turrialba, Costa Rica : CATIE, 2022.
40 p. : il. – (Serie técnica. Informe técnico / CATIE ; no. 437)

ISBN 978-9977-57-769-2

1. Recursos forestales 2. Biodiversidad forestal 3. Biosistemática 4. Bosques
I. Maurent, Elliott II. Finegan, Bryan III. Delgado-Rodríguez, Diego IV. Casanoves,
Fernando V. Ngo Bieng, Marie Ange VI CATIE VII. Título VIII. Serie.

Citación sugerida:

Morrison, L; Maurent, E; Finegan, B; Delgado-Rodríguez, D; Casanoves, F; Ngo Bieng, MA. 2022. Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica. (en línea). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 40 p. (Serie técnica. Informe técnico / CATIE, no. 437).

Créditos de la publicación

Revisores

Adriana Aguilar, coordinadora del inventario forestal nacional, Costa Rica, (SINAC)
Nelson Zamora, especialista en taxonomía y sistemática de plantas tropicales

Edición y diseño

Tecnología de Información y Comunicación, CATIE

Contenido

Importancia de la biodiversidad y de su conservación a nivel del paisaje	6
Metodología	9
Área de estudio	10
Tratamiento de los datos.....	15
Cálculos de diversidad taxonómica	16
Cálculos estadísticos.....	17
Resultados	17
Trayectorias de la diversidad en términos de riqueza de especies	19
Comparación de trayectorias de diversidad en términos de riqueza de especies entre bosques primarios, primarios aprovechados y secundarios.....	22
Comparación de las trayectorias de diversidad estimadas con el índice de Simpson entre los diferentes tipos de bosques.....	23
Comparación estadística de las trayectorias de diversidad estimadas con el índice de Simpson entre los diferentes tipos de bosques: primarios, aprovechados y secundarios.	27
Discusión	28
Riqueza de especies en diferentes tipos de bosques	28
Índice de diversidad de Simpson entre los diferentes tipos de bosque.....	32
Conclusiones	34
Agradecimientos	34
Bibliografía	35
Anexos	38
Anexo 1.	38
Anexo 2.	39

Recuperación de la biodiversidad en bosques neotropicales primarios y perturbados de Costa Rica

Leslie Morrison¹, Elliott Maurent^{1,2}, Bryan Finegan¹, Diego Delgado-Rodríguez²,
Fernando Casanoves¹, Marie Ange Ngo Bieng^{1,2}

¹ CATIE, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba 30501, Costa Rica.

² CIRAD, Université de Montpellier, UR Forêts & Sociétés, Montpellier, 34398, France

Importancia de la biodiversidad y de su conservación a nivel del paisaje

Durante la décima reunión de la Conferencia de las Partes de la Convención de la Diversidad Biológica (CBD por sus siglas en inglés) 2010, realizado en Nagoya, Japón se adoptó el "Plan Estratégico para Biodiversidad" para el periodo 2011 – 2020, con la visión de un mundo que "viviera en armonía con la naturaleza". El plan contó con cinco metas estratégicas que incluyeron 20 objetivos entre los que se encontró que: "para el 2020, áreas con agricultura, acuicultura, y forestería serían manejadas de manera sostenible asegurando la conservación de la biodiversidad". Sin embargo, la quinta edición del informe de Global Biodiversity Outlook (GBO) (perspectivas mundiales de la biodiversidad), publicado en septiembre de 2020, revela que "la biodiversidad está declinando a un ritmo sin precedentes y las presiones que impulsan este declive se están intensificando" (Srinivas 2020).

Las constantes presiones antropogénicas que han llevado a la pérdida y degradación de hábitats han evidenciado la necesidad de apostar por un manejo más integrado a nivel de paisaje, que no se enfoque solo en la protección de grandes áreas de bosque primario, sino en la creación de áreas con tierras productivas que coexistan con bosques naturales y donde la biodiversidad sea conservada a través de la promoción de prácticas agrícolas sostenibles y no degradantes. Esto incluye también bosques con potencial de aprovechamiento y bosques secundarios que crecen a partir de tierras agrícolas abandonadas (Melo *et al.* 2013). Esta "matriz" de usos diversos de suelo podrá jugar un rol fundamental en la persistencia de la biodiversidad mientras integre acciones de conservar, promover y conectar: conserve in situ, promueva la dispersión de especies y conecte áreas de conservación y hábitats remanentes (Kremen y Merenlender 2018). Sin embargo, investigaciones a gran escala han evidenciado que la persistencia de la biodiversidad en paisajes alterados puede ser altamente variable y dependerá del contexto de las perturbaciones (Smith *et al.* 2011, Melo *et al.* 2013, Kremen y Merenlender 2018).

La pérdida de la biodiversidad impulsada por el ser humano puede disminuir substancialmente los servicios ecosistémicos (provistos por una diversa gama de organismos), ya que, por lo general, la disminución de especies altera los *pools* (conjunto y diversidad de especies) y flujos de materia y energía en la naturaleza comprometiendo la funcionalidad ecosistémica (Isbell *et al.* 2017, Kremen y Merenlender 2018). Por lo tanto, la funcionalidad ecosistémica, promovida por la biodiversidad, se vería comprometida y a su vez afectaría la provisión de una amplia gama de servicios ecosistémicos: como la provisión de alimento, la regulación del clima, el control de plagas, la polinización, etc. (Cardinale *et al.* 2012, Mori *et al.* 2017).

Nuestro estudio está enfocado en los bosques tropicales, donde la necesidad de conservar la biodiversidad en sistemas forestales modificados por el hombre es especialmente urgente (Ngo Bieng *et al.* 2021). Los bosques tropicales son considerados como *hotspots* de biodiversidad y de almacenamiento de carbono: acogen cerca del 50% de las especies descritas, albergan 96% de las 45,000 especies de árboles estimadas a nivel mundial, representan una cuarta parte del almacenamiento mundial de carbono y un tercio de su productividad (Wright 2005, Poorter *et al.* 2017). Varios estudios han reportado que la biodiversidad de estos bosques y su conservación estarían ligados a la permanencia de su funcionalidad (productividad, descomposición, ciclo de nutrientes, etc.), que estaría determinada por sus atributos taxonómicos (especies que los conforman), atributos estructurales y por los efectos de impulsores ambientales (Wright 2005, Poorter *et al.* 2017, Mori *et al.* 2017).

Los bosques tropicales son igualmente ecosistemas cruciales en la regulación del clima y en la mitigación del cambio climático. Estos ecosistemas proveen una variedad de servicios ecosistémicos de los que dependen entre 1,2 y 1,5 billones de personas (madera, alimento, medicina, etc.) (Lewis *et al.* 2015). Adicionalmente, los bosques tropicales influyen en la formación de nubes que reducen la temperatura superficial y la radiación que llega a la superficie terrestre (Bala *et al.* 2007, Bonan 2008). Esta multiplicidad de funciones y servicios que ofrecen estos ecosistemas, está fuertemente ligada con la diversidad y composición de las especies que los habitan (Lewis *et al.* 2015). Por lo tanto, a nivel de paisaje la pérdida y degradación de bosques tropicales conllevan consecuencias negativas para la biodiversidad, pero además para la regulación del clima y el bienestar de poblaciones urbanas y rurales (Brancalion *et al.* 2019). Por esto, la protección de bosques tropicales se ha convertido en un pilar fundamental para muchas estrategias nacionales e internacionales para la conservación de la biodiversidad (Barlow *et al.* 2016).

La región de Latinoamérica y el Caribe tienen la superficie más extensa de bosque tropical del mundo, así como la mayor concentración de biodiversidad, una gran proporción de las reservas de carbono y extensas áreas protegidas (Mitchell *et al.* 2012). Solo la región de Centroamérica constituye menos del 2% de la superficie terrestre y alberga 12% de las especies conocidas del mundo (Holland 2012). Muchos estudios han documentado la extensiva deforestación y degradación de bosques en la región de América Latina y el Caribe, situación que ha afectado directamente la biodiversidad y la funcionalidad ecosistémica. En su estudio, Mitchell *et al.* (2012) reportaron que entre 2001 y 2010 la región presentó una deforestación extensiva (541,835 km²) que se dio particularmente en bosques húmedos, bosques secos y biomas de sabanas en Sudamérica y en bosques de Guatemala (3019 km²) y Nicaragua (7961 km²) en Centroamérica (Mitchell *et al.* 2012, Delgado *et al.* 2018).

Desde los años 50s la deforestación ha dejado fragmentos de bosques dispersos en Centro y Sudamérica, que son importantes para la conservación de la biodiversidad florística (Sesnie *et al.* 2009). Aproximadamente la mitad de los bosques de dosel cerrado han sido removidos y convertidos a otros usos de suelo (Wright 2005). Perturbaciones como la deforestación y degradación de bosques tropicales han dado paso a la conformación de diferentes condiciones o tipos de bosques: primarios (sin intervención humana reciente), aprovechados y secundarios. Estas perturbaciones varían por región, a diferentes escalas temporales, espaciales y biológicas afectando y cambiando la biodiversidad, por lo que surge la necesidad de evaluar cómo los diferentes tipos de bosque participan en el potencial actual y futuro de la biodiversidad a nivel paisaje.

Los bosques tropicales primarios se caracterizan por albergar dos tercios de la biodiversidad terrestre y proveen beneficios locales, regionales y globales al ser humano a través de la provisión de bienes económicos y servicios ecosistémicos (Gardner *et al.* 2009). Esta multiplicidad de funciones y servicios que proveen estos ecosistemas están estrechamente ligados a la diversidad de especies que residen en ellos (Lewis *et al.* 2015).

El aprovechamiento selectivo en bosques de producción se ha considerado como un impulsor de perturbación permanente de los bosques tropicales. Lo que queda después de un aprovechamiento convencional o una tala mecanizada, es un bosque fuertemente perturbado, diseccionado por caminos de extracción y pistas de arrastre, cuyo suelo es compactado por la maquinaria pesada impidiendo la regeneración forestal y la productividad a largo plazo (Edwards *et al.* 2014), lo que afecta directamente la recuperación de la biodiversidad vegetal. Sin embargo, el manejo forestal sostenible puede generar beneficios potenciales para la recuperación de la biodiversidad de estos bosques a través del aprovechamiento de impacto reducido (Cerullo y Edwards 2019). Se ha evidenciado que la regeneración del bosque aprovechado de manera sostenible, mantiene altos valores de conservación de la biodiversidad, la mayoría de los procesos ecológicos, así como la funcionalidad y los servicios ecosistémicos, incluso más que fragmentos de bosques primarios aislados en el paisaje (Edwards *et al.* 2014).

Por otro lado, los bosques secundarios, entendidos como la vegetación leñosa que crece después de la remoción completa de la cobertura forestal para uso agrícola u otras actividades (Guariguata y Ostertag 2001; Poorter *et al.* 2017;), pueden implicar cambios en la estructura del bosque en comparación con el bosque original, ya que la biomasa se recupera más rápido que la composición de las especies. Según Letcher y Chazdon (2009) el bosque que crece después de una perturbación muchas veces es cualitativa y cuantitativamente diferente a la vegetación del bosque original. Diversos estudios (Finegan 1996, Guariguata y Kattan 2002 en Delgado *et al.* 2018) en Costa Rica evidencian valores de riqueza de especies de bosques tropicales secundarios de tierras bajas húmedas y muy húmedas del neotrópico, que pueden rápidamente igualar la de los bosques primarios, aunque las velocidades de incremento de especies en el tiempo pueden variar significativamente. Sin embargo, la composición florística es un atributo que parece no recuperarse rápidamente, por lo que se encuentran bosques secundarios de hasta 100 años que tienen una composición de especies muy distinta a la de los bosques primarios (Delgado *et al.* 2018).

Comprender y evaluar el potencial de diversidad de estos diferentes bosques tropicales es fundamental para reducir la pérdida de diversidad biológica en los paisajes tropicales, y preservar los servicios ecosistémicos que proporcionan. Un creciente número de estudios, tanto sobre bosques aprovechados como sobre bosques secundarios, muestran la capacidad de estos bosques para recuperar gradualmente su diversidad después de una perturbación, aunque la recuperación de la composición es incierta y puede requerir más tiempo (Derroire *et al.* 2016, Rozendaal *et al.* 2019). Se destacan también una gran variedad de trayectorias y velocidades de recuperación de la biodiversidad relacionados a diversos factores como la intensidad y el tipo de perturbación, el estado de madurez de las parcelas y las variables ambientales (clima, suelo, topografía).

La presente investigación tiene la meta de contribuir en la necesidad de conocimiento sobre las trayectorias de recuperación de la biodiversidad y su variabilidad en bosques perturbados (específicamente aprovechados y secundarios). El objetivo de este estudio es el de evaluar las trayectorias de

recuperación de la diversidad vegetal en parcelas permanentes de monitoreo, establecidas en bosques tropicales primarios, aprovechados y secundarios. Nuestras hipótesis de investigación fueron:

H1. La biodiversidad de bosques que hayan sido aprovechados se ve negativamente impactada por la perturbación; esto implicará que bosques primarios (sin perturbación humana reciente) tendrán mejores índices de biodiversidad que bosques que hayan sido perturbados.

H2. La recuperación de la biodiversidad en bosques perturbados dependerá de la intensidad de esta perturbación. Se esperaría que bosques aprovechados recuperen su riqueza y diversidad inicial más rápidamente que los bosques secundarios (Yguel *et al.* 2019, Rozendaal *et al.* 2019).

Para alcanzar nuestro objetivo de investigación y comprobar nuestras hipótesis comparamos las trayectorias de diversidad de especies arbóreas de bosques perturbados (aprovechados y secundarios) con las de bosques primarios. Estas comparaciones permitieron evaluar el potencial de recuperación de su biodiversidad y su potencial de conservación en paisajes tropicales con presión antropogénica.

Esta investigación se realizó en Costa Rica, que presenta una oportunidad clave para estudiar la recuperación de la biodiversidad en bosques tropicales ya que en el país existen bosques bajo diferente grado de perturbación, lo que permite una comparación a escala local o de sitio. Este contexto se ha dado ya que entre los años 1987 y 2014, la cobertura forestal del país alcanzó 52% de la superficie, con un incremento de más de 1628 km² de ganancia neta de vegetación leñosa a través de la sucesión secundaria (Delgado *et al.* 2018). Adicionalmente, el manejo de bosques naturales en el país ha sido regulado desde el establecimiento de la Ley Forestal No. 7575 en 1996, que prohíbe la conversión del suelo de bosque a no bosque (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015). El enfoque de la política forestal se ha orientado mayormente hacia favorecer la protección de los bosques primarios para el sector del ecoturismo: alrededor del 50% de la superficie forestal del país se encuentra en áreas protegidas (FAO 2016).

El análisis de las trayectorias de recuperación de la diversidad vegetal en parcelas permanentes de monitoreo, establecidas en bosques tropicales primarios, aprovechados y secundarios nos permitirá analizar cómo cada tipo de bosque aporta a la conservación y persistencia de la biodiversidad a nivel de paisaje y considerar los posibles factores externos e internos que podrían influir en la recuperación de la biodiversidad. Se espera que los resultados de este estudio puedan incidir en políticas públicas que decidan y recomienden acciones sobre el manejo de estos ecosistemas que permitan promover paisajes productivos con biodiversidad de alta calidad.

Metodología

Entre 1950 y 1990 Costa Rica atravesó por un fuerte proceso de deforestación que alcanzó su clímax en los años 80's. La deforestación fue causada principalmente por el cambio de uso de suelo y la consiguiente conversión a usos agrícolas o a pasturas. La tala convencional fue también un importante factor de degradación por la apertura de bosques primarios que conlleva a la deforestación. Sin embargo, en el periodo 2001 – 2010 los bosques del país se regeneraron dando lugar a bosques nuevos o secundarios (Delgado *et al.* 2018). Gracias a esta recuperación vegetal y a las leyes de protección de bosques que rigen en Costa Rica, la cobertura forestal representa el 52,4% en términos de área dentro de una matriz heterogénea de usos de suelo.

Costa Rica es uno de los 20 países del mundo con más riqueza de especies, por lo que es considerada como un hotspot de biodiversidad (Myers *et al.* 2000). Los sistemas montañosos dividen al territorio nacional en cinco regiones climáticas definidas, dos en la vertiente del Caribe o Atlántico, y tres en la vertiente Pacífica. Al mismo tiempo, Costa Rica está dividida en 12 zonas de vida o formaciones vegetales y 12 zonas de transición, con base en factores ambientales como humedad, precipitación y temperatura (Quesada 2007).

Los bosques en Costa Rica están clasificados como bosques secundarios, maduros, deciduos, manglares, bosques de palmas, plantaciones forestales y páramos (SINAC 2015). Los bosques maduros se encuentran ubicados al interior de las 169 áreas protegidas que existen en el país y en áreas relativamente inaccesibles (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2003). Los bosques secundarios representan el 36% de la cobertura forestal de Costa Rica y actualmente representan la mayor parte del área forestal recuperada en los últimos 40 años (SINAC 2015). El país presenta una matriz diversa de diferentes usos de suelo entre los que se combinan cultivos, bosques (primarios, secundarios y de aprovechamiento), potreros, barbechos, etc.

Área de estudio

Sitio Corinto

Corinto se encuentra ubicado dentro de la finca Los Laureles en el cantón de Pococí, provincia de Limón, al norte y pie de monte de la Cordillera Volcánica Central. Su topografía incluye áreas planas, así como pendientes de hasta 45°. Se caracteriza por suelos inceptisoles de origen volcánico, ácidos, con alto contenido de aluminio y baja saturación de bases y texturas entre franco arcillosas y franco arenosas (Finegan *et al.* 2015). El sitio se encuentra ubicado dentro de la zona de vida bosque tropical húmedo (bmh-T) de Holdridge. La finca tiene una extensión de 261 ha que en su mayoría presenta un bosque tropical primario (150 ha); 30 ha están destinadas a la explotación de madera. Una zona de pasturas bordea la esquina sudeste del sitio, mientras que la parte sudoeste se encuentra a menos de 10 km del Parque Nacional Braulio Carrillo.

Bosque primario aprovechado

En el sitio Corinto se han establecido nueve parcelas de 1 ha: tres parcelas de 100 x 100 m se establecieron en bosque primario y seis parcelas en el bosque aprovechado (Finegan y Camacho 1999). Las parcelas de control se sitúan en los alrededores del bosque de 30 ha, utilizado para aprovechamiento y están separadas al menos por 40 m.

Para monitorear la dinámica del bosque fueron medidos todos los árboles con diámetro ≥ 10 cm, siguiendo el protocolo de medición descrito en Finegan y Camacho (1999). En su mayoría, los árboles fueron medidos a una altura de 130 cm del nivel del suelo. Los árboles que alcanzaban los 10 cm de diámetro en mediciones subsecuentes eran considerados como reclutas por lo que su diámetro era medido y su condición evaluada.

El aprovechamiento del bosque empezó en julio de 1992 y fue seguido de un tratamiento silvicultural de raleo en solo 3 ha en 1996. La identificación de las especies arbóreas comenzó en 1993, por lo que no se tienen datos para evaluar la dinámica de biodiversidad vegetal previa al aprovechamiento del bosque. Un promedio de 4,6 individuos/ha fue aprovechado en cada parcela, con un volumen medio

de extracción de 14,6 m³/ha (Eguiguren Velepucha 2013). El aprovechamiento del bosque se dio con dos tratamientos diferentes:

- El aprovechamiento que consistió en la cosecha de árboles sin una intervención subsecuente, en adelante BPA-C.
- Aprovechamiento más liberación y refinamiento, en adelante BPA-L/R-C que consistió en el anillado de especies no comerciales con DAP \geq 40 cm exceptuando los identificados como especies con importancia ecológica y el anillado de individuos de especies comerciales que tenían una forma inadecuada de fuste. Posteriormente se hizo una liberación de árboles potenciales de cultivo: en esta, los árboles cercanos a árboles potenciales fueron anillados si su diámetro era mayor o igual al árbol potencial de cultivo, o si su copa se sobreponía o tenía contacto lateral con el árbol potencial de cultivo. Los árboles potenciales de cultivo fueron identificados por criterio de especie, la forma de su copa y la forma de su tallo (Finegan y Camacho 1999).

● Sitio Tirimbina

Tirimbina se encuentra localizado aproximadamente a 30 km noroeste de Corinto. Se ubica en el cantón Sarapiquí, provincia de Heredia. El bosque alberga cerca de 100 especies por ha con DAP \geq 10 cm y se caracteriza por la abundante presencia de palmas grandes (mayormente *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Welfia regia*). Tirimbina se ubica en la zona de vida de bosque húmedo tropical (bmh-T) de Holdridge y abarca un área de 345 ha de bosque tropical con una matriz altamente fragmentada de tierras cultivadas (pimienta, cocoa, plantas ornamentales y caucho), bosque primario aprovechado y bosque secundario que se sitúa a los pies de la Cordillera Volcánica Central.

La topografía de Tirimbina está conformada por colinas bajas con suelos ultisoles de origen volcánico, ácidos, de arcilla con baja fertilidad.

● **Bosque primario aprovechado**

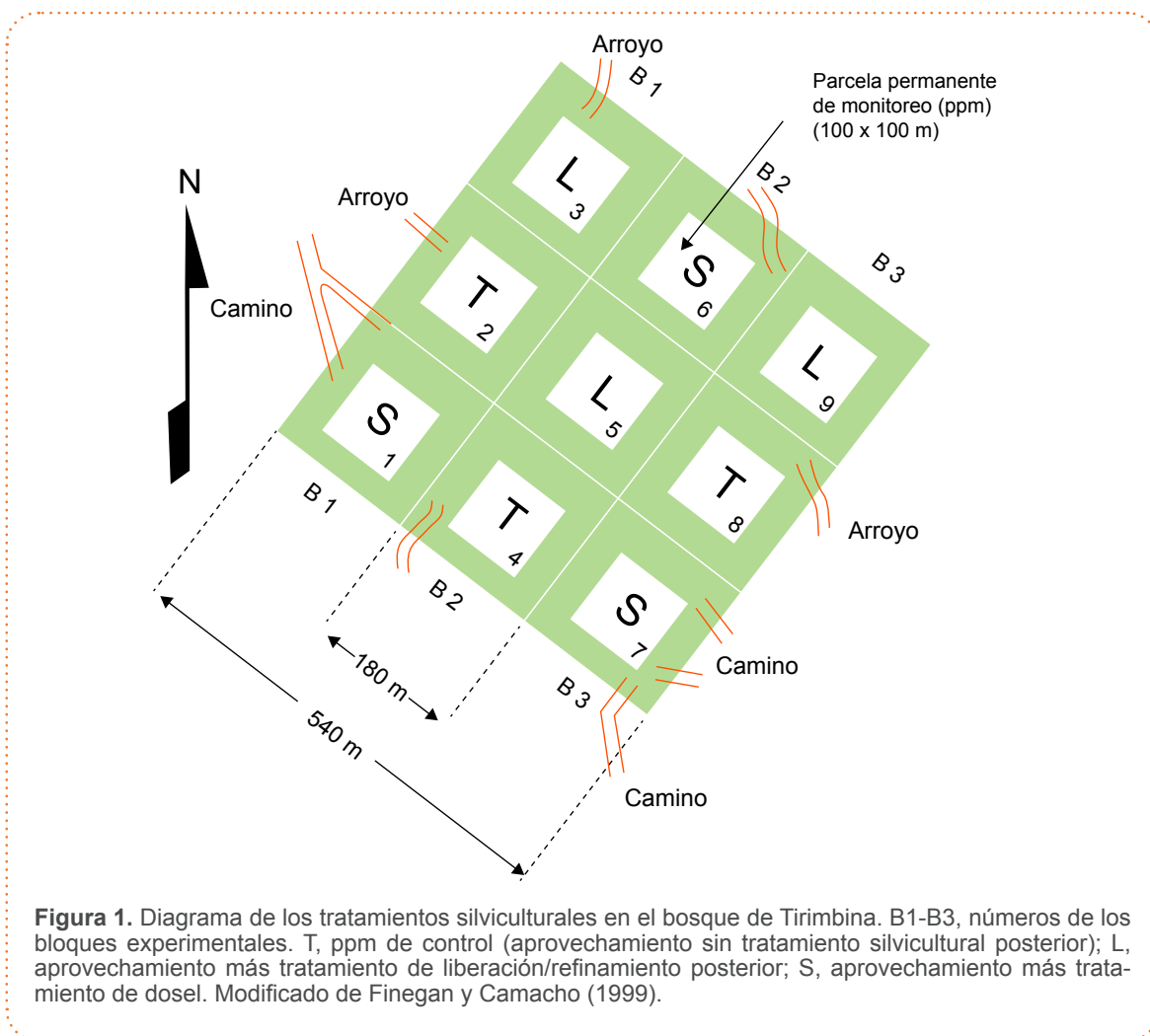
El bosque en el que se establecieron las parcelas fue primario hasta alrededor de 1960. Luego fue ligeramente aprovechado en intervalos regulares hasta 1989 (Finegan y Camacho 1999). El área fue dispuesta para aprovechamiento bajo manejo sostenible en 1989.

En parcelas de tratamiento de 3,24 ha se establecieron parcelas permanentes de monitoreo (ppm) de 1 ha. Las ppm fueron separadas de otras parcelas de tratamiento por zonas *buffer* de 40 m de largo. Cada ppm fue subdividida en subparcelas cuadradas de 20 x 20 m para facilitar la ubicación de los árboles. En 1988 se comenzó con la medición de árboles con DAP \geq 10 cm en tres parcelas con la intención de obtener información de la dinámica del bosque pre-aprovechamiento; estas parcelas fueron la ppm 3 (con tratamiento de liberación/refinamiento), la ppm 4 y la ppm 8 (ambas designadas como parcelas control). Las 6 ppm restantes fueron enumeradas y establecidas en 1990. Por lo tanto, en el bosque Tirimbina se establecieron nueve parcelas permanentes de monitoreo.

El punto de medición fue marcado con pintura usualmente a una altura de 130 cm del nivel del suelo y se designó un código específico a cada árbol. En todas las mediciones subsecuentes se midieron

los árboles con DAP ≥ 10 cm y su condición fue evaluada. Los reclutas que alcanzaron los 10 cm también fueron identificados y se les midió el DAP. La identificación taxonómica completa de los individuos comenzó en 1993.

Para el aprovechamiento del bosque se realizó una planificación y control estrictos en septiembre de 1989 (ppm 4) y en julio de 1990 (el resto de las parcelas). Para el aprovechamiento del bosque se consideraron las restricciones que se refieren al aprovechamiento en pendientes y en áreas cercanas a corrientes de agua. En 1991 y 1992 se aplicaron tres regímenes de intervenciones silviculturales post aprovechamiento en las nueve ppm con un diseño de bloques al azar (tres parcelas repetidas por tratamiento silvicultural en cada parcela de tratamiento de 3,24 ha) según el diagrama de la Figura 1:



- Aprovechamiento: en adelante A-T, consistió en la cosecha de árboles sin una intervención subsecuente.
- Aprovechamiento + liberación/refinamiento: en adelante BPA-L/R-T, aplicada en 1991 que consiste en el anillado de especies arbóreas no comerciales con DAP ≥ 40 cm, con excepción de especies identificadas como ecológicamente importantes durante el aprovechamiento, el tratamiento silvicultural y la liberación de individuos identificados como árboles potenciales de cultivo. En el tratamiento de liberación, árboles cercanos a árboles potenciales de cultivo fueron anillados si su DAP era igual o mayor al del árbol de cultivo, si su copa se superponía o tenía contacto lateral con el árbol de cultivo, o si estaba ubicado en un radio de 10 m del árbol de cultivo. Los árboles potenciales de cultivo fueron seleccionados siguiendo un criterio de especies, por la forma de su copa o por la forma de su tronco (el individuo ofrecía al menos un tronco comerciable).
- Aprovechamiento + tratamiento de dosel: en adelante BPA-D-T, aplicado en 1992, consistió en la formación de un dosel superior con el objetivo de mantener un dosel alto y así, a través del adelgazamiento de especies del sotobosque, crear condiciones para la regeneración de especies comerciales demandantes de luz. Para este tratamiento, especies no comerciales con DAP ≥ 10 cm y cuyas copas no formaran parte del dosel superior, fueron extraídas con cadenas y cortadas en trozos manejables para su remoción.

Bosque secundario

El sitio Tirimbina también posee cuatro ppm de bosque secundario. Tirimbina secundario consiste en un bosque regenerado en áreas donde previamente el bosque fue talado y el espacio se preparó para siembra, pero luego fue abandonado o dejado para ciclos de cultivo. El sitio fue talado en diferentes épocas de modo que cuando el monitoreo comenzó en 1987, la parcela Manú tenía 27 años, la parcela Botarrama 25 años, la parcela Aceituno 15 años y la parcela Arrozal 1 año. En enero de 1989 las parcelas Manú, Botarrama y Aceituno fueron raleadas.

- Manú es una parcela de 1,16 ha en la que se midieron todos los árboles con DAP ≥ 10 cm.
- El área de la parcela Botarrama incrementó en tamaño, de 1,16 ha a 1,6 ha entre 2012 y 2013; todos los árboles con DAP ≥ 10 cm fueron medidos.
- Aceituno es una parcela de 1,16 ha en la que todos los árboles con DAP ≥ 5 cm fueron medidos.
- El área de la parcela Arrozal creció de 0,3 ha a 1,44 ha entre 2003 y 2006. En 2006, 36 subparcelas (20 x 20 m, 1,44 ha en total) fueron establecidas con un DAP mínimo de medición de 10 cm, que fue reducido a partir de 2008 a 5 cm de DAP.

Las bases de datos seleccionadas para esta investigación pertenecen a los sitios Corinto y Tirimbina; sus características se detallan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Características de los sitios Corinto y Tirimbina, zona noreste, Costa Rica.

Característica	Corinto	Tirimbina
Latitud	10°12'N	10°24'N
Longitud	83°52'W	84°06'W
Temperatura anual promedio (°C)	23.7	24.5
Precipitación anual promedio (mm)	3900	3864
Bosque primario (ppm)	3	0
Bosque primario aprovechado (ppm)	6	9
Bosque secundario (ppm)	0	4
Relieve/topografía	Áreas planas, y pendientes que alcanzan los 45°	Colinas bajas atravesadas por arroyos
Dominancia	<i>Pentaclethra</i> (Fabaceae/Momisaceae) Bosque de palmeras	<i>Pentaclethra</i> (Fabaceae/Momisaceae) Bosque de palmeras

Parcelas y monitoreos

En el Cuadro 2 se presentan las fechas del monitoreo realizado en las parcelas.

Cuadro 2. Años de monitoreo de las parcelas permanentes de medición de los sitios Corinto y Tirimbina, zona noreste, Costa Rica.

Sitio Corinto																		
Tipo de bosque	Tratamiento	No. parcela	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	2000	2006	2010	Total	
Primario		2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	14	
		7		x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	12	
		8			x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	11
Primario aprovechado	Aprovechamiento	5			x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	11	
		6		x			x	x	x		x	x	x	x	x	x	10	
		9			x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	12	
	Aprovechamiento+refinamiento	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	14
		3	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	13
		4	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	14

Sitio Tirimbina																	
Tipo de bosque	Tratamiento	No. parcela															Total
			Primario aprovechado	Aprovechamiento	2				x	x	x	x	x				
4		x			x	x	x	x	x								10
8		x			x	x	x	x	x								12
Aprovechamiento + refinamiento	3			x	x	x	x	x	x								14
	5					x	x		x	x							12
	9					x	x	x	x	x							11
Aprovechamiento + dosel	1					x	x		x	x							14
	6					x	x		x	x							13
	7					x	x		x	x							14
Secundario	Talado (1960)	Manú		x	x	x	x	x									17
	Talado (1962)	Botarrama		x	x	x	x		x								17
	Talado (1972)	Aceituno		x	x	x	x		x								17
	Talado (1986)	Arrozal	x	x	x	x	x									17	

Tratamiento de los datos

Para la caracterización de la biodiversidad y de su trayectoria, las bases de datos incluyeron la siguiente información: tipo o condición de bosque (primario, primario aprovechado y secundario), el año de perturbación (aprovechamiento para los bosques de producción o de tala para los bosques secundarios), nombre del sitio, nombre del experimento, coordenadas geográficas, área, parcela, subparcela, número de árbol, género, especie, forma de vida (árbol, liana o palma), el estado del árbol (vivo o muerto), diámetro (DAP) y el año de medición.

La estimación de la diversidad se realizó en árboles cuyo DAP fuera ≥ 10 cm; se utilizó solo uno de los ejes en aquellos casos cuando el individuo presentara alguna bifurcación. Para esta investigación no se consideraron ni palmas ni lianas. La selección de las parcelas se realizó con base en los siguientes criterios:

- Un porcentaje mayor al 90% de los individuos debía estar identificado hasta el nivel de especie.
- Las parcelas debieron ser monitoreadas al menos seis veces en un periodo de 10 años para contar con información que permitiera caracterizar los cambios en la diversidad.
- Los monitoreos debieron considerar árboles con DAP ≥ 10 cm.
- Las parcelas deben tener un área de 1 ha.

A partir de las variables seleccionadas se consolidaron las bases de datos finales para estimar la diversidad y recambio de especies, de manera que se represente la dinámica de estos bosques. Adicionalmente se realizó una revisión taxonómica de todas las especies con ayuda del botánico Nelson Zamora quien tiene amplia experiencia con la identificación de especies vegetales tropicales.

Cálculos de diversidad taxonómica

Una vez consolidada la base de datos final se utilizó el paquete *entropart* (Marcon y Hérault 2015) del software estadístico *Rstudio* (Rstudio Team 2019) para calcular las estimaciones de la diversidad. Para esto, se consideró la taxonomía de cada árbol. Así, el monitoreo de cada parcela, en cada año, en cada sitio, fue considerado como una comunidad y las comunidades de cada sitio fueron consideradas como una sola metacomunidad.

Utilizando paquetes como *dplyr* y *data.table* se hizo una lista de todas las especies de la metacomunidad presentes en cada uno de los dos sitios (Corinto y Tirimbina) y en los tres experimentos (Corinto, Tirimbina aprovechado y Tirimbina secundario) y el número de individuos por especie. Como la diversidad taxonómica registrada en cada parcela es considerada solo una muestra de la diversidad presente en el bosque, es posible que existan especies que no se encuentran dentro de las parcelas. El registro de la diversidad taxonómica (cobertura) aumenta con el esfuerzo de muestreo; cuanto mayor sea la cobertura, mejores serán las estimaciones de la diversidad.

La función *coverage* del paquete *Rstudio*, calcula un estimado de la probabilidad total de ocurrencia de que una especie de la comunidad esté presente en la muestra (estimado de Zhang Huang, propuesto como la mejor corrección disponible para estas bases de datos por el paquete *entropart*). Esta función iguala la probabilidad de ocurrencia de todas las especies de la comunidad. La cobertura de la muestra verifica que la misma sea suficientemente grande para representar la composición de especies de las parcelas. El resultado, un número entre 0 y 1 (mientras más cercano a 1, la comunidad muestreada representará perfectamente la comunidad teórica), indica el porcentaje de ocurrencia de especies que no han sido muestreadas. Por ejemplo, si una comunidad tiene un *coverage* de 95%, la probabilidad que tiene un individuo de la comunidad de pertenecer a una especie que no fue muestreada, es de 5%. Los estimadores de la diversidad que usamos a continuación, se basan en gran medida en esta noción para la corrección del sesgo de muestreo (la subestimación

sistemática de diversidad debida a las especies no observadas, uno de los componentes del sesgo de estimación).

Para estimar la diversidad en esta investigación, se consideró la entropía de HCDT que permite tener los índices más comunes de diversidad con un parámetro de orden que define la importancia de las especies raras: riqueza, Shannon y Simpson. Para esto, se trabajó con los números de Hill de diferentes órdenes de diversidad (q) (Jost 2006). Estos números permiten una interpretación fácil de los valores de diversidad y la comparación entre diferentes comunidades. La entropía está relacionada con la diversidad *sensu stricto*: los números de Hill son números efectivos de diversidad y corresponden al número de especies equiprobables que tienen una entropía igual a la de la comunidad real. Los números de Hill de orden 0 ($q = 0$) se refieren a la riqueza de especies y es insensible a la frecuencia de especies; los números de Hill de orden 1 ($q = 1$) (índice de Shannon) se refieren a la frecuencia de las especies sin favorecer a especies raras o comunes; la diversidad de orden 2 ($q = 2$) (índice de Simpson) se refieren a la equitatividad o distribución homogénea de las especies, favoreciendo a las especies comunes. Para este análisis se utilizaron los números de Hill de orden 0 y 2 que fueron estimados para cada comunidad con la función *Diversity* del paquete *entropart*. La riqueza de especies estuvo representada por el número de Hill de orden 0 y para representar la equitatividad de especies se utilizó el índice de Simpson o número de Hill de orden 2.

Con los resultados obtenidos se elaboraron gráficas que permitieron ver los cambios en las trayectorias de la riqueza y equitatividad de especies en bosques sin perturbación antropogénica reciente, en bosques aprovechados y en bosques secundarios.

Cálculos estadísticos

Para comparar y evidenciar si existió diferencia significativa en las trayectorias de recuperación de la riqueza y diversidad de especies luego del aprovechamiento y los tratamientos silviculturales realizados en las parcelas de Corinto y Tirimbina, se realizó un análisis de varianza. Este análisis permitió evaluar estadísticamente el impacto de las perturbaciones (tratamientos) en la recuperación de la biodiversidad, usando modelos mixtos considerando el efecto fijo de los tratamientos (sin aprovechamiento, aprovechamiento, aprovechamiento y liberación, aprovechamiento y dosel cerrado, deforestación) y el efecto aleatorio de año de medición. El análisis de los supuestos fue realizado mediante inspección gráfica de los residuos del modelo. Debido a la falta de homogeneidad de varianzas se modeló la matriz de varianzas y covarianzas agregando una varianza distinta para cada tratamiento. Para detectar diferencia entre las medias, se realizó una prueba de LSD de Fisher ($p \leq 0,05$).

Resultados

Se registraron un total de 448 especies, de 197 géneros en 22 parcelas establecidas en bosques primarios, bosques de aprovechamiento y bosques secundarios. En total se midieron 15 853 individuos con $DAP \geq 10$ cm; de estos, 15 270 individuos fueron identificados a nivel de especie, y 15504 a nivel de género. El área de las parcelas establecidas en bosque primario y bosque aprovechado fue de 1 ha y se seleccionaron subparcelas de las parcelas establecidas en bosques secundarios para conformar 1 ha en cada sitio.

Para estimar la intensidad de perturbación del aprovechamiento y los tratamientos silviculturales en los bosques, se calculó el porcentaje de área basal (AB) removida según se detalla en el Cuadro 3:

Cuadro 3. Porcentaje de área basal removida por parcela después del aprovechamiento y de los tratamientos silviculturales. El tratamiento de liberación y refinamiento se identifica con el símbolo +. El tratamiento de dosel cerrado se identifica con el símbolo ~. La intensidad de perturbación fue caracterizada de la siguiente forma: intensidad baja 1 – 5% de AB removida (*, +, ~); intensidad media 6 – 19% de AB removida (**, ++, ~~); intensidad alta 20 – 25% (***, +++, ~~~); intensidad muy alta > 25% (****, +++++, ~~~~).

Sitio	Perturbación	Año	Parcelas	AB removida (%)
Corinto	Aprovechamiento	1992	1	3,3*
			3	5,4 *
			4	2,7 *
			5	5,8 *
			6	22 ***
			9	1,6 *
	Liberación/refinamiento	1996	4	10 ++
			3	5 +
			1	16 ++
Tirimbina	Aprovechamiento	1990	1	3,2 *
			2	6 **
			3	2 *
			4	14 **
			5	2,3 *
			6	9 **
			9	7,7 **
	Liberación/refinamiento	1991	3	14 ++
			5	47 +++++
			9	21 +++
	Dosel cerrado	1992	1	5,2 ~
			6	12 ~~
			7	10 ~~

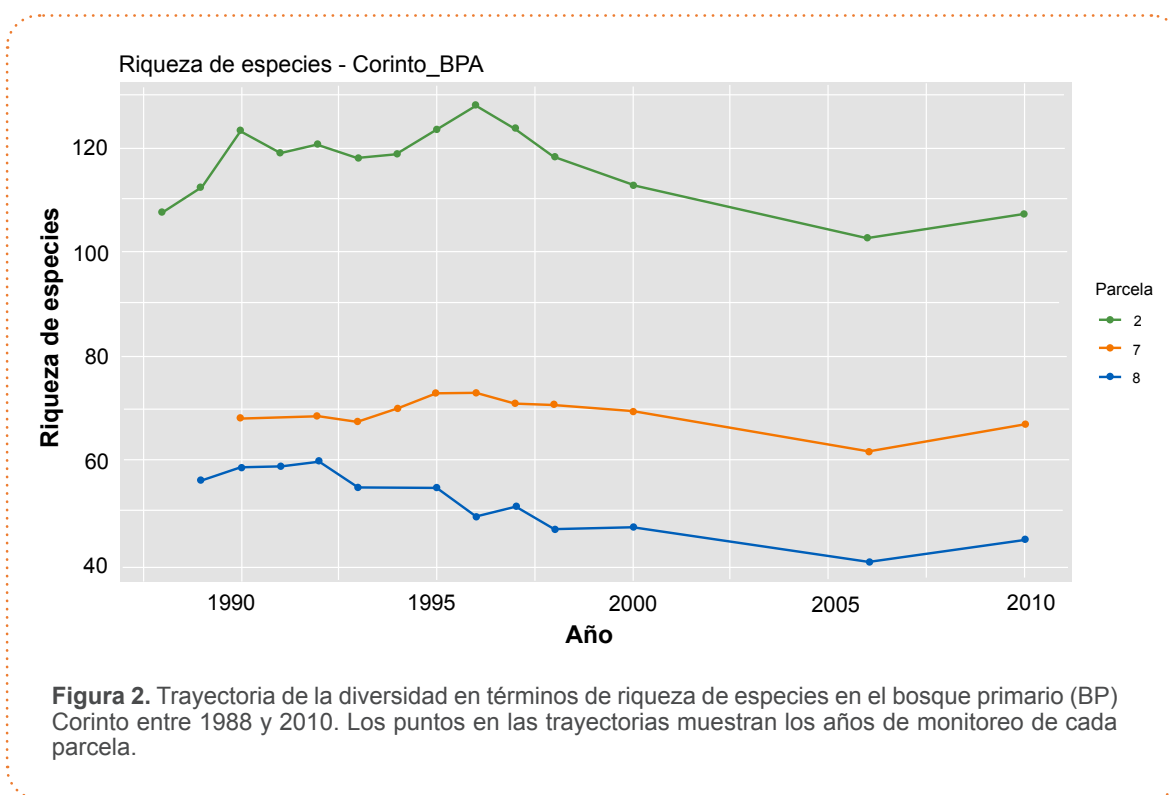
A continuación, se presentan los resultados de los dos sitios de estudio (Corinto y Tirimbina); por tipo de bosque (primario, aprovechado y secundario) y por los tratamientos silviculturales (liberación/refinamiento y dosel cerrado).

1. Para evaluar la dinámica de la diversidad en cada parcela, presentamos sus trayectorias por experimento que representan su evolución, calculada en términos de número de especies (número de Hill de orden 0) en función del tiempo (diferentes años de monitoreo).
2. Para comparar las trayectorias de diversidad entre los diferentes tipos de bosque, presentamos la evolución de la diversidad estimada con el índice de Simpson en función del tiempo y por cada sitio y experimento. Estas gráficas permiten evaluar la variabilidad interanual de la diversidad de especies en estos bosques y evidenciar su dinámica.

Trayectorias de la diversidad en términos de riqueza de especies

● Bosque primario – sitio Corinto

La Figura 2 presenta las trayectorias de la diversidad en términos de la riqueza de especies en las tres parcelas de bosque primario (BP) en Corinto. Se observa que las parcelas tienen una diversidad diferente al inicio (108 especies en la parcela 2, 56 en la parcela 7 y 68 en la parcela 8). Esta heterogeneidad inicial se conserva durante los años de monitoreo (la parcela 2 siempre tiene más número de especies). En general, la parcela 2 presenta una media de 116 especies por ha, mientras que las parcelas 7 y 8 presentan una media de 52 y 69 especies respectivamente, por ha. Esta media representa el número promedio de especies en cada parcela durante los años de monitoreo de cada parcela. El número de especies por parcela varía muy poco durante todo el periodo de monitoreo, por lo que estos bosques se comportaron bastante estables en términos de dinámica de especies.



● Bosque primario aprovechado – sitio Corinto

La Figura 3 presenta las trayectorias de la diversidad en términos de la riqueza de especies en las seis parcelas de bosque primario aprovechado (BPA) en Corinto. Después del aprovechamiento (línea verde en el gráfico), las trayectorias de cada parcela varían en función de la intensidad del aprovechamiento: la parcela con una intensidad fuerte (***) muestra un decremento abrupto en el número de especies, que hacia el año 1997 (5 años después del aprovechamiento), incrementa para luego tener un fuerte decremento (de 180 a menos de 60 especies por ha). Se observa también que en las tres parcelas con aprovechamiento la riqueza de especies disminuye hacia el año 2006, 14 años después del aprovechamiento. Las parcelas aprovechadas y sometidas al tratamiento silvicultural de

liberación/refinamiento no muestran una tendencia en la pérdida o ganancia de especies; sin embargo, muestran un inicio marcado en la disminución de especies en el año 2000, cuatro años después de someterse al tratamiento.

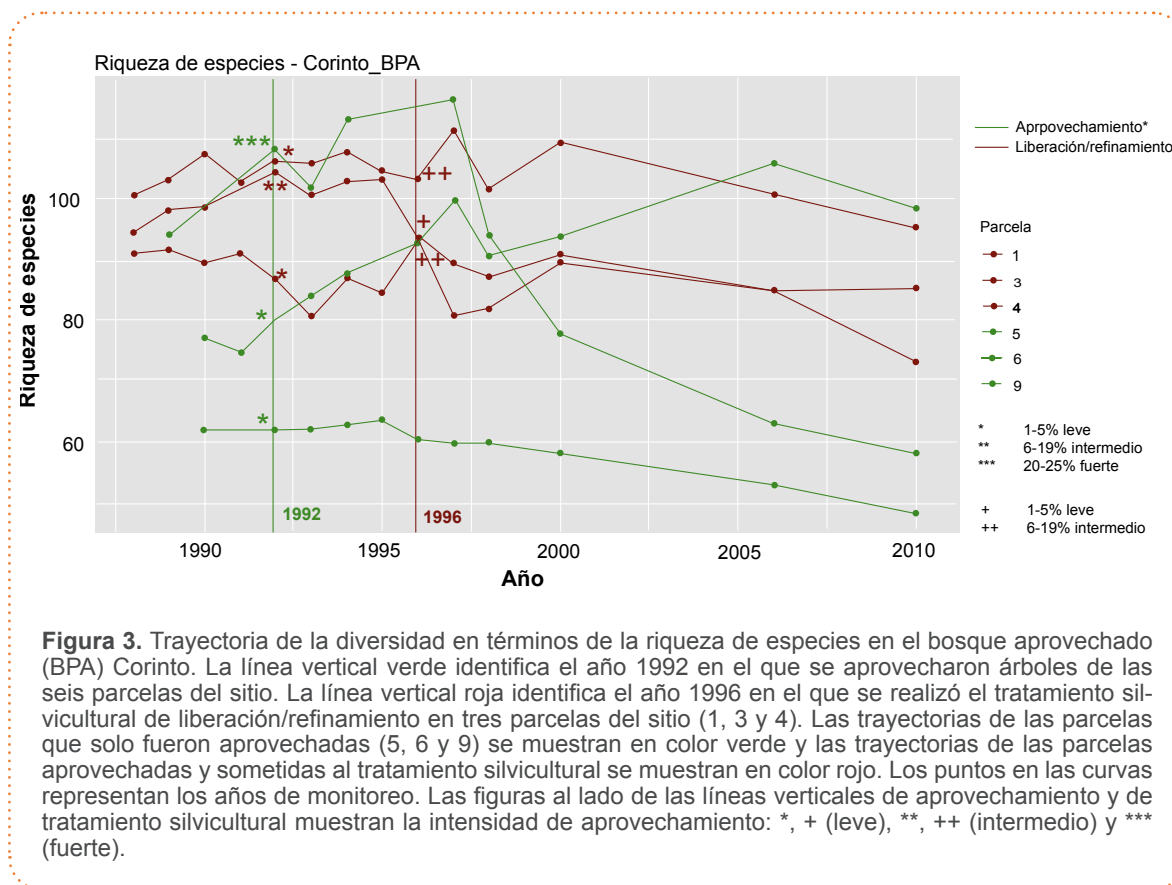
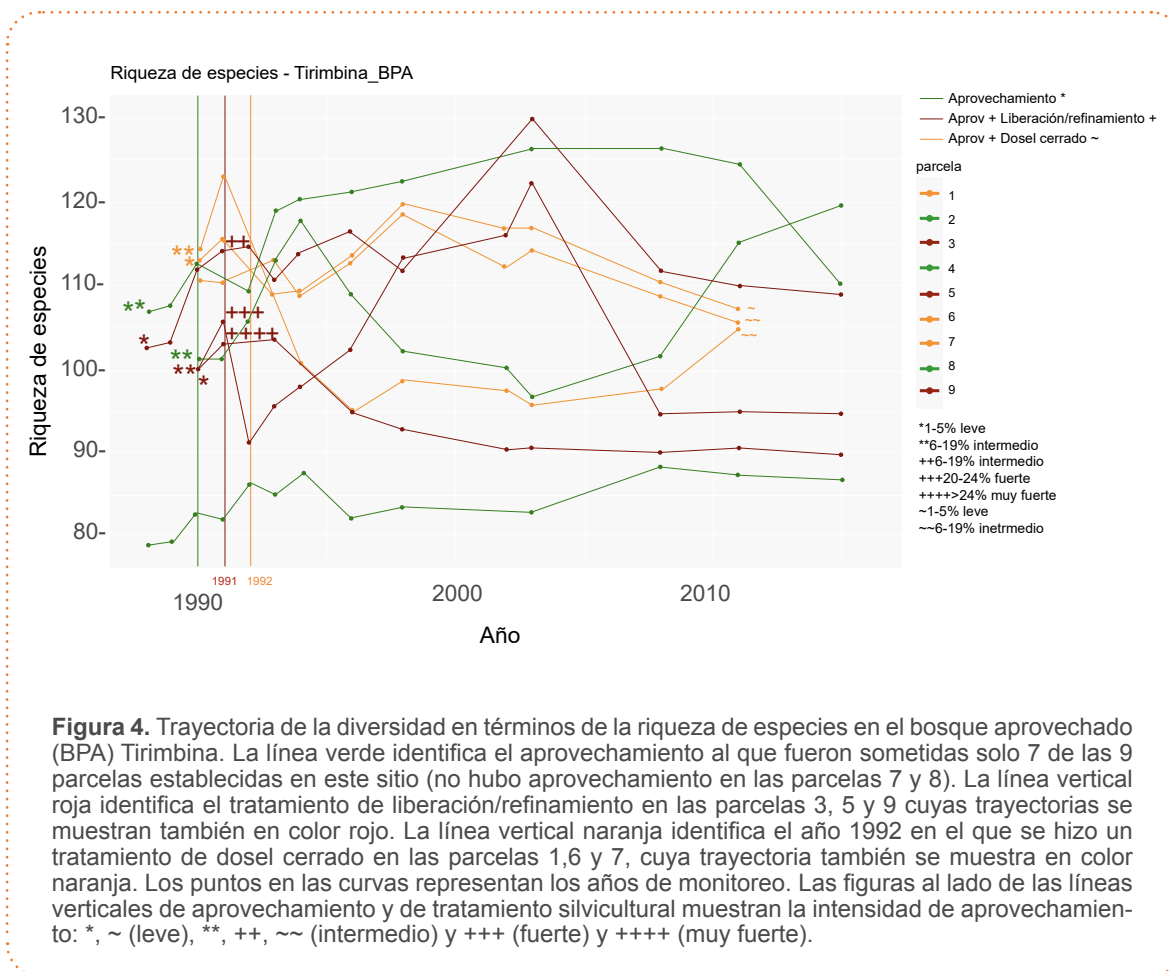


Figura 3. Trayectoria de la diversidad en términos de la riqueza de especies en el bosque aprovechado (BPA) Corinto. La línea vertical verde identifica el año 1992 en el que se aprovecharon árboles de las seis parcelas del sitio. La línea vertical roja identifica el año 1996 en el que se realizó el tratamiento silvicultural de liberación/refinamiento en tres parcelas del sitio (1, 3 y 4). Las trayectorias de las parcelas que solo fueron aprovechadas (5, 6 y 9) se muestran en color verde y las trayectorias de las parcelas aprovechadas y sometidas al tratamiento silvicultural se muestran en color rojo. Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo. Las figuras al lado de las líneas verticales de aprovechamiento y de tratamiento silvicultural muestran la intensidad de aprovechamiento: *, + (leve), **, ++ (intermedio) y *** (fuerte).

● Bosque primario aprovechado – sitio Tirimbina

En la Figura 4 se presentan las trayectorias de la diversidad en términos de la riqueza de especies en las nueve parcelas de bosque primario aprovechado (BPA) en Tirimbina. En el año 1990 se aprovecharon solo siete parcelas de las nueve (las parcelas 7 y 8 no se aprovecharon). Después del aprovechamiento (línea vertical verde en el gráfico), las trayectorias de cada parcela varían en función de la intensidad de aprovechamiento: las parcelas aprovechadas con una intensidad intermedia (**) muestran un incremento de especies y posteriormente muestran tendencias opuestas en las que una de las parcelas va incrementando su riqueza y luego disminuye a partir del año 2011; la otra parcela disminuye abruptamente en 1994 y hacia el año 2003 va incrementando el número de especies. Las parcelas con aprovechamiento leve (*) muestran un incremento en las especies, pero después de 2 o 3 años los números disminuyen abruptamente. Subsecuentemente, en 1991 las parcelas 3, 5 y 9 fueron sometidas a un tratamiento de refinamiento/liberación con una intensidad de perturbación intermedia y fuerte, identificada con la línea vertical en la figura, muestran una disminución en el número de especies y posteriormente un fuerte incremento 12 años después del tratamiento silvicultural. La parcela con tratamiento de liberación y refinamiento, sometida a una intensidad de perturbación muy fuerte mostró un leve incremento en el número de especies y dos

años después de la intervención una pérdida paulatina en el número de sus especies, que hacia el año 2003 se mantiene constante, sin cambios, hasta el último monitoreo donde muestra una leve tendencia a seguir perdiendo especies. En 1992, el tratamiento de dosel cerrado, implementado en las parcelas 1, 6 y 7, no muestra tener un impacto evidente en la riqueza de estas parcelas; incluso las intensidades de aprovechamiento, leve e intermedia (~, ~~), no parecen afectar las trayectorias de riqueza de estas parcelas ya que dos de ellas, sometidas a una intensidad de perturbación intermedia muestran trayectorias opuestas.



● Bosque secundario – sitio Tirimbina

Las trayectorias de la riqueza de especies en función del tiempo se muestran en la Figura 5. Se observa que las trayectorias varían en función al número de especies y a la edad de los bosques: el bosque Aceituno con 45 años, el bosque Arrozal con 31 años, el bosque Botarrama con 55 años y el bosque Manú 57 años hasta el 2017 que fue el último año de monitoreo. Se observa una tendencia de incremento en la riqueza de especies en las cuatro parcelas establecidas en este bosque. La parcela con mayor número de especies a lo largo de todo el monitoreo es Manú, probablemente porque es el bosque de mayor edad.

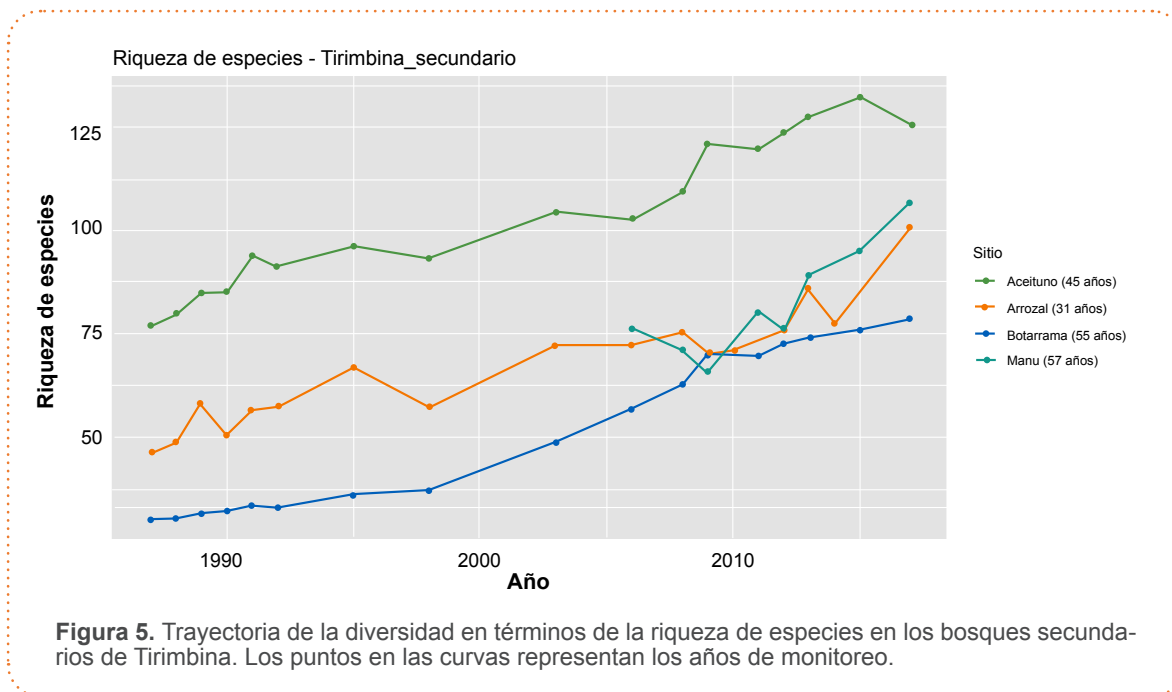


Figura 5. Trayectoria de la diversidad en términos de la riqueza de especies en los bosques secundarios de Tirimbina. Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo.

Comparación de trayectorias de diversidad en términos de riqueza de especies entre bosques primarios, primarios aprovechados y secundarios

Con el análisis de varianza realizado para comparar estadísticamente las diferentes trayectorias, se resalta que los bosques de Tirimbina tienen mayor diversidad que los bosques de Corinto. Además, los tratamientos silviculturales impactan positivamente la diversidad de las parcelas aprovechadas. En el sitio Corinto, las trayectorias de riqueza de especies de las parcelas establecidas en bosques primarios y de las parcelas aprovechadas no presentaron diferencia significativa (D). En el sitio Tirimbina, las trayectorias de riqueza de especies de las parcelas sometidas a aprovechamiento y las sometidas a aprovechamiento y tratamiento de dosel cerrado no presentaron diferencia significativa (A). Sin embargo, las trayectorias de riqueza de especies entre los diferentes tratamientos silviculturales a los que se sometió el bosque, sí mostraron ser significativamente diferentes (A-B). Las parcelas de Corinto con aprovechamiento y liberación (C) y las parcelas de los bosques secundarios (E), son significativamente diferentes a las demás parcelas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Medias ajustadas y errores estándar de la riqueza de especies estimada en las parcelas establecidas en bosques primarios, aprovechados y secundarios y sometidas a diferentes tratamientos silviculturales. Los Bosques secundarios presentan menores valores de diversidad, y los bosques aprovechados y sometidas a tratamientos silviculturales presentan mayores valores de diversidad.

Sitio	Tratamientos_	Medias	E.E.					
Tirimbina_	Aprov y dosel	120,61	1,53	A				
Tirimbina_	Aprov	115,13	2,41	A	B			
Tirimbina_	Aprov y lib	113,13	1,86		B			
Corinto_	Aprov y lib	95,16	1,45			C		
Corinto_BP		81,57	4,82				D	
Corinto_	Aprov	80,70	3,60				D	
BS		<u>54,55</u>	<u>2,89</u>					E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Comparación de las trayectorias de diversidad estimadas con el índice de Simpson entre los diferentes tipos de bosques

A continuación, se muestran las comparaciones gráficas y estadísticas de las trayectorias de la diversidad de especies estimadas con el índice de Simpson. Se utiliza este índice ya que considera el número de especies presentes en la comunidad, así como la abundancia de cada especie, proporcionando una idea de la equitatividad de las especies presentes, revelando así las tendencias de las trayectorias en cada comunidad.

● Bosque primario y bosque aprovechado – sitio Corinto

En la Figura 6 se muestran las trayectorias de la diversidad estimada con el índice de Simpson en el bosque Corinto. Los bosques sin aprovechamiento muestran tener mayor equitatividad en las especies de sus comunidades que los bosques con aprovechamiento. La intensidad de perturbación en los bosques aprovechados, a pesar de haber sido fuerte en una de las parcelas y baja en las otras dos, no parece afectar la equitatividad de las especies. Se observa un incremento en la diversidad de Simpson en las parcelas que fueron sometidas al tratamiento de liberación y refinamiento; sin embargo, en dos parcelas, hacia el año 2000, esta diversidad empieza a disminuir y mantiene esta tendencia hacia el final de los monitoreos. La tercera parcela muestra un incremento paulatino en la diversidad de Simpson que, hacia el año 2006, también empieza a disminuir y mantiene esta tendencia hacia el final del monitoreo.

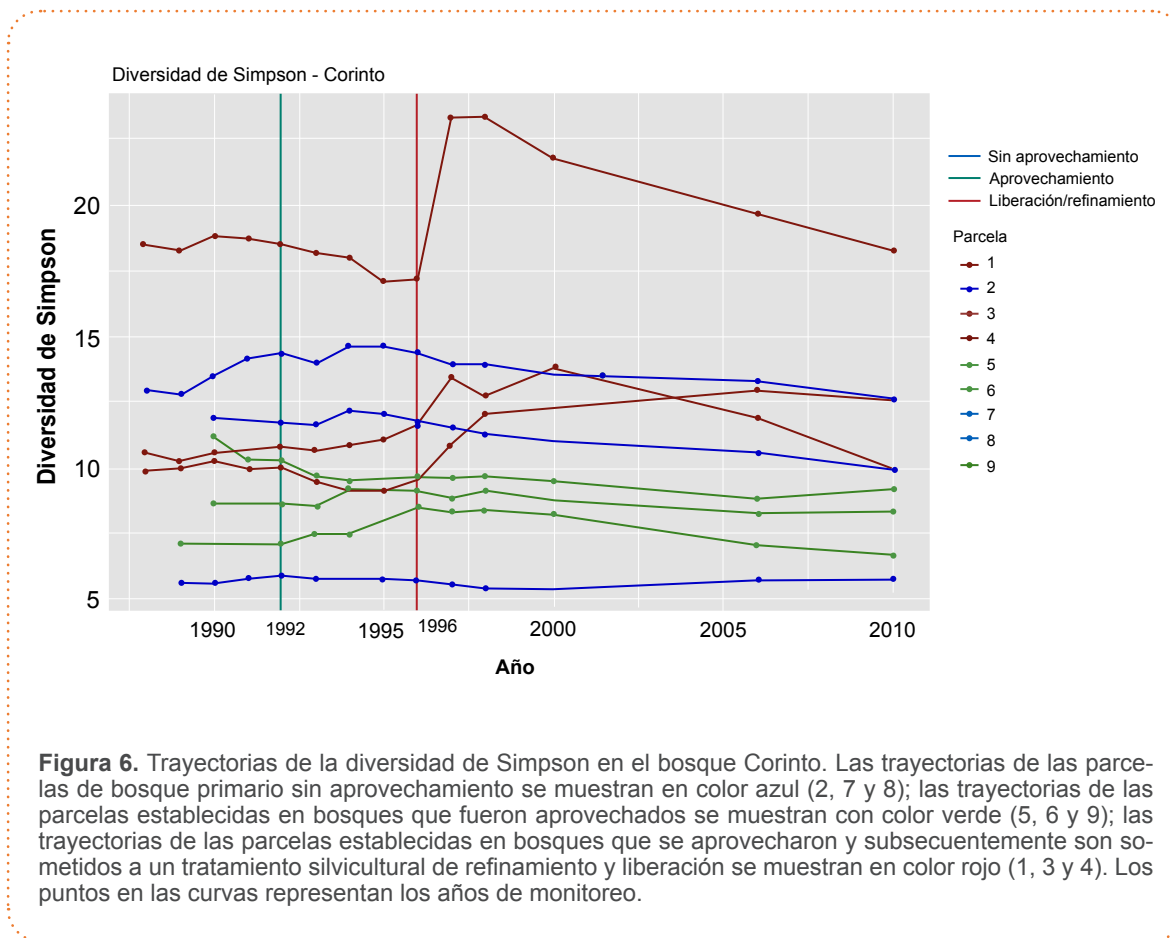


Figura 6. Trayectorias de la diversidad de Simpson en el bosque Corinto. Las trayectorias de las parcelas de bosque primario sin aprovechamiento se muestran en color azul (2, 7 y 8); las trayectorias de las parcelas establecidas en bosques que fueron aprovechados se muestran con color verde (5, 6 y 9); las trayectorias de las parcelas establecidas en bosques que se aprovecharon y subsecuentemente son sometidos a un tratamiento silvicultural de refinamiento y liberación se muestran en color rojo (1, 3 y 4). Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo.

● Bosque primario aprovechado – sitio Tirimbina

En la Figura 7 se muestran las trayectorias de la diversidad estimada con el índice de Simpson en el bosque aprovechado Tirimbina. El aprovechamiento, realizado en 1990, parece afectar la diversidad de Simpson de algunas parcelas (1, 2, 3, 5, 9), ya que se observa un ligero incremento en este índice. Las parcelas 4 y 6 por el contrario, no muestran ningún efecto del aprovechamiento. En el año 1991, las parcelas 3, 5 y 9 fueron sometidas a un tratamiento de liberación y refinamiento que afecta la diversidad de estas parcelas mostrando un incremento inmediato en la equitatividad de las especies. Posteriormente, la diversidad de estas parcelas no muestra cambios abruptos. En 1992, las parcelas 1, 6 y 7 fueron sometidas a un tratamiento de dosel cerrado, que no parece tener un impacto significativo en las trayectorias de diversidad de estas parcelas, aunque dos de las parcelas sometidas a este tratamiento muestran un ligero incremento en la equitatividad de especies.

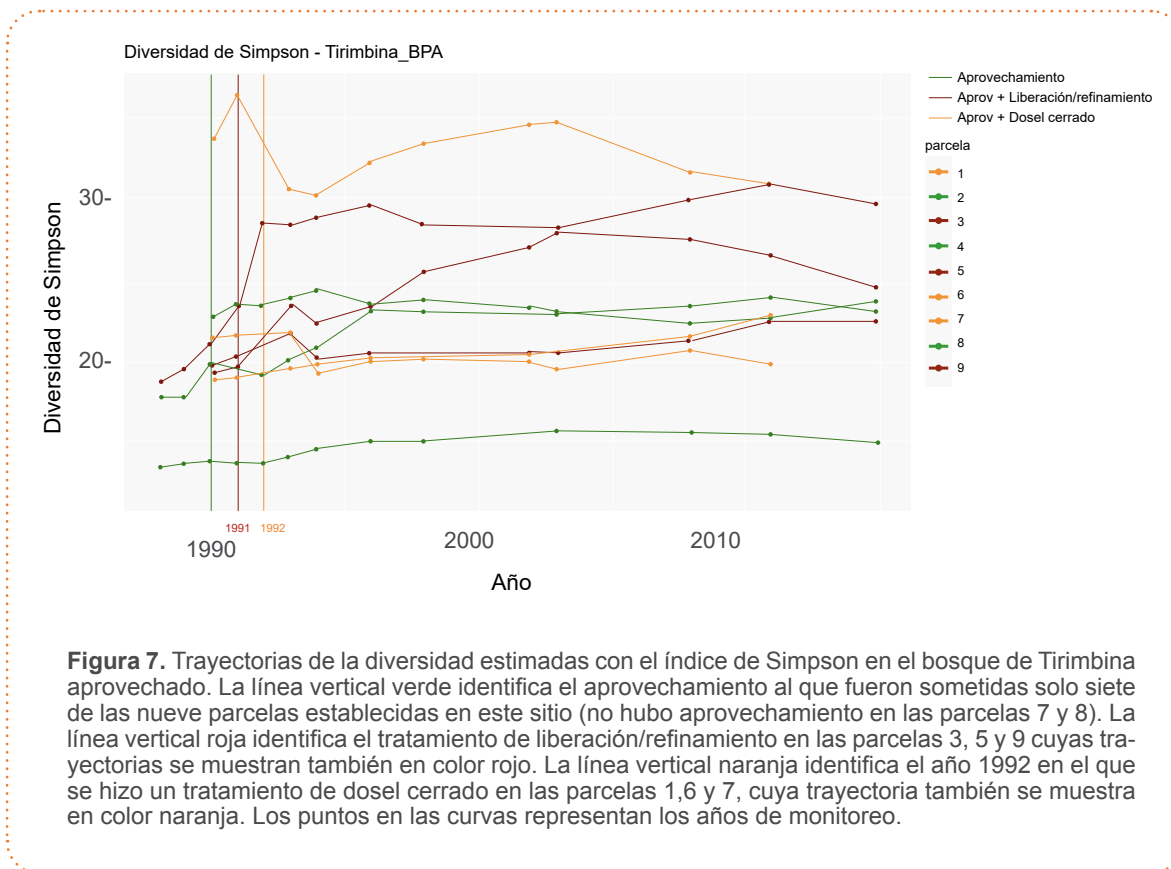


Figura 7. Trayectorias de la diversidad estimadas con el índice de Simpson en el bosque de Tirimbina aprovechado. La línea vertical verde identifica el aprovechamiento al que fueron sometidas solo siete de las nueve parcelas establecidas en este sitio (no hubo aprovechamiento en las parcelas 7 y 8). La línea vertical roja identifica el tratamiento de liberación/refinamiento en las parcelas 3, 5 y 9 cuyas trayectorias se muestran también en color rojo. La línea vertical naranja identifica el año 1992 en el que se hizo un tratamiento de dosel cerrado en las parcelas 1,6 y 7, cuya trayectoria también se muestra en color naranja. Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo.

● Bosque aprovechado y bosque secundario – sitio Tirimbina

La Figura 8 muestra las trayectorias de diversidad de Simpson de las parcelas establecidas en bosques aprovechados y bosques secundarios de Tirimbina. Se puede observar que el índice de Simpson y la equitatividad de las especies presentes en bosques secundarios menores a 57 años son menores al índice y equitatividad de bosques primarios aprovechados. Sin embargo, los bosques secundarios muestran una tendencia de incremento en la equitatividad de sus especies en función al tiempo. El bosque Manú, de 57 años, muestra una tendencia de incremento en su índice de diversidad de Simpson y en la equitatividad de especies, que es comparable a la de los bosques aprovechados.

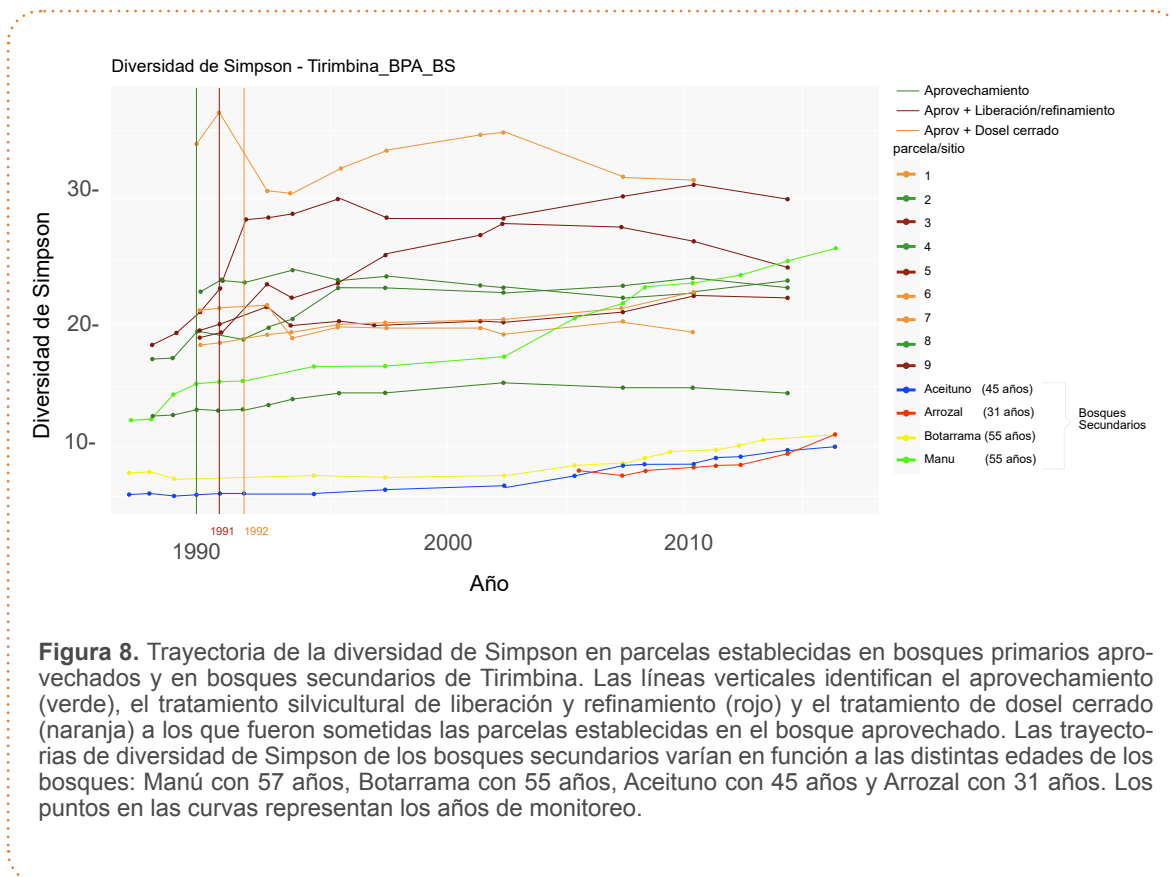
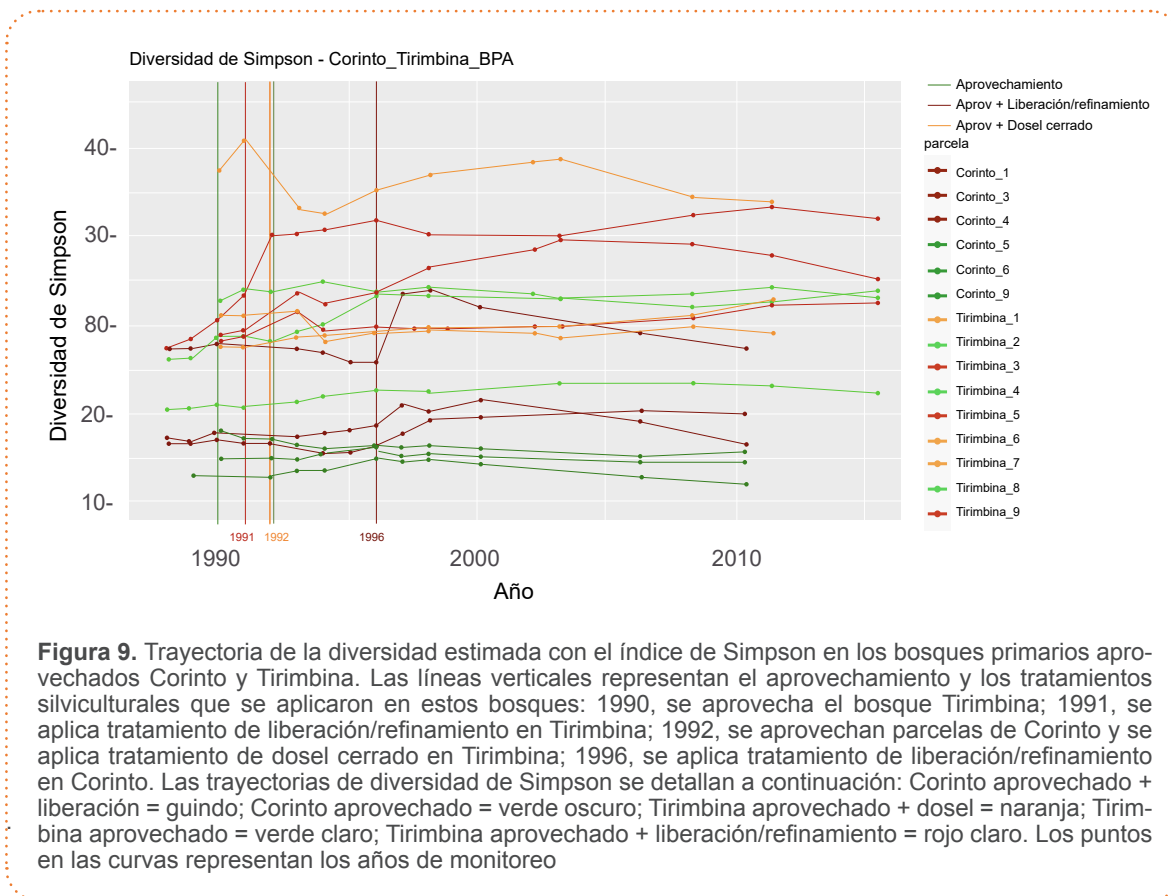


Figura 8. Trayectoria de la diversidad de Simpson en parcelas establecidas en bosques primarios aprovechados y en bosques secundarios de Tirimbina. Las líneas verticales identifican el aprovechamiento (verde), el tratamiento silvicultural de liberación y refinamiento (rojo) y el tratamiento de dosel cerrado (naranja) a los que fueron sometidas las parcelas establecidas en el bosque aprovechado. Las trayectorias de diversidad de Simpson de los bosques secundarios varían en función a las distintas edades de los bosques: Manú con 57 años, Botarrama con 55 años, Aceituno con 45 años y Arrozal con 31 años. Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo.

● Bosques primarios aprovechados – sitios Corinto y Tirimbina

En la Figura 9 se pueden observar y comparar las trayectorias de la diversidad de Simpson entre los bosques aprovechados de Corinto y los bosques aprovechados de Tirimbina. Los bosques de Corinto con solo aprovechamiento muestran ser estables en la diversidad de Simpson y en la equitatividad de sus especies; mientras que los bosques con aprovechamiento y liberación de Tirimbina muestran ser más dinámicos en relación con el recambio de sus especies. Cabe mencionar que la línea con menor equitatividad de especies del sitio Tirimbina, pertenece a la parcela 8 (trayectoria en verde claro), que es una de las dos parcelas que no fue inicialmente aprovechada y no fue sometida a ningún tratamiento silvicultural.



Comparación estadística de las trayectorias de diversidad estimadas con el índice de Simpson entre los diferentes tipos de bosques: primarios, aprovechados y secundarios.

Con el análisis de varianza realizado para comparar estadísticamente las diferentes trayectorias tomando en cuenta la equitatividad de las especies, los bosques de Tirimbina aparecen de nuevo con mayor diversidad que los bosques de Corinto. En el sitio de Tirimbina, las trayectorias de diversidad de especies estimadas con el índice Simpson de las parcelas aprovechadas y con tratamiento de doseel cerrado y liberación no son significativamente diferentes (A); las parcelas con solo aprovechamiento son significativamente diferentes a las otras dos con los tratamientos silviculturales (B). En Corinto, las parcelas aprovechadas (E), con tratamiento de liberación (C) y las de control (D), son significativamente diferentes entre ellas; sin embargo, las parcelas control (sin aprovechamiento) no muestran diferencias significativas con las parcelas de bosque secundario (D) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Medias ajustadas y errores estándar de la diversidad de Simpson estimada en las parcelas establecidas en bosques primarios, aprovechados y secundarios y sometidas a diferentes tratamientos silviculturales.

Sitio	Tratamientos_	Medias	E.E.					
Tirimbina_	Aprov y dosel	24,65	1,18	A				
Tirimbina_	Aprov y lib	24,10	0,67	A				
Tirimbina_	Aprov	19,47	0,69		B			
Corinto_	Aprov y lib	13,81	0,67			C		
BS		11,81	0,72				D	
Corinto_BP		10,44	0,58				D	
Corinto	Aprov	<u>8,76</u>	<u>0,18</u>					E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Discusión

El objetivo de nuestra investigación fue el de evaluar las trayectorias de la diversidad vegetal en parcelas permanentes de monitoreo establecidas en bosques primarios (sin aprovechamiento), aprovechados y secundarios. Comparar estas trayectorias entre diferentes tipos de bosques nos permitió evidenciar el potencial de recuperación de biodiversidad de los bosques perturbados y la importancia de su conservación en paisajes tropicales con presión antropogénica.

La diversidad de especies, medida ya sea como la riqueza de especies o como un índice de diversidad, es una variable que generalmente se usa para evaluar el impacto del manejo forestal. Esta variable permite conocer la capacidad de resiliencia de los bosques bajo diferentes intensidades de perturbación en términos de riqueza y equitatividad de especies. En esta investigación utilizamos la riqueza de especies y el índice de diversidad de Simpson para evaluar y comparar bosques tropicales primarios (como control), aprovechados (bajo diferentes intensidades de manejo forestal) y bosques secundarios.

Riqueza de especies en diferentes tipos de bosques

En términos de riqueza de especies, los bosques primarios y los aprovechados de nuestra investigación mostraron variaciones similares en el número de especies; ambos tipos de bosques variaron entre 50 y 120 especies. Estos bosques muestran una tendencia similar de número de especies que se mueve en el mismo intervalo, y es mayor a la de los bosques secundarios, cuya riqueza varió entre 20 y 100 especies; a excepción del bosque secundario Manú, cuya riqueza alcanzó intervalos mayores comparables con la de los bosques primarios y aprovechados. Por otro lado, al observar las trayectorias de la riqueza de especies en los tres tipos de bosque, se observa que los primarios son más estables que los bosques aprovechados, que presentan gran variabilidad relacionada probablemente con los tratamientos silviculturales; los bosques secundarios muestran una tendencia de ascenso en su trayectoria que es compatible con la dinámica de estos bosques.

● Bosques primarios

El bosque primario muestra trayectorias más estables en la riqueza de sus especies, ya que no se presentan cambios abruptos en el número de especies y esta condición podría estar dada por la diversidad inicial presente en estos bosques. Tilman *et al.* (2014) han reportado que la diversidad de especies es el mayor determinante de la productividad del ecosistema, así como de su estabilidad, invasibilidad, y la dinámica de sus nutrientes. Se evidencia que existe diferencia en la riqueza de especies entre las parcelas establecidas en el mismo bosque primario (Corinto). En promedio, una de las parcelas presentó una media de 116 especies durante los años de monitoreo, mientras que las otras dos presentaron una media de 52 y 69 especies. Diversos autores (Gentry 1988, Huang *et al.* 2003, Gillespie *et al.* 2009, Fricker *et al.* 2015, Pereira Naves *et al.* 2020) han reportado que la riqueza de especies en una ha de bosque húmedo tropical primario puede variar en un rango entre 50 a 300 especies. Esta enorme variación puede estar relacionada con la fertilidad de los suelos, la topografía, la estacionalidad climática (disponibilidad de agua), y la diversidad de las especies presentes en los bosques. Dado que las tres parcelas establecidas en el mismo tipo de bosque (primario) presentan heterogeneidad en el número de sus especies a lo largo de todo el periodo de monitoreo, esta marcada diferencia podría estar asociada con la topografía del bosque que presenta áreas planas y pendientes de hasta 45°. Se ha hipotetizado que especies especialistas en pendientes tienen una tasa de supervivencia significativamente más alta en laderas que en mesetas durante la estación seca, pero especies especialistas en mesetas no muestran diferencia en el rendimiento entre hábitats (Fricker *et al.* 2015).

Adicionalmente se debe considerar la diversidad funcional de las especies presentes en el bosque, por ejemplo, especies con diferentes historias de vida, diferentes rasgos ecológicos como dosel a diferentes alturas o raíces a diferentes profundidades y diferentes requerimientos de luz, son rasgos que influirían en la optimización del uso de recursos (Prado-Junior *et al.* 2016) y por lo tanto en la permanencia de las poblaciones. Se ha señalado que el bosque del sitio Corinto presenta dominancia de *Pentaclethra maculosa*, una especie generalista, y esto podría influir en que este bosque mantenga su dinámica y no presente cambios abruptos en sus trayectorias de riqueza de especies. Cabe mencionar que estos bosques primarios no presentan diferencia significativa en riqueza de especies en comparación con los bosques aprovechados y esto probablemente esté ligado con la baja intensidad de aprovechamiento que se dio.

● Bosques primarios aprovechados

Considerando que el manejo de bosques tropicales implica un impacto en la estructura y composición del bosque que buscará favorecer algunas especies sobre otras, es inevitable que existan cambios y que estos impacten en la diversidad y la riqueza de especies. Los bosques primarios aprovechados mostraron una riqueza similar a la de los bosques primarios, que varió en los mismos intervalos. Sin embargo, las trayectorias de la riqueza de especies de los bosques aprovechados evidenciaron que existe mayor variabilidad en el número de especies probablemente asociado al aprovechamiento, a los tratamientos silviculturales y a la intensidad de ambos. En este sentido, la proporción y la identidad de las especies que permanezcan luego de un aprovechamiento, dependerán de las prácticas aplicadas, la intensidad y la capacidad de resistencia y de resiliencia del bosque hacia la perturbación (De Avila *et al.* 2015).

En el bosque Corinto aprovechado, se puede observar que la parcela que fue sometida a un aprovechamiento de intensidad fuerte (6,44 m²/ha de área basal removida) mostró un decremento abrupto en el número de especies y en su trayectoria se observa que se mantiene una tendencia de pérdida de especies; De Avila et al. (2015) reportan en su estudio que parcelas de bosque sometidas a una intensidad de aprovechamiento > 6,6 m²/ha, mostraron una composición de especies substancialmente afectada por esta extracción. Contrario a esto, las parcelas con aprovechamiento de intensidad leve no muestran tener efecto en las trayectorias de su riqueza; sin embargo, las trayectorias de estas parcelas también muestran una tendencia de pérdida de especies hacia el año 2010, 18 años después del aprovechamiento. Esta fase probablemente esté ligada a la mortalidad de especies pioneras de rápido crecimiento y de vida corta que pueden durar entre 10 y 30 años (Finegan 1996) y que pudieron haber colonizado los claros generados por el aprovechamiento.

Por otro lado, las trayectorias de la riqueza de especies que se observan en las parcelas del bosque Tirimbina luego del aprovechamiento en el año 1992 muestran un incremento abrupto en el número de especies. Las parcelas con una intensidad de aprovechamiento intermedia difieren en sus trayectorias después del aprovechamiento: tres de las parcelas muestran un incremento de especies y una muestra un decremento que no consideramos, sea abrupto. La respuesta en el incremento de especies podría relacionarse con el alto dinamismo que existe en este bosque, ya que el reclutamiento de nuevos individuos fue una consecuencia de la recuperación de la vegetación en sitios perturbados por el aprovechamiento (Delgado *et al.* 1997).

Las parcelas de Corinto que fueron aprovechadas y sometidas a tratamiento silvicultural de liberación y refinamiento mostraron una disminución abrupta en la riqueza de sus especies en el monitoreo de 1997 (asociado a los tratamientos de liberación y refinamiento) que luego incrementa. Hacia el año 2000, las trayectorias muestran un inicio marcado y paulatino de disminución en la riqueza de especies (8 años después del aprovechamiento y 4 años después del tratamiento). Esta discontinuidad podría ser atribuible a la subsecuente mortalidad y reclutamiento de especies producto del aprovechamiento y los tratamientos silviculturales como también se ha observado en el estudio de De Avila et al. (2015). Las trayectorias de riqueza de estas parcelas mostraron ser significativamente diferentes a las parcelas de bosque primario y a las parcelas en bosques aprovechados lo cual probablemente esté asociado con la intensidad de perturbación a la que fueron sometidas con el aprovechamiento y el tratamiento silvicultural.

En las parcelas del bosque del sitio Tirimbina, que fueron sometidas al tratamiento de liberación y refinamiento, se observa que las trayectorias de riqueza muestran un decremento abrupto en el número de especies en los primeros años, que posteriormente se convierte en un incremento de especies. Esto podría estar ligado con la intensidad de perturbación que osciló entre intermedia y fuerte; sin embargo, la tercera parcela muestra un decremento paulatino en el número de especies que, hacia el final del periodo de monitoreo, muestra una tendencia de pérdida. La intensidad de perturbación que se dio en esta parcela podría explicar esta tendencia, ya que se removió más del 24% de área basal.

En las tres parcelas del bosque Tirimbina que fueron sometidas al tratamiento silvicultural dosel cerrado, la riqueza de especies parece no mostrar una respuesta inmediata, ya que las trayectorias siguen las tendencias que presentaban previamente. Las trayectorias de estas parcelas no mostraron diferencia significativa en comparación con las trayectorias de las parcelas aprovechadas. Sin em-

bargo, hacia el final del periodo de monitoreo, dos de las parcelas (una con intensidad de perturbación intermedia y la otra leve), muestran una tendencia fuerte de pérdida de especies, mientras que la tercera parcela (con intensidad de perturbación intermedia) indica una tendencia de incremento en el número de especies. Por las diversas respuestas que se evidencian en este bosque a perturbaciones leves, intermedias y fuertes, es probable que el aprovechamiento inicial haya modificado el bosque inicial en términos de disponibilidad de recursos (por ejemplo, penetración de la luz, la descomposición y mineralización de nutrientes) y haya favorecido o perjudicado la permanencia de árboles en diferentes estadios de vida (de Avila *et al.* 2015, Xu *et al.* 2015, Pereira Naves *et al.* 2020).

Idealmente, luego de un tratamiento silvicultural, el bosque debería mostrar una tendencia a volver a su estado inicial en el tiempo, siempre y cuando la intensidad de aprovechamiento y del tratamiento no hayan sobrepasado un umbral que retrase este retorno al ensamblaje inicial de especies (pre aprovechamiento) (De Avila *et al.* 2015). Sin embargo, se ha documentado ampliamente que la recuperación del bosque estará acompañada inevitablemente de cambios en la riqueza de especies, en la composición florística y en la estructura de la comunidad (Chazdon *et al.* 2010, Putz *et al.* 2012, Xu *et al.* 2015, Yguel *et al.* 2019) llevando a inconsistencias, como se ha observado en las parcelas establecidas en ambos bosques aprovechados. Por ejemplo, recuperar una riqueza similar a la del pre-aprovechamiento, podría esconder cambios en la composición de las especies y en su abundancia y así tener un impacto en las funciones ecosistémicas que realizan.

Como se ha indicado, la riqueza de especies no muestra haber sido impactada negativamente por la perturbación en los bosques aprovechados ya que bosques con perturbaciones que involucraron aprovechamiento y tratamientos silviculturales mostraron mayor riqueza de especies que bosques sin perturbaciones (primarios).

● **Bosques secundarios**

Norden *et al.* (2009) han sugerido que los bosques secundarios pueden ser muy resilientes y, a través de procesos de re-ensablaje recuperar rápidamente la composición de especies similar a la de bosques pre aprovechados. En nuestra investigación, los bosques secundarios muestran una tendencia de incremento constante en la riqueza de especies. La similitud en la riqueza de especies entre bosques secundarios y bosques maduros, aunque ambos estén dominados por diferentes taxones, sugiere que la riqueza y composición de especies varían independientemente (Finegan 1996). Estas variaciones pueden estar ligadas a dos factores: por un lado, el conjunto de diferencias correlacionadas con las tasas de crecimiento, la tolerancia a la sombra, la longevidad y el tamaño en la madurez de las diferentes especies, y por el otro, la competencia entre individuos de estas especies (Finegan 1996). Las trayectorias de riqueza de estos bosques son significativamente diferentes a las trayectorias de riqueza de los bosques primarios y de los bosques aprovechados.

La sucesión secundaria se caracteriza por una primera fase en la que existe un proceso de colonización definida por un crecimiento denso de herbáceas, arbustos y trepadoras; a esta fase sigue el establecimiento de especies arbóreas pioneras de crecimiento rápido y vida corta, que podrían llegar a formar un dosel continuo en un lapso menor a tres años. Esta segunda fase podría durar entre 10 y 30 años. La tercera fase se caracteriza por el establecimiento de especies pioneras de larga vida y se extiende por el tiempo que dura la vida de estas especies, entre 75-150 años (Finegan 1996). Los cuatro bosques de nuestra investigación se encontrarían en esta fase de sucesión, y la diferencia entre la riqueza de especies de cada bosque podría estar ligada a las perturbaciones, su intensidad

y duración, así como a las condiciones locales de fertilidad de suelos, la historia y estructura del paisaje, la comunidad regional de especies y las historias de vida de las especies (Chazdon *et al.* 2007). Adicionalmente, los cambios estructurales podrían ligarse con la vegetación natural remanente, como rebrotes, árboles, arbustos, plantines y bancos de semilla (Chazdon *et al.* 2007).

El bosque secundario Manú es el que reportó mayor número de especies y su trayectoria de riqueza de especies es mayor a la de los otros tres bosques. Manú es el bosque secundario de mayor edad y sus valores de riqueza son comparables con los de bosques primarios y bosques aprovechados. Sin embargo, hacia el final del periodo de monitoreo se evidencia una tendencia de disminución en la riqueza de especies que podría estar ligada a la mortalidad de especies pioneras de rápido crecimiento para el establecimiento de especies de crecimiento moderado a lento, tolerantes a la sombra y características de comunidades emergentes de bosques primarios (Chazdon *et al.* 2010).

Índice de diversidad de Simpson entre los diferentes tipos de bosque

El índice de diversidad de Simpson nos permitió comparar la equitatividad de especies presente en las trayectorias de cada tipo de bosque y entre bosques:

● Bosque primarios y bosques primarios aprovechados

Los bosques primarios aprovechados mostraron ser más ricos en términos de equitatividad que los bosques primarios. Esto implicaría que cuando se aprovechan bosques que han sido aprovechados previamente, la probabilidad de cosechar dos individuos de diferentes especies es mayor que en bosques primarios. Es probable que este resultado esté ligado al contexto de manejo forestal vigente en Costa Rica, que indica que el aprovechamiento debe darse sobre las especies dominantes del rodal, lo cual beneficiaría el crecimiento y desarrollo de otras especies. Por lo tanto, el aprovechamiento estaría mejorando la equitatividad de estos bosques.

Las diferentes intensidades de perturbación de los tratamientos silviculturales aplicados en los bosques de aprovechamiento parecen no afectar la equitatividad de especies. Como se observa en las figuras 6 y 7, la disminución de especies inmediatamente después de las perturbaciones es atribuible a la mortalidad o a la remoción de árboles con bajas densidades (de Avila *et al.* 2015, Xu *et al.* 2015). Posteriormente se da una recuperación de la densidad de especies que, en muchos casos, puede superar la riqueza inicial después de los tratamientos silviculturales, influyendo directamente en la equitatividad de especies. La equitatividad en las trayectorias de cada parcela se mantiene a medida que se reemplazan las especies de baja densidad por especies pioneras abundantes. Por lo tanto, el recambio de árboles es un buen predictor del recambio de especies pero no de la recuperación de la composición inicial de especies (Chazdon *et al.* 2007). Toda esta dinámica estaría asociada a la presencia de especies características de bosques primarios que estarían interactuando con especies pioneras de rápido crecimiento cuya presencia estaría relacionada principalmente con el aprovechamiento.

Después de 20 años del aprovechamiento, se observa en ambos bosques (Corinto y Tirimbina) que la equitatividad tiende a disminuir y esto probablemente se relacione con la muerte de las especies pioneras de vida corta. Yguel *et al.* (2019), mostraron en su estudio que bosques tropicales lluviosos

de tierras bajas, 25 años después de haber sido sometidos a diferentes intensidades de aprovechamiento mostraron una riqueza similar a la del estado pre-aprovechamiento, lo cual está asociado a las especies pioneras que reemplazan más que añadirse al bosque ya establecido. Sin embargo, la permanencia de especies pioneras es un estado transitorio, y estas, al morir, influyen directamente en la disminución de la equitatividad, aumentando la dominancia de especies pioneras de larga vida tolerantes a la sombra. Es probable que estos bosques se encuentren en una etapa de recambio de especies por lo que la riqueza tiende a mantenerse estable pero la diversidad tiende a aumentar, ya que especies de diferentes estadios sucesionales estarían coexistiendo en el mismo *stand*.

● **Bosques primarios y bosques secundarios**

Al comparar la equitatividad de los bosques primarios con la de los bosques secundarios, se observa que esta es similar en ambos; se evidenció que no existe diferencia significativa en la equitatividad de bosques primarios y bosques secundarios. No se observan cambios abruptos y esto probablemente está ligado con la ausencia de perturbaciones que no accionan un dinamismo en los bosques primarios y a la dominancia de especies pioneras de larga vida que limitan el establecimiento de especies de crecimiento lento en los bosques secundarios. Ambos bosques tienen menor equitatividad que los bosques primarios aprovechados.

● **Bosques aprovechados y bosques secundarios**

La equitatividad muestra ser incluso hasta tres veces mayor en bosques aprovechados que en bosques secundarios; existe diferencia significativa entre las trayectorias de bosques aprovechados en comparación a las trayectorias de bosques secundarios. El bosque secundario Manú que es el de mayor edad muestra valores comparables a los de bosques primarios. Esto probablemente se deba a que este bosque de 57 años, se encuentre en una etapa que podría indicar intercambios de dominancia entre especies pioneras y la colonización del sitio por especies pioneras de larga vida (Finegan 1996). Se evidencia una tendencia de incremento en la diversidad de Simpson en las trayectorias de las parcelas de los cuatro bosques secundarios que probablemente está ligada a las especies de árboles que colonizan tras cerrarse el dosel y que tienen tasas de crecimiento muy bajas; estas especies son más abundantes y características en comunidades de árboles de bosques maduros (Chazdon *et al.* 2007).

Pese al aprovechamiento y a las diferentes intensidades de perturbación a las que se ha sometido el bosque del sitio Tirimbina, su riqueza y diversidad de Simpson son comparables e incluso, en algunos casos, mayores a los reportados para el bosque primario del sitio Corinto (anexos 1 y 2). Este resultado permite evidenciar que el aprovechamiento en bosques es compatible con la recuperación y la conservación de la diversidad, siempre y cuando se respeten y mantengan ciertos criterios de sostenibilidad, como los relacionados con las intensidades de perturbación leve e intermedias y los tratamientos silviculturales que permitan la resiliencia del bosque. Por lo tanto, los bosques con intensidades de perturbación intermedias (como el aprovechamiento) impactan positivamente la diversidad y equitatividad de bosques aprovechados; sin embargo, cuando la intensidad es muy alta (como la deforestación), la diversidad y equitatividad del bosque que se regeneró será mucho menor a la de bosques aprovechados o bosques primarios, aunque puede recuperarse en el tiempo, mientras el bosque se regenere sin intervenciones antropogénicas subsecuentes.

Conclusiones

Se evidencia que, a nivel de paisaje, los bosques primarios y los bosques de aprovechamiento son importantes en términos de riqueza y diversidad de especies. Los bosques aprovechados son los que más aportan en términos de equitatividad de especies, en comparación a bosques primarios y bosques secundarios. Por lo tanto, los bosques aprovechados son importantes para la retención de la diversidad y de la riqueza de especies, así como de las funciones ecosistémicas asociadas a ellas y, por ende, aportarán en la retención del carbono y en la provisión de servicios ecosistémicos.

Aunque los bosques secundarios recuperan rápidamente la riqueza de especies, es en edades avanzadas (con mucho tiempo de regeneración natural y sin perturbaciones subsecuentes), donde se distinguen características y tendencias en la riqueza de especies comparables a la de bosques aprovechados. Entonces, en un contexto de paisaje donde exista deforestación completa de áreas boscosas y se de regeneración natural, esta tardará varios años en llegar a reportar y proveer las mismas capacidades y servicios que los bosques de aprovechamiento. El manejo forestal entonces aparece como una solución basada en la naturaleza que articula la conservación de la diversidad y la producción sostenible.

Los bosques tropicales juegan un rol importante en la conservación de la biodiversidad terrestre, el ciclo del carbono, los regímenes hidrológicos, la subsistencia de poblaciones indígenas, la provisión de servicios ecosistémicos y, por ende, la salud humana. Sin embargo, la deforestación y la degradación ocasionadas por el ser humano han comprometido el funcionamiento de estos bosques por la pérdida de la biodiversidad que albergan y por la reducción en su capacidad de almacenar carbono. Entonces, nace el desafío de prevenir esta pérdida de diversidad mientras se asegura la provisión de servicios ecosistémicos y se mitiga y adapta al cambio climático. Es así como, el manejo sostenible de bosques tropicales naturales surge como una respuesta a estos requerimientos y como una acción y respuesta afín y coherente con el objetivo no. 7 de las Metas Aichi para la biodiversidad: "las zonas destinadas a agricultura, acuicultura y silvicultura se gestionarán de manera sostenible, garantizándose la conservación de la diversidad biológica".

Agradecimientos

Entre los socios de financiación que han apoyado esta investigación están: Programa de Investigación de CGIAR sobre Bosques, Árboles y Agroforestería (CRP-FTA), con el apoyo financiero del Fondo del CGIAR y el CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). Esta investigación fue realizada por el CATIE como parte del Programa de Investigación de CGIAR sobre bosques, árboles y agroforestería (CRP-FTA). El objetivo del programa es mejorar el manejo y uso de los bosques, agroforestería y los recursos genéticos de los árboles a lo largo del paisaje, desde bosques hasta plantaciones. El CATIE forma parte del programa CRP-FTA en asociación con Bioversity, CIRAD, CIFOR, CIAT, INBAR, TROPENBOS y el ICRAF.

Agradecemos la revisión técnica de este manuscrito realizada por Adriana Cristin Aguilar Porras (Sistema Nacional de Áreas de Conservación) y Nelson Zamora (Instituto Tecnológico de Costa Rica).

Bibliografía

- Arroyo-Rodríguez, V; Melo, FPL; Martínez-Ramos, M; Bongers, F; Chazdon, RL; Meave, JA; Norden, N; Santos, B; Leal, I; Tabarelli, M. 2015. Multiple successional pathways in human- modified tropical landscapes : New insights from forest succession , forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Review* 92(1):326-340 DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12231>.
- de Avila, AL; Ruschel, AR; Pereira de Carvalho, JO; Mazzei, L; Macedo Silva, JN; Lopes, C; Machado, M; Dormann, CF; Bausch, J. 2015. Medium-term dynamics of tree species composition in response to silvicultural intervention intensities in a tropical rain forest (en línea). *BIOC* 191:577-586. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.004>.
- Bala, G; Caldeira, K; Wickett, M; Phillips, TJ; Lobell, DB; Delire, C; Mirin, A. 2007. Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(16):6550-6555. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0608998104>.
- Barlow, J; Lennox, GD; Ferreira, J; Berenguer, E; Lees, AC; Nally, R Mac; Thomson, JR; Ferraz, SFDB; Louzada, J; Oliveira, VHF; Parry, L; Ribeiro De Castro Solar, R; Vieira, ICG; Aragaõ, LEOC; Begotti, RA; Braga, RF; Cardoso, TM; Jr, RCDO; Souza, CM; Moura, NG; Nunes, SS; Siqueira, JV; Pardini, R; Silveira, JM; Vaz-De-Mello, FZ; Veiga, RCS; Venturieri, A; Gardner, TA. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation (en línea). *Nature* 535(7610):144-147. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature18326>.
- Bonan, GB. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320(5882):1444-1449. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1155121>.
- Brancalion, PHS; Niamir, A; Broadbent, E; Crouzeilles, R; Barros, FSM; Almeyda Zambrano, AM; Baccini, A; Aronson, J; Goetz, S; Leighton Reid, J; Strassburg, BBN; Wilson, S; Chazdon, RL. 2019. Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. *Science Advances* 5(7):1-12. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav3223>.
- Cardinale, BJ; Duffy, JE; Gonzalez, A; Hooper, DU; Perrings, C; Venail, P; Narwani, A; Mace, GM; Tilman, D; Wardle, DA; Kinzig, AP; Daily, GC; Loreau, M; Grace, JB; Larigauderie, A; Srivastava, DS; Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. :0-9. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Cerullo, GR; Edwards, DP. 2019. Actively restoring resilience in selectively logged tropical forests. *Journal of Applied Ecology* 56(1):107-118. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13262>.
- Chazdon, RL; Finegan, B; Capers, RS; Salgado-Negret, B; Casanoves, F; Boukili, V; Norden, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42(1):31-40. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00566.x>.
- Chazdon, RL; Letcher, SG; Van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362(1478):273-289. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>.
- Delgado, LD; Serrano, JJ; Vilchez, S; Morales, JP. 2018. Manual para el monitoreo ecológico y productivo de bosques secundarios latifoliados de Mesoamérica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 49 p. (Serie Técnica. Manual Técnico 143).
- Derroire, G; Balvanera, P; Castellanos-castro, C; Decocq, G; Kennard, DK; Lebrija-trejos, E; Leiva, JA; Od, P; Powers, JS; Rico-gray, V; Tigabu, M; Healey, JR. 2016. Resilience of tropical dry forests – a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *OIKOS* 125(10):1386-1397. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.03229>.
- Edwards, DP; Tobias, JA; Sheil, D; Meijaard, E; Laurance, WF. 2014. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests (en línea). *Trends in Ecology & Evolution* 29(9):511-520. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.003>.
- Eguiguren Velepucha, PA. 2013. Los efectos de intervenciones forestales y la variabilidad climática sobre la dinámica a largo plazo de bosques tropicales en el noreste de Costa Rica. Thesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 75 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura) 2016. El Estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Roma, Italia. 115 p.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11(3):119-124. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81090-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81090-1).
- Finegan, B; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121(3):177-189. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00550-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00550-7).
- Finegan, B; Peña-Claros, M; de Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G; Casanoves, F; Díaz, S; Eguiguren Velepucha, P; Fernandez, F; Licona, JC; Lorenzo, L; Salgado Negret, B; Vaz, M; Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103(1):191-201. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>.
- Fricker, G; Wolf, J; Saatchi, SS; Gillespie, TW. 2015. Predicting spatial variations of tree species richness in tropical forests from high resolution remote sensing. *Ecological Applications* 25(7):1776-1789.

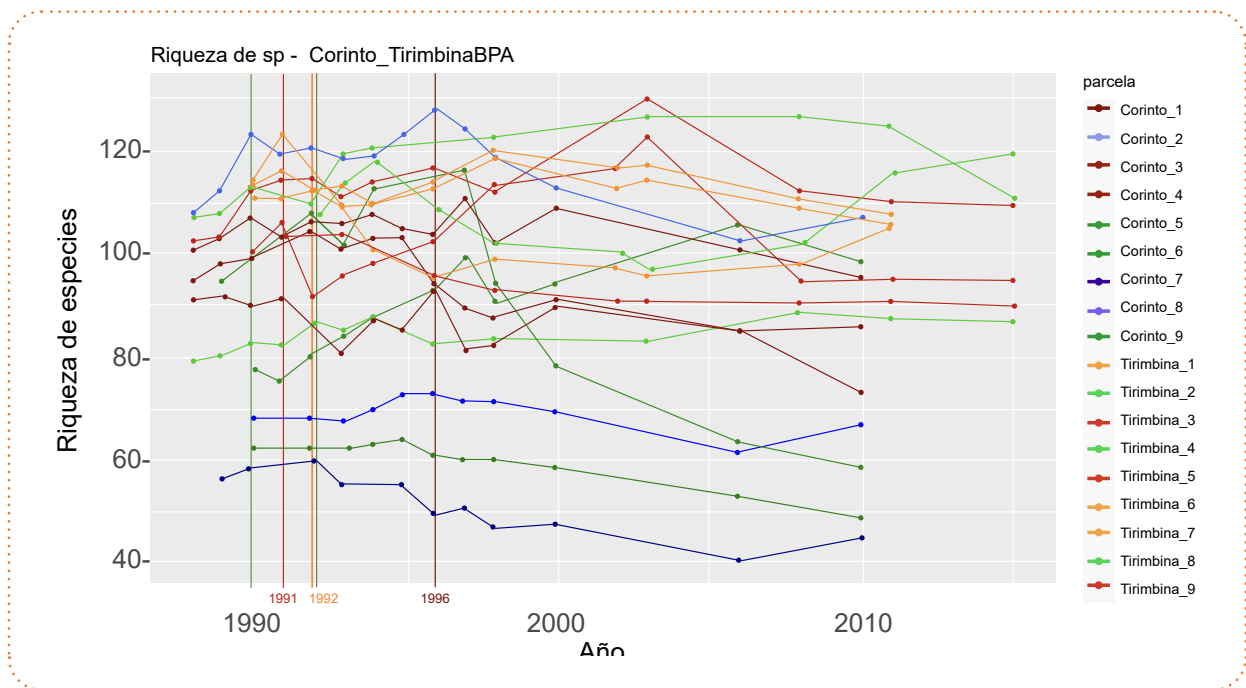
- Gardner, TA; Barlow, J; Chazdon, R; Robert, M; Harvey, CAM; Peres, CA; Sadhi, NS. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecological Letters* 12:561-582. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>.
- Gentry, AH. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *PNAS* 85(1):156-159.
- Gillespie, TW; Saatchi, S; Pau, S; Bohlman, S; Giorgi, AP; Lewis, S. 2009. Towards quantifying tropical tree species richness in tropical forests. *International Journal of Remote Sensing* 30(6):1629-1634. DOI: <https://doi.org/10.1080/01431160802524552>.
- Guariguata, M; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *New Insights into Toxicity and Drug Testing* 148:185-206. DOI: <https://doi.org/10.5772/54493>.
- Holland, M. 2012. Mesoamerican Biological Corridor. In Hilty, JA; Chester, C; Cross, M. *Climate and Conservation*. Washington, United States of America, Islandpress. p. 56-66. DOI: <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-203-7>.
- Huang, W., Pohjonen, V., Johansson, S., & Nashanda, M. (2003). Species diversity, forest structure and species composition in Tanzanian tropical forests. 173.
- Isbell, F; Gonzalez, A; Loreau, M; Cowles, J; Díaz, S; Hector, A; MacE, GM; Wardle, DA; O'Connor, MI; Duffy, JE; Turnbull, LA; Thompson, PL; Larigauderie, A. 2017. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature* 546(7656):65-72. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature22899>.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *OIKOS* 113(2):363-375
- Kremen, C; Merenlender, AM. 2018. Landscapes that work for biodiversity and people. *Science* 362(6412). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aau6020>.
- Letcher, S. G., & Chazdon, R. L. (2009). Rapid recovery of biomass, species richness and species composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 146(5), 608–617. <https://doi.org/10.1016/j.biocn.2011.12.007>.
- Lewis, SL; Edwards, DP; Galbraith, D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349(6259):827-832. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaa9932>.
- Marcon, E; Hérault, B. 2015. Entropart: An R package to measure and partition diversity. *Journal of Statistical Software* 67(8). DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>.
- Melo, FPL; Arroyo-Rodríguez, V; Fahrig, L; Martínez-Ramos, M; Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28(8):462-468. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.001>.
- Mitchell, T; Matthew, L; Grau, H; Lopez-Carr, D; Levy, MA; Redo, D; Bonilla-Moheno, M; Riner, G; Andrade-Núñez, M; Muñiz, M. 2012. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001 – 2010). *Biotropica* 1(10):1-10.
- Mori, AS; Lertzman, KP; Gustafsson, L. 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology* 54(1):12-27. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>.
- Myers, N; Mittermeier, RA; Mittermeier, CG; Fonseca, GAB; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Ngo Bieng, MA; Souza, M; Roda, J; Boissi, M; Bruno, H; Guizol, P; Villalobos, R; Sist, P. 2021. Relevance of secondary tropical forest for landscape restoration. *Forest Ecology and Management* 493.
- Norden, N; Chazdon, RL; Chao, A; Jiang, Y-H; Vilchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community re-assembly in secondary forests. *Ecological Letters* 12(5):385-394. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>.
- Pereira Naves, R; Grøtan, V; Inácio, P; Vidal, E. 2020. Tropical forest management altered abundances of individual tree species but not diversity (en línea). *Forest Ecology and Management* 475(July):118399. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118399>.
- Poorter, L; Sande, MT Van Der; Arets, EJMM; Ascarrunz, N; Enquist, BJ; Finegan, B; Carlos, J; Lucas, MM; Jorge, M; Rodrigo, AM; Nyctch, CJ; Oliveira, AA De; Eduardo, AP; Rodríguez-vel, JPJ. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26(12): 1423-1434. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>.
- Prado-Junior, JA; Schiavini, I; Vale, VS; Arantes, CS; van der Sande, MT; Lohbeck, M; Poorter, L. 2016. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 104(3):817-827. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12543>.
- Putz, FE; Zuidema, PA; Synnott, T; Peña-Claros, M; Pinard, MA; Sheil, D; Vanclay, JK; Sist, P; Gourlet-Fleury, S; Griscom, B; Palmer, J; Zagt, R. 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. *Conservation Letters* 5(4):296-303. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00242.x>.

- Quesada, R. 2007. Los Bosques de Costa Rica. (Presentado en IX Congreso Nacional de Ciencias Exploraciones fuera y dentro del aula 24 y 25 de agosto, 2007, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica). 16 p.
- Rozendaal, DMA; Bongers, F; Aide, TM; Alvarez-Dávila, E; Ascarrunz, N; Balvanera, P; Becknell, JM; Bentos, T V; Brancalion, PHS; Cabral, GAL; Calvo-Rodríguez, S; Chave, J; César, RG; Chazdon, RL; Condit, R; Dallinga, JS; de Almeida-Cortez, JS; de Jong, B; de Oliveira, A; Denslow, JS; Dent, DH; DeWalt, SJ; Dupuy, JM; Durán, SM; Dutrieux, LP; Espírito-Santo, MM; Fandino, MC; Fernandes, GW; Finegan, B; García, H; Gonzalez, N; Moser, VG; Hall, JS; Hernández-Stefanoni, JL; Hubbell, S; Jakovac, CC; Hernández, AJ; Junqueira, AB; Kennard, D; Larpin, D; Letcher, SG; Licona, J; Lebrija-Trejos, E; Marín-Spiotta, E; Martínez-Ramos, M; Massoca, PES; Meave, JA; Mesquita, RCG; Mora, F; Müller, SC; Muñoz, R; de Oliveira Neto, SN; Norden, N; Nunes, YRF; Ochoa-Gaona, S; Ortiz-Malavassi, E; Ostertag, R; Peña-Claros, M; Pérez-García, EA; Piotto, D; Powers, JS; Aguilar-Cano, J; Rodríguez-Buritica, S; Rodríguez-Velázquez, J; Romero-Romero, MA; Ruiz, J; Sanchez-Azofeifa, A; de Almeida, AS; Silver, WL; Schwartz, NB; Thomas, WW; Toledo, M; Uriarte, M; de Sá Sampaio, EV; van Breugel, M; van der Wal, H; Martins, SV; Veloso, MDM; Vester, HFM; Vicentini, A; Vieira, ICG; Villa, P; Williamson, GB; Zanini, KJ; Zimmerman, J; Poorter, L. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests (en línea). *Science Advances* 5(3):eaau3114. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>.
- RStudio Team. (2019). RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston, MA. Retrieved from <http://www.rstudio.com/>
- Sánchez-Azofeifa, G; Pfaff, ASP; Busch, C. 2003. Integrity and isolation of Costa Rica 's national parks and biological reserves : examining the dynamics of land-cover change. *Biological Conservation* 109 (1):123-135.
- Sesnie, S; Finegan, B; Gessier, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica* 14(1):16-26.
- Emanuelli Avilés, P; Milla Aranedo, F; Duarte Castañeda, E; Emanuelli Avilés, J; Jiménez Galo, A; Chavarría, MI. 2015 Inventario Nacional Forestal de Costa Rica 2014 - 2015. Resultados y caracterización de los recursos forestales. San José, Costa Rica, REDD/CCAD/GIZ y Sinac.
- Smith, AC; Fahrig, L; Francis, CM. 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34(1):103-113. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x>.
- Srinivas, KR. 2020. *Boitechnology and Development Review* . s.l., s.e., vol.22.
- Tilman, D; Isbell, F; Cowles, JM. 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45:471-495 DOI:<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>.
- Wright, SJ. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20(10):553-560. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>.
- Xu, H; Li, Y; Liu, S; Zang, R; He, F; Spence, JR. 2015. Partial recovery of a tropical rain forest a half-century after clear-cut and selective logging. *Journal of Applied Ecology* 52(4):1044-1052. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12448>.
- Yguel, B; Piponiot, C; Mirabel, A; Dourdain, A; Hérault, B; Gourlet-Fleury, S; Forget, PM; Fontaine, C. 2019. Beyond species richness and biomass: Impact of selective logging and silvicultural treatments on the functional composition of a neotropical forest (en línea). *Forest Ecology and Management* 433:528-534. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.022>.

Anexos

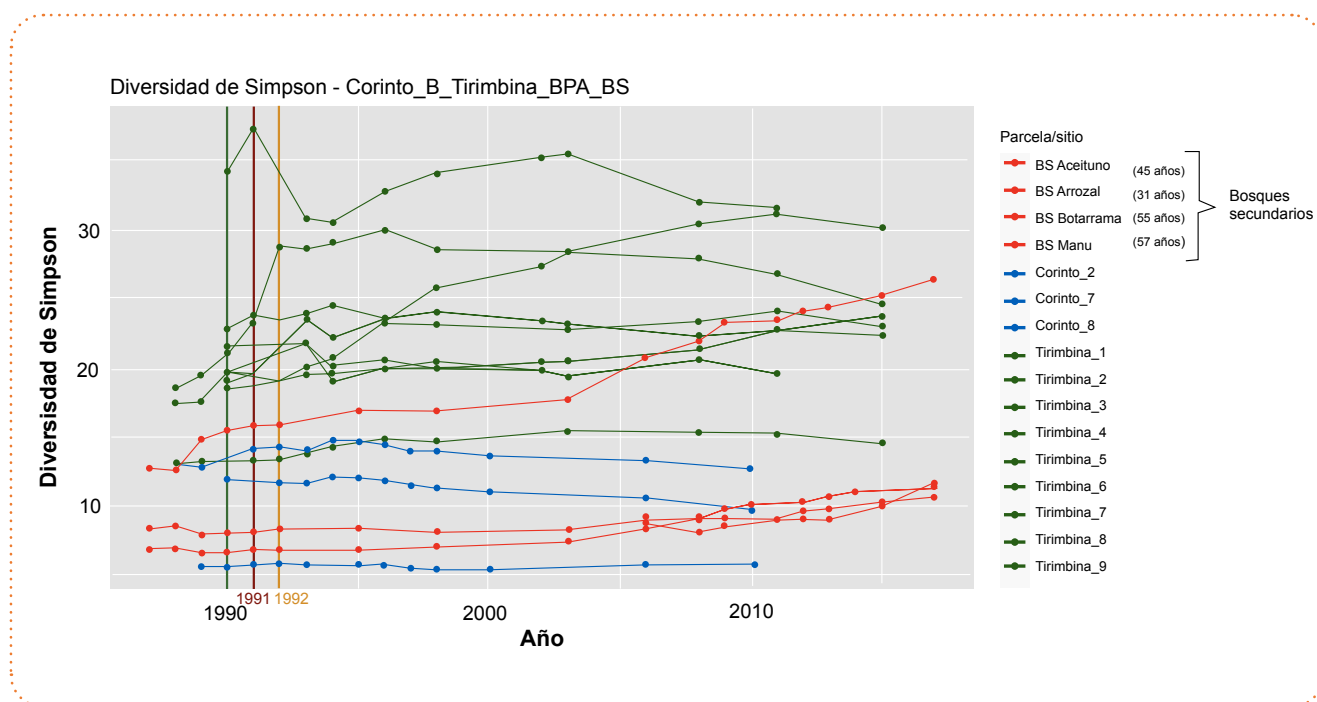
Anexo 1.

Trayectoria de la diversidad en términos de la riqueza de especies en los bosques primarios de Corinto y los bosques aprovechados de Corinto y Tirimbina. Las líneas verticales representan el aprovechamiento y los tratamientos silviculturales que se aplicaron en estos bosques: 1990, se aprovecha el bosque Tirimbina; 1991, se aplica tratamiento de liberación/refinamiento en Tirimbina; 1992, se aprovechan parcelas de Corinto y se aplica tratamiento de dosel cerrado en Tirimbina; 1996, se aplica tratamiento de liberación/refinamiento en Corinto. Las trayectorias de riqueza se detallan a continuación: Corinto primario = azul; Corinto aprovechado + liberación = rojo oscuro; Corinto aprovechado = verde oscuro; Tirimbina aprovechado + dosel = naranja; Tirimbina aprovechado = verde claro; Tirimbina aprovechado + liberación/refinamiento = rojo claro. Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo.



Anexo 2.

Trayectoria de la diversidad de Simpson de las parcelas establecidas en el bosque primario Corinto, en bosques primarios aprovechados y en bosques secundarios de Tirimbina. Las líneas verticales identifican el aprovechamiento (verde), el tratamiento silvicultural de liberación y refinamiento (rojo) y el tratamiento de dosel cerrado (naranja) a los que fueron sometidas las parcelas establecidas en los bosques aprovechados. Las trayectorias de la diversidad de Simpson del bosque primario en Corinto se identifican en color azul. Las trayectorias de diversidad de Simpson de los bosques secundarios varían en función a las distintas edades de los bosques: Manu con 57 años, Botarrama con 55 años, Aceituno con 45 años y Arrozal con 31 años y se identifican en color rojo. Las trayectorias de diversidad de Simpson del bosque aprovechado y con tratamientos de Tirimbina, se identifican en color verde. Los puntos en las curvas representan los años de monitoreo.





Solutions for the Inclusive Green Development
Soluciones para el Desarrollo Verde Inclusivo

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) es un centro regional dedicado a la investigación y la enseñanza de posgrado en agricultura, manejo, conservación y uso sostenible de los recursos naturales. Sus miembros son Belice, Bolivia, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, República Dominicana, Venezuela y el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).

Sede Central, CATIE
Cartago, Turrialba, 30501
Costa Rica
comunica@catie.ac.cr
Tel. + (506) 2558-2000

ISBN: 978-9977-57-769-2

